

LOCAL DE PRODUÇÃO E COMPOSIÇÃO DOS FEROMÔNIOS DE TRILHA E SEXUAL EM CUPINS (BLATTODEA: ISOPTERA): UMA REVISÃO

*Origen and composition of trail and sexual pheromones in termites:
(Blattodea: Isoptera): a review*

Luís Paulo Sant'ana¹
Camila Cristina da Cruz¹
Conceição Aparecida dos Santo²

Resumo: Os feromônios são substâncias amplamente difundidas entre os insetos. No caso dos cupins, que são insetos sociais, essas moléculas mensageiras, secretadas por glândulas exócrinas, realizam funções cruciais para a manutenção da homeostase nas colônias. Esta revisão de literatura traz uma visão geral sobre a composição e a origem glandular dos feromônios de trilha e de atração sexual em Isoptera. Os resultados obtidos mostram que a principal glândula responsável pela produção do feromônio de trilha é a glândula esternal, enquanto que para o feromônio sexual três tipos de glândulas podem estar envolvidas na secreção: glândula tergal, esternal e esternal posterior. Em relação à composição química, observou-se controvérsias quanto à presença de uma secreção simples ou composta. Além disso, foram encontradas diferenças na composição do feromônio de trilha entre cupins basais e derivados. Por fim, o dodecatrienol foi o composto, frequentemente, mais encontrado na composição dos feromônios de trilha e sexual nos cupins estudados.

Palavras-chave: Feromônios; Cupins; Glândula esternal; Glândula tergal; Glândula esternal posterior.

1 Mestrando em Biologia Animal. Graduado em Ciências Biológicas pela Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri - UFVJM.

2 Doutora em Biologia Celular e Molecular pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho - UNESP.

Abstract: Pheromones are substances widespread among insects. In the case of termites that are social insects these messenger molecules, secreted by exocrine glands, perform crucial functions for the maintenance of homeostasis in the colonies. This review provides an overview on the composition and glandular origin of trail and sex pheromones in Isoptera. The results obtained show that the main gland responsible for producing the trail pheromone is the sternal gland while for the sex pheromone three kinds of glands may be involved in the secretion: tergal gland, sternal and posterior sternal. Regarding the chemical composition, there was controversy about the presence of a single or a mixed secretion. In addition, differences were found in the composition of the trail pheromone between basal and derived termites. Finally, dodecatrienol was the most common compound found in the composition of the trail and sex pheromones in studied termites.

Keywords: Pheromone; Termites; Sternal gland; Tergal gland; Posterior sternal gland.

INTRODUÇÃO

A maioria dos representantes da classe dos insetos vive de forma solitária e com pouco contato entre os indivíduos de uma mesma espécie. Para esta grande maioria, agrupamentos efêmeros podem ser observados apenas em situações de alta abundância de recurso alimentar disponível, ou durante encontros de machos e fêmeas no período reprodutivo. Entretanto, em insetos sociais, como é o caso de abelhas, vespas, formigas e cupins, as comunidades vivem em contato permanente e organizado com os seus integrantes. Juntamente a este contato íntimo, propiciado pela vida em sociedade, surgiram mecanismos que permitem aos membros das colônias uma ampla troca de informações em contextos visuais, acústicos, táteis, magnéticos ou químicos. Neste último, por sua vez, o uso de moléculas químicas mensageiras é a forma de comunicação mais difundida entre os insetos sociais e são amplamente conhecidas como “feromônios”.¹

Para Karlson e Butenandt², feromônios são substâncias liberadas por um animal para o exterior, causando reações específicas nos indivíduos da mesma espécie que as recebem. Estas reações podem ser desde mudanças comportamentais até estímulos para um desenvolvimento fisiológico específico.

De acordo com Noirot³, a origem dos feromônios está associada a um aparato de glândulas exócrinas bem desenvolvido. Acrescentando, Sillam-Dussès *et al.*¹ explicam que somente entre os insetos sociais já foram descritas um total de 105 diferentes glândulas exócrinas. Conforme encontrado no trabalho de Billen⁴, para várias glândulas a composição química e o papel de suas secreções, que

são simples e produzidas em pequenas quantidades voláteis, é bem descrito, enquanto que para outras o conhecimento permanece limitado a descrição de ocorrência. Esta simplicidade na composição dos feromônios é corroborada pelos achados de Wilson & Bossert⁵, em que relatam a maioria dos feromônios como tendo entre 5 e 20 átomos de carbono e com pesos moleculares variando de 80 e 300.

No que diz respeito ao estudo dos feromônios em cupins, a comunicação química em Isoptera depende de compostos secretados principalmente por uma grande variedade de glândulas exócrinas distribuídas por todo o corpo do inseto.⁶ Costa-Leonardo, Casarin & Lima⁷ ressaltam que os feromônios são substâncias extremamente importantes na manutenção da homeostase social das colônias de cupins, principalmente por se tratarem de organismos desprovidos de visão. Esta homeostase é atingida graças ao uso de semioquímicos que controlam uma série de atividades nas colônias, como forrageamento, defesa, atração de parceiros, segregação da colônia, posicionamento, e, até mesmo, regulação de casta. Em seus estudos Robert *et al.*⁸ reporta m que um mesmo composto pode ser secretado por diferentes glândulas ou até mesmo por diferentes espécies com funções diferenciadas entre elas.

Segundo Sillam-Dussès *et al.*¹, alguns trabalhos têm descrito a identidade química e origem dos feromônios em cupim. Estes trabalhos mostram que a diversidade química dos componentes presentes nos feromônios é consideravelmente baixa, por exemplo, para o feromônio de trilha apenas oito compostos foram identificados em mais de 60 espécies analisadas, para o feromônio sexual apenas nove compostos foram levantados para 25 espécies estudadas até o momento.⁹

É importante ressaltar que os feromônios

sexuais e de trilha não são os únicos encontrados nas colônias de cupins, no entanto, dentro da rede de sinais químicos utilizados pelos cupins, estes estão entre os que mais possuem dados de descrição notificados e, portanto, os mais conhecidos. Diante do exposto, objetivou-se, através dos dados teóricos já publicados, promover um levantamento dos principais tipos de feromônios de trilha e de atração sexual, difundidos entre as espécies de cupins, bem como a origem glandular e a composição dessas substâncias.

REVISÃO DE LITERATURA

Para este trabalho, foi realizada uma pesquisa de caráter bibliográfico, cujos meios concentraram-se na busca e exploração de trabalhos científicos no âmbito nacional e internacional. Os trabalhos foram obtidos através do Portal de Periódicos da Capes, sem recorde temporal de publicação pré-estabelecidos. Como descritores, utilizou-se os termos “*Pheromone*”, “*Termites*”, “*Trail following*” e “*Sexual pheromone*”. Dos trabalhos obtidos nas buscas, após leitura minuciosa, foram excluídos aqueles que não tinham afinidade com o tema, bem como as publicações que apresentaram duplicidade nos resultados da pesquisa.

Feromônio de trilha

Dentro da infinidade de sinais químicos utilizados pelos cupins, a marcação por meio de feromônios de trilha é ubíqua, independente das diferenças de forrageamento e dos hábitos de construção de ninho nas espécies⁹. O feromônio de trilha é secretado quando o indivíduo pressiona seu abdômen contra o substrato e libera substância glandular.¹⁵ A única fonte de feromônio de trilha, a glândula esternal (Figura 1), aparece como um órgão

homólogo em todas as castas e espécies de cupins, variando apenas na posição, tamanho e estrutura entre os grupos pertencentes à ordem Isoptera.^{3,11,12,13,14} Traniello & Leuthold¹⁵ ressaltam que a utilização da glândula esternal na marcação de trilha é, provavelmente, oriunda de seu papel ancestral de atração em parceiros durante a dispersão. Tal ideia é suportada pelo uso generalizado da glândula esternal em comportamento de corte, bem como pela utilização frequente do mesmo feromônio para a atração do companheiro e para marcação de trilha, embora em quantidades diferentes e em diferentes ocasiões.⁹ Alguns trabalhos consultados relatam que esta mesma glândula pode secretar feromônio de atração sexual em cupins.^{3,12}

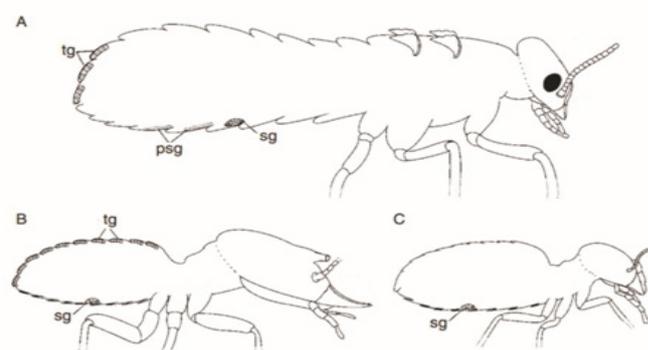


Figura 1 - Esquema da localização das glândulas tergal (tg), esternal (sg) e esternal posterior (psg) em diferentes castas de cupins. (A) Imago. (B) Soldado. (C) Operário. Modificado de Costa-Leonardo & Haifig (2010), p.525.

De acordo com Luscher & Muller¹⁶, o feromônio de trilha em cupins foi descrito pela primeira vez nos cupins “one piece” *Zootermopsis* e *Kalotermes*. Stuart¹¹ propôs que o feromônio, nestes grupos, tem como função um sinal de alarme que causa a excitação e o recrutamento de indivíduos no interior do ninho. Além disso, Bordereau *et al.*¹⁷ comentam sobre o uso de feromônios em pseudergates de *Zootermopsis* na construção de galerias externas e Abe¹⁸ ressaltou que pouco era conhecido sobre os grupos de cupins que se alimentam e vivem na madeira. Este mesmo autor sugeriu que tais grupos de cupins teriam uma menor necessidade de

uso de feromônio de trilha. Segundo Billen⁴, os primeiros feromônios de trilha que foram identificados quimicamente, a partir de glândulas esternais em cupins, foram o cembreno em *Nasutitermes exitiosus*¹⁹ e dodecatrienol em *Reticulitermes virginicu*.²⁰

Em relação à composição do feromônio em cupins, Wyatt²¹ revela que a maioria dos feromônios encontrados em insetos tem na sua constituição misturas de substâncias, o que foi também reportado por Arab *et al.*²²; Hanus *et al.*¹⁰; Costa-Leonardo & Haifig²³; Bordereau & Pasteels⁹, os quais propõe que o feromônio de trilha em cupins é uma mistura de vários componentes, em que um composto ativo comum atua para diferentes espécies de cupins, e, juntamente a este composto, existem compostos secundários específicos que determinam a especificidade entre as espécies. Esta mesma observação foi feita no trabalho de Sillam-Dussès *et al.*²⁵, com dez espécies da subfamília Nasutitermitinae, em que aponta para fato do feromônio de trilha ser um composto misto no qual o neocembreno é sempre mais abundante do que o dodecatrienol. No entanto, apenas componentes simples em feromônios de trilhas foram identificados em cupins^{25,26}. O trabalho de Billen⁴ apresenta a desvantagem em ter um feromônio de trilha composto por apenas uma substância. Para esse autor um composto simples poderia acarretar na falta de especificidade, uma vez que a mesma substância poderia ser usada por espécies relacionadas.

Para Sillam-Dussès *et al.*²⁷⁻²⁹, a presença de feromônios de trilha compostos por misturas é encontrada apenas nos grupos de cupins mais derivados e ecologicamente bem-sucedidos, Nasutitermitinae e Prorhinotermitinae. Esta mesma ideia é compartilhada por Bordereau & Pasteels.⁹ que observaram uma clara divisão entre os cupins basais que secretam cadeias com 14 carbonos ramificados e cadeias de álcoois com 18 carbonos e aldeídos, enquanto os cupins mais derivados secretam cadei-

as de álcoois com 12 carbonos não ramificados e cadeias de hidrocarbonetos de terpeno com 20 carbonos. Entretanto, durante o levantamento, encontrou-se duas exceções: o caso de Hodotermitidae, cupins basais que possuem um feromônio de trilha formado por uma cadeia de 18 carbonos que, ainda, não foi completamente caracterizada²⁹, e o caso de *H. sjoestedti*, também basal, onde foi identificado um álcool com 13 carbonos, ambos diferindo do relatado para os cupins basais e mais derivados.⁹

Ainda relatando sobre a composição química do feromônio de trilha em cupins, os principais compostos descritos de acordo com Sillam-Dussès *et al.*²⁹ e Saran *et al.*³⁰ são: dodecatrienol, neocembreno, dodecanol e dodecadienol. No entanto, durante a busca bibliográfica, encontrou-se outros compostos como: undecadienol²⁸, undecanol e dodecanal⁹, ácido hexanóico³¹ e trinervitatriene.²⁴ O trabalho de Costa-Leonardo & Haifig³² contém uma tabela com alguns destes compostos encontrados em feromônio de trilha nas 9 famílias de cupins. Dentre todos os compostos mencionados anteriormente, o dodecatrienol tem sido identificado como substância presente no feromônio de trilha em muitos grupos de Isoptera, principalmente nos pertencentes à família Rhinotermitidae. ^(2,20,33)

Costa-Leonardo, Casarin & Lima⁷ mostram que a maioria das espécies de cupins seguem trilhas artificiais, por exemplo, a tinta de algumas canetas promove a ação de trilha em cupins subterrâneos dos gêneros *Reticulitermes* e *Coptotermes*, principalmente pelo fato de que a tinta presente em canetas esferográficas contém 2-fenoxietanol, um composto com estrutura semelhante ao do dodecatrienol. Além disso, este mesmo composto tem sido listado como o principal componente de feromônio sexual em algumas espécies de cupim³⁴. Prestwich³⁵ mencionou que o fungo *Gleophyllum trabeum*, também, possui dodecatrienol.

Sillam-Dussès *et al.*²⁸ mencionam as particularidades do feromônio de trilha secretado por

M. darwiniensis, uma espécie em que o feromônio de trilha por si só não é responsável pela orientação. Neste caso, além do feromônio de trilha, esta espécie necessita de um compartimento físico como uma galeria para guiar o movimento. Este mesmo trabalho mostra que *M. darwiniensis* secreta feromônio de trilha oriundo de no mínimo duas glândulas esternais, enquanto que a maioria das espécies de cupins utiliza apenas uma. Além disso, a composição do feromônio de trilha em *M. darwiniensis*, trimetil decadienol, chama atenção pelo fato de ser amplamente conhecida na indústria de perfumaria e nunca ter sido antes descrita em espécies animais. Noirot³ mostrou que *M. darwiniensis* é a única espécie de cupim conhecida que possui três glândulas esternais.

Feromônio sexual

A reprodução em cupins é influenciada por semioquímicos e geralmente ocorre por meio de voos nupciais, no qual fêmeas e machos alados deixam a colônia mãe em um processo conhecido como revoada e voam para fundar uma nova colônia³⁶. A procura por parceiros, na maioria das espécies, ocorre através da secreção de feromônios produzidos por glândulas exócrinas localizadas no abdômen.³⁷ As principais glândulas exócrinas envolvidas na secreção de feromônios sexuais são as glândulas tergal, esternal e esternal posterior (Figura 1). De acordo com Noirot³, a principal glândula envolvida no pareamento sexual, após o voo nupcial, é a glândula tergal. Da mesma forma, alguns autores apontam a glândula tergal como responsável pela atração a curtas distâncias ou comportamento de tandem em algumas espécies de cupins.³⁶ Em outras espécies de cupins, fêmeas adultas expõem a glândula esternal para fora do abdômen em um comportamento de chamamento dos machos.³³ Na maioria das vezes, os feromônios sexuais são produzidos pelas fêmeas adultas, mas podem ser

encontrados em ambos os sexos.¹²

Os feromônios são compostos por álcoois, aldeídos e hidrocarbonos.⁹ Alguns feromônios sexuais possuem a mesma composição dos feromônios de acompanhamento de trilha produzidos por operários, mas quando liberados em quantidades diferentes atuam como atrativos sexuais.³⁸

Feromônios sexuais são compostos mistos e os componentes destes feromônios mais encontrados nas espécies de cupins são dodecatrienol, dodecenol, neocembreno e trinervitatrieno.⁹ No entanto, Costa-Leonardo *et. al.*³⁹ apontam o dodecatrienol como sendo o principal componente do feromônio de atração sexual presente em cupins. O dodecatrienol está presente em várias espécies pertencentes à família Termitidae¹⁰ e na subfamília Syntermitinae ele é produzido pela glândula tergal.⁵ Em *Pseudocanthotermes* e *Reticulitermes* a produção de dodecatrienol ocorre exclusivamente pela glândula esternal³⁶, enquanto que em *Cornitermes bequaerti*, *Kaloterms flavicolis* e *Trinervitermes bettonianus*, ambas as glândulas tergal e esternal estão envolvidas na produção deste feromônio.³⁶ Nas espécies pertencentes ao gênero *Macrotermes*, a produção do feromônio sexual nas fêmeas é feita pela glândula tergal e nos machos pela glândula esternal posterior.⁴⁰

Em Rhinotermitidae, as fêmeas de *Psammotermes hybostoma* produzem dodecatrienol em três glândulas tergais e uma glândula esternal.⁴¹ Segundo Sillan Dussés *et. al.*², as fêmeas utilizam a glândula tergal para atrair os machos a curtas distâncias para coesão e usam a glândula esternal para evitar a separação do macho do abdômen durante o “tandem”.

Em famílias de cupins consideradas basais, como por exemplo, Termopsidae, a secreção feromonal é feita por ambos os sexos durante o período de acasalamento, o que em cupins derivados só ocorre nas fêmeas.^{3,12} Bordereau *et. al.*¹⁷ apontaram a estrutura química em alguns feromônios de atração sexual na família Termopsidae. Em *Zootermopsis nevadensis* e *Z. angusti-*

collis, o feromônio sexual encontrado nas fêmeas foi o (5E)-2, 6, 10 trimethylundeca- 5, 9- dienal (undecanal), enquanto que o composto encontrado nos machos foi dodecanal. Este mesmo composto dos machos em *Zootermopsis* é visto como feromônio de trilha nessa espécie.¹⁷ Da mesma forma em *Hodotermopsis sjoestedti*, as fêmeas e os machos alados possuem os mesmos compostos de *Zootermopsis*. Estes compostos são considerados feromônios sexuais específicos de pareamento.⁴²

CONCLUSÃO

Através dos resultados obtidos nesta revisão, observa-se que existe um consenso entre os autores consultados, que apontam a glândula esternal como a principal fonte de produção do feromônio de trilha. Além disso, pode-se observar que há uma controvérsia em relação à composição deste feromônio, sendo que alguns autores consideram o feromônio de trilha como um composto simples, enquanto outros consideram como sendo uma mistura de substâncias. Ainda no que se refere à composição, verificou-se que os trabalhos consultados assinalam uma divisão entre o feromônio de trilha de cupins basais e dos mais derivados. Da mesma forma, foi possível observar em alguns trabalhos que o mesmo composto pode ser utilizado tanto para trilha quanto para atração sexual.^{8,34}

No que diz respeito ao feromônio de atração sexual, as principais glândulas associadas à produção e secreção deste feromônio são as glândulas tergal, esternal e esternal posterior. Assim como para o feromônio de trilha, a composição do feromônio sexual é questionada pelos os autores como sendo simples ou misto. No entanto, estudos recentes têm sugerido que o feromônio sexual possui mais de um componente.⁷ Geralmente

o feromônio sexual é produzido pelas fêmeas², no entanto em cupins considerados basais esta produção pode ser realizada por ambos os sexos, porém com composições diferenciadas.⁷ Além disso, Bordereau³⁶ atenta para a dificuldade de trabalhos estabelecerem os compostos atuantes na atração sexual uma vez que as quantidades liberadas pelos indivíduos são mínimas e os voos reprodutivos ocorrem apenas uma vez por ano.

Através deste estudo foi possível também constatar que o dodecatrienol tem sido colocado como o componente mais frequente envolvido na comunicação sexual e na formação de trilha em espécies de cupins, assim como apontado por Sillam-Dussès *et al.*¹. Por fim, observa-se que grande parte dos estudos disponibilizam dados em relação aos feromônios presentes em famílias ou subfamílias de uma forma geral, mas não para espécie específica. Desta forma, faz-se necessário mais estudos relacionados aos feromônios em nível de espécie, contribuindo para um melhor entendimento da comunicação em Isoptera.

REFERÊNCIAS

1. SILLAN-DUSSÈS, D.; HANUS, R.; ABD EL-LATIF, A. O.; *et al.* Sex Pheromone and Trail Pheromone of the Sand Termite *Psammotermes hybostoma*, *Journal of Chemical Ecology*, v. 37, n. 2, p. 179–188, 2011.
2. KARLSON, P. & BUTENANDT, A. Pheromones (ectohormones) in insects. *Annual Reviews of Entomology*, Munich, Germany, 4: 39-58, 1959.
3. NOIROT, C. Glands and secretions. *In: Biology of Termites*, v. vol, p. 1, 1969.

4. BILLEN, J. Signal variety and communication in social insects. *Pro. Neth. Entomol. Soc. Meet.*, Belgium v. 17, p. 9–25, 2006.
5. WILSON, E.O. & BOSSERT, W.H. Chemical communication among animals. *Rec. Progr. Horm. Res.* 19: 673-716, 1963.
6. COSTA-LEONARDO A M. Cupins-Praga: morfologia, biologia e controle. Rio Claro, Costa-Leonardo A M (ed) p. 128, 2002.
7. COSTA-LEONARDO, A. M.; CASARIN, F. E.; LIMA, J. T. Chemical communication in isoptera. *Neotropical entomology*, Rio Claro, SP, v. 38, n. 1, p. 747–52, 2009.
8. ROBERT A, *et al.* A new C12 alcohol identified as a sex pheromone and a trail-following pheromone in termites: the diene (Z, Z)-dodeca-3,6-dien-1-ol. *The of Science Nature-Naturwissenschaften*, 91: 34-39, 2004.
9. BORDEREAU C, PASTEELS JM. Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N, editors. *Biology of termites, a modern synthesis. Dordrecht (the Netherlands): Springer.* p. 279–320, 2011.
10. HANUS, R.; ŠOBOTNÍK, J.; KRASULOVÁ, J.; *et al.* Nonadecadienone, a New Termite Trail-Following Pheromone Identified in *Glossotermes oculatus* (Serritermitidae). *Chem. Senses*, p. 55– 63, 2012.
11. STUART AM. Social behavior and communication. In: Krishna K, Weesner FM, eds. *Biology of termites.* New York: Academic Press, v. 1, p. 89–123. 1969.
12. AMPION M, QUENNEDEY A. The abdominal epidermal glands of termites and their phylogenetic significance. In: Howse PE, Clément JL, editors. *Biosystematics of social insects.* London: Academic Press. p. 249–261, 1981.
13. QUENNEDEY, A.; SILLAM-DUSSÈS, D.; ROBERT, A.; BORDEREAU, C. The fine structural organization of sternal glands of pseudergates and workers in termites (Isoptera): A comparative survey. *Arthropod Structure and Development*, France, v. 37, p. 168–185, 2008.
14. COSTA-LEONARDO AM. Dinâmica do forrageamento em cupins subterrâneos. In: Vilela EF, Santos IA, Schoederer JH, Serrão JE, Campos LAO, Lino-Neto J (eds) *Insetos Sociais: da biologia à aplicação.* Editora UFV, Viçosa, pp 347–358, 2008.
15. TRANIELLO, J. F. A.; LEUTHOLD, R. H. Behavior and ecology of foraging in termites. *Academic Publishers*, p. 141– 168, 2000.
16. LUSCHER, M.; MULLER, B. Ein spurbildendes sekret bei termiten. *The of Science Nature - Naturwissenschaften*, 1960.
17. BORDEREAU, C.; LACEY, M. J.; SÉMON, E.; *et al.* Sex pheromones and trail-following pheromone in the basal termites *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and *Z. angusticollis* (Hagen) (Isoptera : Termopsidae : Termopsinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, p. 519–530, 2010.
18. ABE, T. Evolution of life types in termites, *University of Tokyo Press*, p. 123- 148, 1987.
19. MOORE, B. P. Isolation of the scent-trail pheromone of an australian termite. *Nature*, v. 211, p. 746–747, 1966.

20. TAI, A.; MATSUMURA, F.; COPPEL, H. Chemical identification of the trail-following pheromone for a southern subterranean termite. *Journal of Organic Chemistry*, v. 34, n. 7, p. 2180–2182, 1969.
21. WYATT TD. Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge: *Cambridge University Press*, 2003.
22. ARAB, A. *et al.* Trail-pheromone specificity of two sympatric termites (Rhinotermitidae) from Southeastern Brazil. *Sociobiology* 43: 377-387, 2004.
23. COSTA-LEONARDO, A. M.; HAIFIG, I. Pheromones and Exocrine Glands in Isoptera. *Biocommunication of Animals*, v. 83, n. 10, p. 521–549, 2010.
24. SILLAM-DUSSÈS, D.; SÉMON, E.; ROBERT, A.; *et al.* Identification of multi-component trail pheromones in the most evolutionarily derived termites, the Nasutitermitinae (Termitidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 99, p. 20–27, 2010.
25. BORDEREAU C, PASTEELS JM. Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N, eds. *Biology of termites, a modern synthesis*. Heidelberg: Springer, in press, 2009.
26. MORGAN, E.D. Chemical words and phrases in the language of pheromones for foraging and recruitment. In: Lewis, T. (ed.) *Insect Communication*, London, Academic Press, pp. 169–194, 1984.
27. SILLAM-DUSSÈS, D. Evolution des pheromones de piste chez les termites et leurs relations avec les pheromones sexuelles. Thèse, Université de Bourgogne, 172 pp, 2004.
28. SILLAM-DUSSÈS, D.; SÉMON, E.; LACEY, M. J.; *et al.* Trail-Following Pheromones in Basal Termites , with Special Reference to *Mastotermes darwiniensis*. *J Chem Ecol*, p. 1960–1977, 2007.
29. SILLAM-DUSSEÈS, D. *et al.* Trail-following pheromones and phylogeny in termites. In: Proceedings of the XV Congress of IUSI, Washington, pp. 100e101, 2006.
30. SARAN R K, MILLAR J G, RUST M K. Role of (3Z,6Z,8E)- Dodecatrien-1-ol in trail following, feeding, and mating behavior of *Reticulitermes hesperus*. *J Chem Ecol*, v. 33, p. 369- 389, 2007.
31. HUMMEL H, KARLSON P. Hexansäure als Bestandteil des Spurpheromons der Termite *Zootermopsis nevadensis* Hagen. *Z Physiol Chem*, v. 349, p.725–727, 1968.
32. COSTA-LEONARDO, A. M.; HAIFI, I. Termite Communication During Different Behavioral Activities. *Biocommunication of animals*. p. 161–190, 2014.
33. COSTA, D. A.; CARVALHO, R. A.; LIMA FILHO, G. F.; BRANDÃO, D. Inquilines and Invertebrate Fauna Associated With Termite Nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera , Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobioly*, v. 53, n. 2B, p. 443–454, 2009.

34. LADUGUIE, N.; ROBERT, A.; BONNARD, O.; *et al.* Isolation and Identification of (32,62,8E)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae): Roles in Worker Trail-following and in Alate Sex-attraction Behavior. , *J Insect Physiol*, v. 1910, n. 9, p. 781–787, 1994.
35. PRESTWICH, G.D., Chemical systematics of termite exocrine secretions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.14, p.287–311, 1983.
36. BORDEREAU, C.; CANCELLO, E. M.; SÉMON, E.; COURRENT, A.; QUENNEDEY, B. Sex pheromone identified after Solid Phase Microextraction from tergal glands of female alates in *Cornitermes bequaerti* (Isoptera , Nasutitermitinae). *Insectes Sociaux*, v. 49, p. 209–215, 2002.
37. LEUTHOLD, R. H.; BRUISNMA, O. Pairing behavior in *Hodotermes mossambicus* (Isoptera). *Psyche*, p. 109–119, 1977.
38. PASTEELS, J. M.; BORDEREAU, C. Releaser pheromone in termites. *Westview Press*, p. 193–215, 1998.
39. COSTA-LEONARDO A. M., GONÇALVES F. C., LARANJO L. T., *Mandibular glands in reproductives of Asian termites Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Acta Microscopica*, v. 18, n. 3, p. 220-231.
40. PEPPUY, A.; ROBERT, A.; SEMON, E.; *et al.* (Z)-dodec-3-en-1-ol, a novel termite trail pheromone identified after solid phase microextraction from *Macrotermes annandalei*. *Journal of Insect Physiology*, v. 47, n. 4-5, p. 445–453, 2001.
41. NOIROT, C.; QUENNEDEY, A. Fine Structure of Insect Epidermal Glands. , *Annual Reviews Entomology*, v. 19, p. 61–80, 1974.
42. LACEY, M. J.; SÉMON, E.; KRASULOVA, J.; *et al.* Chemical communication in termites : syn -4 , 6-dimethylundecan-1-ol as pheromones in *Hodotermopsis sjoestedti* (Isoptera , Archotermopsidae). *Journal of Insect Physiology*, v. 57, p. 1585–1591, 2011.