

Capítulo 6

Os simbiotes e a nutrição dos insetos

*Edson Hirose
Antônio R. Panizzi*

Introdução

Os insetos são os organismos de maior sucesso sobre a Terra, em parte, por causa da capacidade de se alimentar de uma ampla variedade de dietas (ISHIKAWA, 2003). Muitas dessas dietas apresentam deficiências nutricionais que, em parte, podem ser supridas por microrganismos (TAMAS et al., 2002). Assim, os microrganismos durante milhões de anos de evolução influenciaram o desenvolvimento e a sobrevivência dos insetos, quer servindo de alimento, quer fornecendo vias metabólicas novas; os insetos, por sua vez, permitiram a disseminação desses microrganismos (BERENBAUM, 1988; WERNEGREN, 2004; SCHULTZ et al., 2005).

O termo simbiose foi utilizado pela primeira vez por Anton Bary, em 1879, para definir uma associação íntima entre organismos de diferentes espécies, normalmente entre um hospedeiro e um microrganismo (RIO et al., 2003). Apesar de a simbiose representar todas as relações do parasitismo até o mutualismo, o termo é normalmente utilizado para relações onde há benefício mútuo.

Muitos microrganismos estão envolvidos no processamento alimentar dos insetos. Por exemplo, insetos que se alimentam de dietas de difícil digestão por causa da presença de moléculas complexas (BREZNAC; BRUNE, 1994; CAZEMIER et al., 2003; SUH et al., 2003), dietas com deficiências nutricionais, como o floema, deficiente em lipídios e aminoácidos essenciais, e sangue, pobre em várias vitaminas do complexo B (DADD, 1985; RAINEY et al., 1995; ADAMS; DOUGLAS, 1997; BYNE et al., 2003). Outros microrganismos são necessários para desintoxicação do material vegetal (DOWN, 1989) e mesmo na defesa do inseto contra invasões de patógenos e ataque de parasitoides (OLIVER et al., 2003; DILLON; DILLON, 2004). Os microrganismos podem estar presentes tanto interna como externamente ou manter ou não uma relação complexa com o hospedeiro, mas a maioria das relações ecológicas entre microrganismos e insetos é construtiva (ALVES, 1998).

As relações simbióticas nutricionais em várias ordens de insetos desenvolveram-se independentemente com diferentes tipos de microrganismos. Alguns grupos de insetos desenvolveram sistemas de cultivo onde o simbionte fúngico é mantido externamente servindo de alimento para o inseto – ectossimbiose. Outros grupos mantêm relações mais íntimas carregando os simbiontes internamente – endossimbiose; esses simbiontes podem ainda estar presentes no lúmen do intestino na forma livre, os extracelulares, ou dentro de células especializadas, os intracelulares (Fig. 1) (DOUGLAS, 1989, 1998; STEVENS et al., 2001; DILLON; DILLON, 2004, WERNEGREN, 2004).

O estudo desses simbiontes teve um grande avanço nas últimas décadas principalmente com o desenvolvimento de técnicas moleculares que permitiram uma melhor compreensão dessas interações até então desconhecidas.

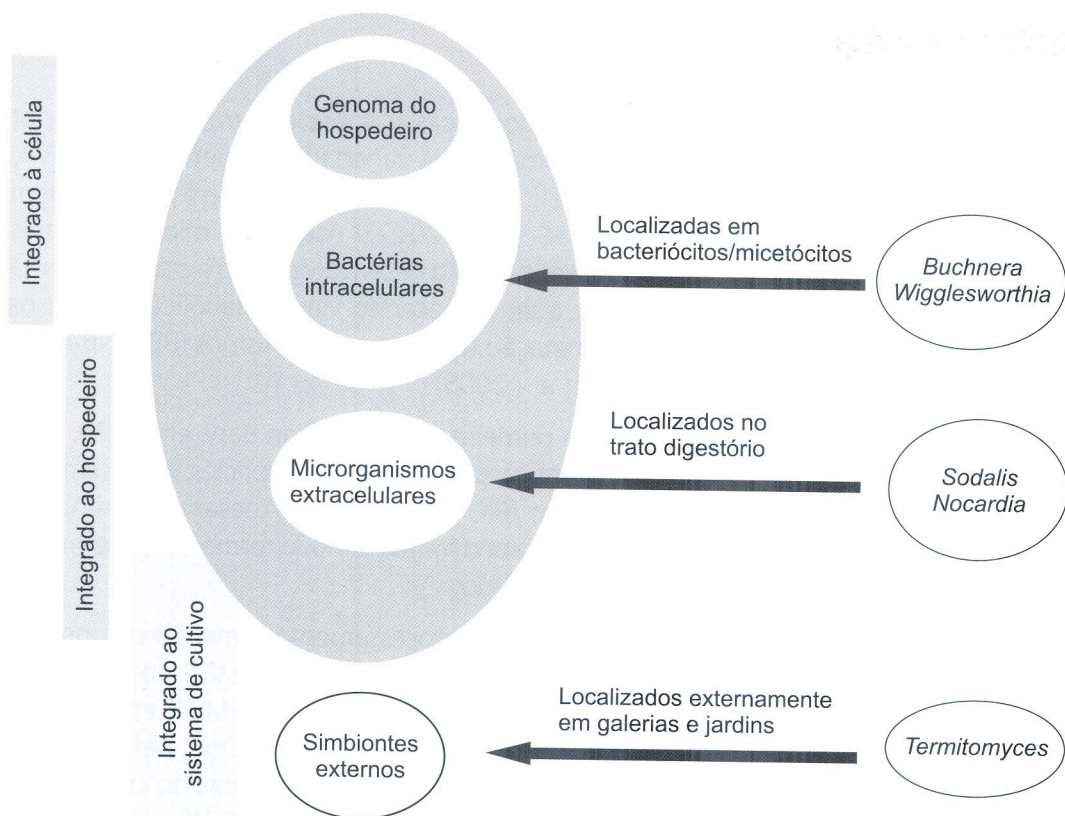


Fig. 1. Relações simbióticas entre insetos e seus microrganismos.

Fonte: adaptado de Kitano e Oda (2006).

Simbiosiontes externos os insetos que cultivam fungos

Há milhões de anos, insetos pertencentes a três ordens distintas Isoptera, Hymenoptera e Coleoptera, desenvolveram a habilidade de cultivar fungos específicos como alimento. Dois desses grupos de insetos “fazendeiros” ficaram dependentes das colheitas cultivadas e desenvolveram sociedades divididas em castas que cooperam em sistemas de cultivo complexos (MUELLER; GERALDO, 2002).

Esses fungos são cultivados sob condições específicas, em que os insetos associados regulam o crescimento dos fungos em jardins especialmente preparados, permitindo o desenvolvimento controlado e sadio. Na falta desses insetos, os jardins são rapidamente tomados por contaminantes microbianos, caracterizando-se assim uma relação de interdependência entre os fungos e os insetos. Os insetos associados também previnem a ocorrência de ácaros e nematóides, invasores comuns que contaminam os jardins com esporos de outros fungos (CURRIE et al., 1999; CURRIE, 2001; FARRELL et al., 2001).

A simbiose com fungos permitiu às formigas, térmitas e besouros-das-ambrósias ocuparem nichos com recursos abundantes, mas que se encontravam inacessíveis. Assim, com suas complexas inter-relações com seus simbiosiontes, esses insetos desempenham papel importante em seus ecossistemas e em alguns casos são considerados pragas importantes nos sistemas agrícola-florestais (MUELLER; GERALDO, 2002).

Besouros-das-ambrósias – subfamílias *Scolytinae* e *Platypodinae*

Os coleópteros, conhecidos como besouros-das-ambrósias, pertencentes às subfamílias *Scolytinae* e *Platypodinae*, escavam extensas galerias nas árvores para se alimentar e ovipositar (CASSIER et al., 1996). São conhecidas aproximadamente 3.400 espécies que cultivam fungos em galerias e que desenvolveram estratégias de alimentação e manipulação de vários tipos de substratos fúngicos. Alguns desses insetos são considerados pragas florestais importantes, por causas dos danos que debilitam as plantas atacadas (PAINE et al., 1997; VAN ZANDT et al., 2003).

Alguns desses coleópteros possuem micângias, que podem variar de invaginações simples e rasas a estruturas mais complexas associadas a glândulas e células secretoras para a aquisição e o transporte de fungos (SIX, 2003). O termo micângia, por exemplo, tem sido aplicado para estruturas como a ranhura na dobra torácica de *Dentroctonus frontalis* Zimmermann (HAPP et al., 1971), pontuações na cabeça de *Scolytus ventralis* LeConte (LIVINGSTON; BERRYMAN, 1972) e caminhos nas setas plumosas em *Pityoborus* spp. (FURNISS et al., 1987). Alguns autores utilizam a denominação

pseudomicângia quando essa não está associada às células glandulares (CASSIER et al., 1996).

A relação entre os besouros e os fungos se caracteriza como mutualística quando o inseto se alimenta diretamente do fungo ou quando o fungo debilita a planta, facilitando a alimentação pelo inseto. Em contrapartida, os insetos permitem o bom desenvolvimento e uma transmissão eficiente do fungo, e caso os besouros sejam retirados, os jardins se deterioram rapidamente em razão do crescimento excessivo dos fungos que congestionam as galerias ou ao alastramento de contaminantes (WOOD; THOMAS, 1989). Como os térmitas e as formigas, os besouros-das-ambrósias protegem o jardim fúngico de contaminantes prejudiciais e as larvas crescem em uma dieta fúngica (BEAVER, 1989).

Alguns fungos de ambrósia crescem vegetativamente e só são encontrados em galerias escavadas por esses coleópteros, sugerindo uma associação obrigatória (FARRELL et al., 2001).

As interações de coleópteros e seus fungos são multifacetadas e complexas. Elas dependem do estágio do inseto, e os efeitos sobre o desenvolvimento do inseto dependerão do vigor do hospedeiro e da composição da flora fúngica associada (PAINE et al., 1997). De modo geral, essa associação está relacionada com a nutrição do inseto, em que o fungo modifica os constituintes vegetais, facilitando sua assimilação. A madeira é uma fonte pobre em vitaminas, esteróis e outros nutrientes, e os fungos, ao utilizarem a planta como substrato, convertem os nutrientes presentes em formas mais digeríveis pelo inseto (SIX, 2003). Em contrapartida, os besouros oferecem um meio de disseminação aos fungos, e, nas micângias, os fungos ficam protegidos da dissecação (BEAVER, 1989).

Coppedge et al. (1995) observaram que *D. frontalis* são maiores e mais férteis quando se desenvolvem na presença do fungo simbiote, quando comparado com insetos criados na ausência do fungo. Ayres et al. (2000) demonstraram uma evidência que suporta a teoria de que os fungos podem concentrar nitrogênio. Ao comparar duas espécies de besouros, com e sem micângia, demonstraram que os insetos sem micângia necessitavam consumir mais floema para obter o nitrogênio necessário para o desenvolvimento. Outras funções desempenhadas pelos simbioses fúngicos incluem limitar o crescimento de outros fungos e, em alguns casos, contribuir para a comunicação química do inseto (HUNT; BORDEN, 1990).

Formigas – subfamília Myrmicinae – tribo Attini

Há 50-60 milhões de anos, as formigas-cortadeiras da tribo Attini, encontradas nas regiões Neártica e, principalmente, Neotropical, adquiriram a habilidade de cultivar fungos (BASS; CHERRETT, 1994). Atualmente existem 190 espécies conhecidas, em que cada gênero ou espécie mantém diferentes espécies de fungos (MUELLER et al., 2001).

Essa associação está presente desde o início da colônia quando as futuras rainhas partem da colônia-mãe e levam consigo em uma bolsa infrabucal um *pellet* do inóculo fúngico, que servirá de núcleo para um novo jardim (MUELLER et al., 1998, 2001). Apesar de esse comportamento permitir uma propagação vertical e vegetativa do fungo, estudos genéticos não encontraram uma correlação estreita entre as espécies de formigas e seus respectivos fungos. Isso se deve ao fato de as formigas, ocasionalmente, substituírem seu fungo domesticado por fungos de vida livre e por outros fungos de outras colônias (MUELLER et al., 1998; GREEN et al., 2002).

As colônias dessa tribo são dependentes dos fungos para sua alimentação e a prole é criada em uma dieta exclusivamente fúngica. Por isso, essas formigas desenvolveram a capacidade de cultivar os fungos em câmaras subterrâneas, sobre substratos de cultivo que variam dependendo do gênero da formiga, podendo ser fragmentos de folhas e flores. Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* usam exclusivamente folhas e flores frescas cortadas e transportadas para o ninho. Estudos recentes ampliaram consideravelmente a compreensão da evolução da simbiose entre as formigas Attini e seus fungos (CHAPELA et al., 1994; MUELLER et al., 1998, 2001; CURRIE et al., 1999; GREEN et al., 2002).

Para proteger seus jardins de um fungo parasita do gênero *Escovopsis*, que causa redução na produtividade e crescimento do fungo simbiote, as formigas Attini usam antibióticos derivados de bactérias mantidas em regiões especializadas dos próprios corpos (CURRIE et al., 1999; CURRIE, 2001; POULSEN et al., 2003). As bactérias pertencem ao gênero *Streptomyces*, um gênero de bactérias de solo que foi usado pela indústria farmacêutica para a descoberta de antibióticos modernos. Além disso, as operárias realizam a remoção mecânica de contaminantes e isolam áreas dos jardins que se apresentam contaminadas com outros fungos (BASS; CHERRETT, 1994).

Térmitas – subfamília Macrotermitinae

Existem mais de 2.600 espécies de térmitas, porém apenas a subfamília Macrotermitinae da família Termitidae, com aproximadamente 330 espécies conhecidas, desenvolveu uma relação simbiótica externa com fungos do gênero *Termitomyces* (tribo Termitomycetaceae, Tricholomataceae família Basidiomycotina), tornando-se dependentes do cultivo de fungos para alimentação (ABE et al., 2000; BIGNELL; EGGLETON, 2000). Cultivar fungos permitiu que esse grupo de térmitas se tornasse um dos mais importantes decompositores no Velho Mundo. Os térmitas que cultivam fungos podem ser encontrados tanto nas florestas como nas savanas do Velho Mundo, mas são ecologicamente dominantes nas savanas (AANEN; EGGLETON, 2005).

O gênero mais comum de fungo cultivado pertence ao gênero *Termitomyces* (Basidiomycotina), sendo esse um dos poucos organismos capazes de digerir lignina. Esse fungo cresce sobre as fezes dos térmitas em estruturas especiais na colônia, semelhantes a um pente. Essa estrutura é mantida pelos térmitas por adição contínua

de substrato vegetal pré-digerido enquanto o material mais velho do pente é consumido (BIGNELL; EGGLETON, 2000; ROULAND-LEFEVRE, 2000). Os térmitas forrageiam em madeira e outros materiais vegetais e ingerem conjuntamente esporos do fungo que são misturados no intestino. Esses esporos sobrevivem à passagem intestinal e são depositados no bolo fecal onde o fungo se desenvolve e degrada o material vegetal e assim permite a assimilação pelo térmita (JOHNSON et al., 1981).

Segundo Aanen et al. (2002), a origem dessa relação simbiótica entre térmitas e fungos é simétrica para ambos com uma simples origem sem retorno a estágios não simbióticos, sendo ambos dependentes dessa relação. Aanen e Eggleton (2005) acreditam que o local de origem desse mutualismo está nas florestas tropicais da África, onde térmitas da subfamília Macrotermitinae e o fungo do gênero *Termitomyces* são abundantes por causa da alta umidade e temperatura. Nas savanas essa relação se mostrou fundamental, pois, nas savanas, em razão da baixa umidade, a decomposição é mais lenta e o fungo não encontra condições para se desenvolver. O térmita encontrou alimento em abundância, mas que só poderia ser explorado com auxílio do fungo. Assim, os jardins garantiriam as condições ideais para desenvolvimento do fungo, que serviria de alimento para os térmitas.

Apesar de as duas principais simbioses com fungos em insetos sociais apresentarem muitos aspectos semelhantes, elas são essencialmente diferentes. Os simbioses fúngicos das formigas Attini raramente frutificam e são propagados vegetativamente, dispersando verticalmente pelas rainhas (MUELLER et al., 2001; GREEN et al., 2002). Em contraste, os simbioses de Macrotermitinae produzem corpos de frutificação sexuais favorecendo a aquisição horizontal de simbioses, embora haja exceções (KATOH et al., 2002).

Colônias de térmitas de Macrotermitini e formigas Attini estão entre os fenômenos mais impressionantes da natureza. Algumas colônias chegam a ter o volume de milhares de litros, com um sistema complexo de câmaras e galerias que pode resistir durante décadas. O estudo dessas inter-relações mostra o quanto podemos aprender com esses insetos que se alimentam de fungos, e esse conhecimento pode nos fornecer novas pistas de como manter sistemas agrícolas complexos e sustentáveis (SCHULTZ et al., 2005).

Simbioses internos

Acredita-se que a maioria dos organismos da classe Insecta está envolvida em algum tipo de simbiose, e a maior parte dessas relações é compartilhada com bactérias (RIO et al., 2003), mas organismos mais complexos como fungos e protozoários também podem estar presentes (BREZNAK; BRUNE, 1994; OHKUMA; KUDO, 1996; BRUNE, 2003). Simbioses microbianos são os principais catalisadores evolutivos ao longo dos quatro bilhões de anos de vida na Terra, moldando grande parte da evolução de organismos complexos (McFALL-NGAI, 2002; WERNEGREN, 2004).

O habitat primário desses microrganismos é o trato digestório de seus hospedeiros que comporta uma grande variedade de microrganismos não-patogênicos que podem ser agentes de uma associação mutualística (HACKSTEIN; STUMM, 1994; CAZEMIER et al., 1997; VRIES et al., 2001; EICHLER; SCHAUB, 2002). O estudo dessa microbiota é um componente importante para o entendimento da biologia dos insetos (DILLON; DILLON, 2004). Algumas espécies de insetos, nas mais variadas ordens, apresentam estruturas modificadas no trato digestório para conter e manter esses microrganismos (DOUGLAS, 1989).

A flora bacteriana no trato digestório dos insetos abriga, em sua maioria, bactérias gram-negativas e bactérias coliformes são freqüentemente encontradas (DILLON; DILLON, 2004; HIROSE et al., 2006). Muitas dessas bactérias podem ser multiplicadas em meio de cultura e são encontradas facilmente no meio ambiente, sendo por isso habitantes casuais do trato digestório (HIROSE et al., 2006).

Um dos principais fatores que limita a pesquisa com associações simbióticas é a dificuldade de cultivar a maioria dos microrganismos fora do hospedeiro (WILKINSON, 1998). Contudo, a eliminação dos microrganismos do inseto tem se mostrado de valor para avaliar os efeitos dessa associação (DALE; WELBURN, 2001; VRIES et al., 2001; YUSUF; TURNER, 2004).

Várias abordagens têm sido adotadas para eliminar os microrganismos, entre elas podem ser citadas: tratamento com calor, lisozimas e antibióticos, mas nenhum método é utilizado de forma generalizada por causa das particularidades de cada inseto. O tratamento com calor é útil apenas quando o hospedeiro apresenta tolerância térmica maior que o simbiote, sendo esse método utilizado para vários coleópteros e o uso de lisozimas está em desuso por causa dos efeitos nos tecidos do hospedeiro (DOUGLAS, 1989). O método mais amplamente adotado é a desinfecção do inseto de seus simbiosiontes por meio de terapia com antibióticos, administrados oralmente, ou por injeção (WILKINSON, 1998).

Com o advento das técnicas moleculares modernas, o estudo da microbiota de insetos teve um grande avanço, permitindo a identificação de espécies de bactérias sem a necessidade de cultivo em meio de cultura, através da amplificação de seqüências altamente conservadas de DNA ribossomal 16S (O'NEILL et al., 1992; BRAUMAN et al., 2001; ZCHORI-FEIN; BROWN, 2002). O seqüenciamento do genoma permitiu verificar as similaridades entre os simbiosiontes, como ocorreu sua evolução e qual maquinaria bioquímica está codificada nos genes (WERNEGREN, 2002; DEGNAN et al., 2005).

Protozoários

O zoólogo americano, L.R. Cleveland, em 1923, foi o primeiro a reconhecer que a alimentação baseada em celulose dos térmitas estava relacionada com uma associação mutualística com os protozoários intestinais (SLAYTOR, 1992; BRUNE; STINGL, 2005). A relação é formada onde o hospedeiro se beneficia da habilidade de os simbiosiontes

produzirem enzimas que quebram a celulose (O'BRIEN; BREZNAK, 1984; BREZNAK; BRUNE, 1994). Acreditava-se que os térmitas necessitariam exclusivamente das enzimas produzidas pelos protozoários, mas apenas 25 % dos térmitas (térmitas basais na escala evolutiva) apresentam protozoários no intestino posterior, e os demais térmitas apresentam atividade celulolítica endógena (SLAYTOR et al., 1997). Mesmo os térmitas que possuem protozoários apresentam atividade enzimática endógena (SLAYTOR, 1992; INOUE et al., 1997; WATANABE; TOKUDA, 2001).

Segundo Nakashima et al. (2002), apesar de os térmitas basais apresentarem celulasas endógenas, as enzimas provenientes dos simbiossiontes seriam necessárias para suportar o metabolismo do hospedeiro. Essa é uma explicação para o fato de os térmitas basais, apesar de produzirem enzimas endógenas, serem dependentes dos protozoários intestinais para sobrevivência em uma dieta de celulose.

Algumas espécies de protozoários simbiossiontes não podem sobreviver quando os térmitas são alimentados em dieta à base de amido, o que caracteriza uma relação de dependência. A diversidade de protozoários encontrados no intestino talvez decorra do fato de as diferentes espécies de flagelados serem especializadas em outros componentes da madeira além da celulose (INOUE et al., 2000). A maioria do endoxilanase em *Reticulitermes speratus* (Kolbe) fica situada no intestino posterior e é perdida pela remoção de protozoários por meio de irradiação ultravioleta. Os efeitos de dietas artificiais na composição da comunidade de protozoários confirmam que diferentes espécies de flagelados estão envolvidas na degradação de celulose (INOUE et al., 1997).

Simbiossiontes secundários

Simbiossiontes secundários ou facultativos são aparentemente habitantes recentes de insetos (CHEN; PURCELL; 1997). Esses microrganismos transferem-se entre espécies de hospedeiros e apresentam alguns benefícios na biologia do hospedeiro, como tolerância de temperatura (CHEN et al., 2000; SANDSTRÖM et al., 2001; MONTLLOR et al., 2002) e aumento na resistência contra desenvolvimento de parasitóides em afídeos (OLIVER et al., 2003). Também foi sugerido que comensais possam influenciar características como suscetibilidade de hospedeiro para doenças e a transmissão de outros microrganismos, como infecção por tripanossomas em *Glossina* spp. (WELBURN et al., 1993). A Tabela 1 apresenta alguns exemplos dessas relações.

Esses simbiossiontes poderiam representar uma fase intermediária entre um estilo de vida livre para uma simbiose obrigatória, em que os microrganismos são transmitidos verticalmente e indispensáveis para seu hospedeiro e o parasita facultativo cujos modos horizontais de transmissão foram tipicamente associados com virulência (FUKATSU et al., 2000).

Alguns simbiossiontes secundários podem empregar mecanismos semelhantes a parasitas intracelulares, superando os desafios de entrar e compartilhar as células do

Tabela 1. Principais exemplos de simbioses internos (endossimbioses) encontrados em insetos.

Bactéria	Hospedeiro	Função do simbiote	Referência
Simbioses obrigatórios			
<i>Buchnera</i> spp.	<i>Acyrtosiphon pisum</i> (Hemiptera: Aphidoidea)	Aminoácidos essenciais	Douglas, 2006
	<i>Schizaphis graminum</i> (Hemiptera: Aphidoidea)		Tamas et al., 2002
	<i>Baizongia pistacea</i> (Hemiptera: Aphidoidea)		Van Ham et al., 2003
<i>Carsonella</i> sp.	Psilídeos	Aminoácidos	Thao et al., 2000
<i>Tremblaya</i> sp.	Cochonilhas		Baumann et al., 2002
<i>Wigglesworthia</i>	<i>Glossina</i> spp. (Diptera: Glossinidae)	Vitaminas do complexo-B	Zientz et al., 2004
<i>Blochmannia</i>	<i>Camponotus</i> spp. (Hymenoptera: Formicidae)	Aminoácidos e ácidos graxos	Gil et al., 2003
Endossimbionte primário de <i>Sitophilus oryzae</i> (Sope)	<i>Sitophilus oryzae</i> (Coleoptera: Curculionidae)	Vitaminas e incremento da atividade enzimática	Heddi et al., 1998
<i>Baumannia</i>	<i>Homalodisca coagulata</i> (Hemiptera: Cicadellidae)	Desconhecido	Moran et al., 2003
Simbioses secundários			
<i>Nocardia</i>	<i>Rhodius</i> spp. (Hemiptera: Triatomidae)	Vitaminas do complexo-B	Eichler e Schaub, 2002
<i>Sodalis</i>	<i>Glossina</i> spp. (Diptera: Glossinidae)	Desconhecido, possivelmente nutricional	Aksoy et al., 1995
Simbiote tipo R	Áfídeos	Resistência a parasitóides	Oliver et al., 2003

hospedeiro, evitando as reações de defesa de hospedeiro, e multiplicando-se dentro do ambiente celular do hospedeiro (HENTSCHEL et al., 2000). Dados moleculares dos endossimbioses secundários identificaram genes que são necessários para patogenicidade (DALE et al., 2001, 2002). Tais caminhos podem ter utilidade geral para bactérias associadas com células de hospedeiro e podem ter evoluído no contexto de interações benéficas.

Simbioses em Heteroptera

Muitos heterópteros possuem apêndices no trato digestório chamados “cecos” ou criptas de bactérias. Estes são de várias formas e tamanhos e abrigam sempre

grande número de microrganismos. Hemípteros das famílias Pentatomidae, Scutelleridae, Corimelaenidae invariavelmente possuem essas estruturas para comportar bactérias que poderiam ter relações simbióticas (STEINHAUS, 1967).

Hirose et al. (2006) verificaram que na região dos cecos em *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) (Fig. 2) havia uma baixa concentração de bactérias culturáveis, mas por meio de técnica molecular foi possível detectar a presença de uma bactéria, que estava presente também na superfície dos ovos (HIROSE et al., 2006, PRADO et al., 2006). O número de unidades formadoras de colônias bacterianas (UFC) em meio LB, presentes no V1 a V3 foram, respectivamente, $5,0 \times 10^4$ a $1,0 \times 10^6$ UFC e $1,0$ a $1,5 \times 10^8$ UFC; em V4 (região dos cecos gástricos) esse número foi reduzido para 0 a $3,0 \times 10^3$ UFC.

Em muitos casos, a associação entre microrganismos e insetos é casual e transitória, em que os microrganismos são, provavelmente, derivados do alimento do inseto (DOUGLAS, 1989). Hirose et al. (2006) encontraram *Klebsiella pneumoniae* em *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) proveniente de insetos criados em laboratório, e é possível que essa bactéria tenha sido adquirida pelo inseto por meio do alimento e tenha se adaptado às condições do inseto criado em laboratório, não causando danos significativos à colônia e ajudando a prevenir o estabelecimento de microrganismos nocivos. Por exemplo, as colonizações de gafanhotos (livres de germes) por *Pantoea agglomerans* foram favorecidas pela presença de duas espécies indígenas, *K. pneumoniae* subsp. *pneumoniae* e *Enterococcus casseliflavus*. A simples inoculação com esses três isolados foi suficiente para estabelecer uma população que persistiu por várias semanas alimentadas com dietas estéreis (DILLON; DILLON, 2004).

Fotos: Edson Hirose

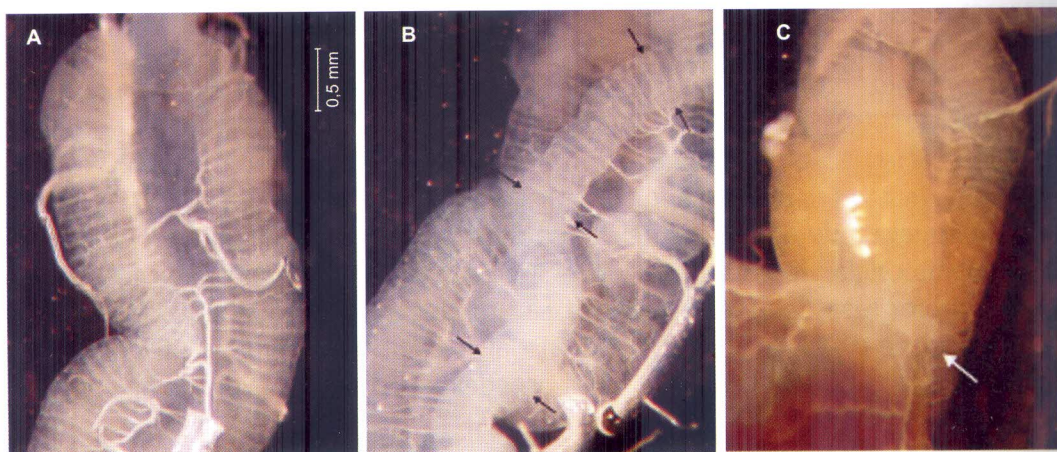


Fig. 2. Detalhes da região dos cecos gástricos (V4) do percevejo-verde, *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae), formado por quatro cordões de cecos e traquéias (túbulos de coloração prateada): (A) Parte proximal; (B) Parte mediana, setas indicando um dos cordões de cecos; e (C) Parte distal, seta indicando final dos cecos e início do reto.

Fonte: Hirose (2005).

Hirose et al. (2006) verificaram a presença de uma bactéria (identificada como próxima a *Pantoea* sp.) restrita à região dos cecos gástricos, sinalizando para uma relação simbiótica entre o inseto e a bactéria. A natureza dessa relação e sua importância ainda necessitam de estudos adicionais. Insetos apossimbiontes não apresentaram problemas no desenvolvimento e reprodução (PRADO et al., 2006).

Goodchild (1978), estudando *Piezosternum calidum* (F.) (Hemiptera: Pentatomidae), encontrou evidências que apóiam a hipótese de que o intestino médio apresenta uma bactéria simbiótica proveniente dos cecos gástricos. Abe et al. (1995) confirmaram a presença de um simbiote em *Plautia stali* Scott (Hemiptera: Pentatomidae) em que a transmissão do simbiote foi inibida pela desinfecção da superfície dos ovos e as ninfas não se tornaram adultas por causa da mortalidade causada por infecções oportunistas de microrganismos, como fungos ou bactérias dos gêneros *Serratia* e *Staphylococcus*.

Triatomídeos, em razão de sua dieta restrita ao sangue, são dependentes de bactérias simbióticas que são transmitidas dentro da população via coprofagia. O primeiro simbiote bacteriano foi *Rhodococcus rhodnii*, um actinomiceto, descoberto em *Rhodnius prolixus* Stal (ERIKSON, 1935). As espécies *Triatoma infestans* Klug, *T. sordida* (Stal) e *Panstrongylus megistus* (Burmeister) possuem respectivamente as seguintes bactérias simbiosiontes, *Nocardia* sp., *Gordinia* sp. e *Rhodococcus equi* (EICHLER; SCHAUB, 2002).

Esses endossimbiontes permitem aos seus hospedeiros sobreviver em dietas restritas, que se constituem como única fonte alimentar. Assim, os simbiosiontes fornecem aos seus respectivos hospedeiros suplementos nutricionais como aminoácidos e vitaminas do complexo B (BUCHNER, 1965; NOGGE, 1981). A perda do simbiote resulta em prejuízo para o hospedeiro, como esterilidade, redução no crescimento e menor longevidade (NOGGE, 1981). Insetos apossimbiontes apresentam uma série de efeitos deletérios, como alongação do período larval, incremento na mortalidade, distúrbios na digestão e excreção. Esses efeitos podem ser reduzidos através da infecção dos insetos apossimbiontes com os simbiosiontes ou quando alimentados com dietas ricas em vitamina B (EICHLER; SCHAUB, 1997).

Bactérias intestinais podem contribuir com a digestão de alimentos e produzir vitaminas essenciais, mantendo patógenos potenciais sob controle (DILLON; DILLON, 2004). O sistema digestório de insetos é particularmente vulnerável ao ataque de patógenos, parasitas e organismos oportunistas ingeridos com o alimento (LEHANE et al., 1997).

Existem outros aspectos da associação entre insetos e microrganismos que devem ser considerados; é importante reconhecer que muitas relações são formadas entre insetos e uma comunidade microbiana e não uma simples interação uma a uma. Outro aspecto é que comunidades microbianas não são, necessariamente, constantes em composição ou funcionalidade através do curso da interação (KAUFMAN et al., 2000).

Simbiontes primários ou obrigatórios

Os simbiontes intracelulares são especialmente presentes em três grupos de insetos na ordem Blattodea, na ordem Hemiptera e na família Curculionidae da ordem Coleoptera (DASCH, et al., 1984). Estima-se que 10 % dos insetos necessitam de bactérias intracelulares para o seu desenvolvimento e sobrevivência (BAUMANN et al., 2000).

Podemos considerar simbiontes primários quando esses são essenciais para a sobrevivência e reprodução do hospedeiro que, na maioria das vezes, se alimenta em dietas desequilibradas como seiva de planta, sangue ou celulose. Esses simbiontes primários encontram-se dentro de células especializadas do hospedeiro chamado bacteriócitos ou micetócitos (BAUMANN et al., 2000; MORAN; BAUMANN; 2000). O termo micetócito foi criado porque os primeiros simbiontes observados eram fungos, assim, as células que comportam simbiontes bacterianos são mais corretamente denominadas bacteriócitos, contudo o termo micetócito continua a ser utilizado independentemente do simbionte que a célula comporta (ISHIKAWA, 2003).

Como exemplos de simbiontes intracelulares obrigatórios temos: *Buchnera* em afídeos, *Wigglesworthia* em moscas do gênero *Glossina* (DALE; WELBURN, 2001), *Blochmannia* em formigas (SCHRODER et al., 1996; DEGNAN et al., 2005; COOK; DAVIDSON, 2006), *Carsonella* em psilídeos (THAO et al., 2000), e *Blattobacterium* em baratas (Tabela 1). Essas bactérias vivem exclusivamente dentro de células de hospedeiro e são transmitidas maternalmente aos descendentes.

Análises filogenéticas moleculares demonstram a estabilidade desses mutualistas obrigatórios por longos períodos evolutivos, variando de dezenas a centenas de milhões de anos, o que permitiu aos seus hospedeiros explorar fontes nutricionais e habitats inadequados. Assim, a aquisição desses microrganismos pode ser vista como uma inovação fundamental na evolução do hospedeiro (MORAN; TELANG, 1998). Em virtude de a transmissão desses simbiontes ser estável de geração para geração (transmissão vertical) e por longos períodos de tempo, esses genomas citoplásmicos são vistos como análogos a organelas, com significativa redução (ZIENTZ et al., 2001; MORAN, 2002; WILCOX, et al., 2003).

Buchnera

Apenas insetos da ordem Hemiptera utilizam a seiva do floema como a principal ou única fonte de alimento. Esse estilo de vida evoluiu várias vezes entre os hemípteros, envolvendo a maioria dos Sternorrhyncha e muitos Auchenorrhyncha (DOLLING, 1991). Em razão das qualidades nutricionais desbalanceadas do conteúdo floemático, todos os hemípteros que se alimentam unicamente de seiva elaborada necessitam de microrganismos simbiontes (DOUGLAS, 2006).

Buchnera é uma protobactéria gram-negativa que domina a microbiota dos afídeos que representam mais de 90 % de todas as células microbianas nos tecidos do inseto. Essa bactéria vive no interior de células poliplóides grandes, chamados bacteriócitos que se agrupam em estruturas bilobadas chamadas bacteriomas, situadas adjacentes aos ovariolos. Dentro dos bacteriócitos, cada célula de *Buchnera* é separada do conteúdo citoplasmático por uma membrana originária da célula hospedeira chamada membrana simbiossomal (DOUGLAS, 2003). Essas bactérias são transferidas, verticalmente, diretamente das mães para os embriões na fase de blastoderme (BUCHNER, 1965; MIURA et al., 2003).

Em alguns aspectos, a seiva elaborada é excelente para a dieta do animal por ser um alimento “pré-digerido” com altas concentrações de açúcar provendo uma fonte abundante de carbono e nitrogênio na forma de aminoácidos livres, além de ser livre de toxinas e deterrentes alimentares, pois compostos secundários tendem a ser localizados no apoplasto e nos vacúolos das células, apesar de existirem exceções (BRUDENELL et al., 1999; THOMPSON; SCHULZ, 1999). Apesar disso, a seiva elaborada possui dois problemas nutricionais principais, que podem ser descritos como barreiras de nitrogênio e açúcar que os insetos devem sobrepor para poder se alimentar desse material.

O crescimento e a fecundidade dos insetos fitófagos são geralmente limitados pelo nitrogênio em duas formas: a quantidade de nitrogênio, a quantidade total de nitrogênio disponível e a qualidade desse nitrogênio ou sua composição. Essa questão de qualidade surge porque animais são incapazes de sintetizar 9 dos 20 aminoácidos essenciais necessários para a síntese de proteínas. Se a concentração de um desses aminoácidos for baixa, ocorre prejuízo na síntese de proteínas que afeta o desenvolvimento do inseto (DOUGLAS, 1998).

A relação entre os aminoácidos essenciais e não-essenciais fica em torno de 1:4 a 1:20. Essa relação é considerada baixa quando comparada com a relação de 1:1 nas proteínas animais; por isso, os aminoácidos essenciais contidos no floema são insuficientes para suportar o crescimento dos afídeos (DOUGLAS, 2006).

A evidência de que *Buchnera* fornece aminoácidos essenciais pode ser obtida de três formas: nutricional, fisiológica e genômica. As provas nutricionais e fisiológicas dependem do desenvolvimento de dois grupos de técnicas: eliminar a *Buchnera* dos afídeos com os antibióticos, gerando insetos apossimbiontes, livre dos simbiosiontes bacterianos; e criar esses insetos com dietas definidas que podem ser manipuladas (DADD, 1985; WILKINSON, 1998). Por meio de dietas com deficiências de aminoácidos é possível verificar quais aminoácidos são sintetizados pela *Buchnera* já que insetos apossimbiontes só poderiam se desenvolver em dietas com todos os aminoácidos essenciais (DOUGLAS, 1998).

Experimentos fisiológicos complementares demonstram que afídeos com *Buchnera* podem sintetizar aminoácidos essenciais por meio de precursores como a sacarose e o aspartato (DOUGLAS, 1989; FEBVAY et al., 1999; WILKINSON et al., 2001;

BIRKLE et al., 2002). Na Fig. 3 são apresentados os aminoácidos essenciais disponibilizados pela maquinaria bioquímica das bactérias simbióticas.

A evidência genômica de que *Buchnera* fornece aminoácidos essenciais para os afídeos está demonstrada para *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (SHIGENOBU et al., 2000), *Schizaphis graminum* (Rondani) (TAMAS et al., 2002) e *Baizongia pistacea* (L.) (van HAM et al., 2003). A *Buchnera* em todos esses insetos possuem genomas entre 0,62 Mb-0,64 Mb (milhões de bases) com poucos genes com 553 a 630 genes. Esses estudos sugerem que os afídeos se sobrepõem à barreira de nitrogênio imposta pela alimentação no floema.

O seqüenciamento do genoma completo da bactéria endossimbiótica *Buchnera aphidicola* em várias espécies de afídeos revelou uma extensa perda de genoma (SHIGENOBU et al., 2000; TAMAS et al., 2002; Van HAM et al., 2003), mas não tem revelado a base genética para a interação entre as bactérias e células do hospedeiro. As adaptações fundamentais que permitem a incorporação das bactérias em células de hospedeiro podem ser codificadas então pelo genoma do hospedeiro.

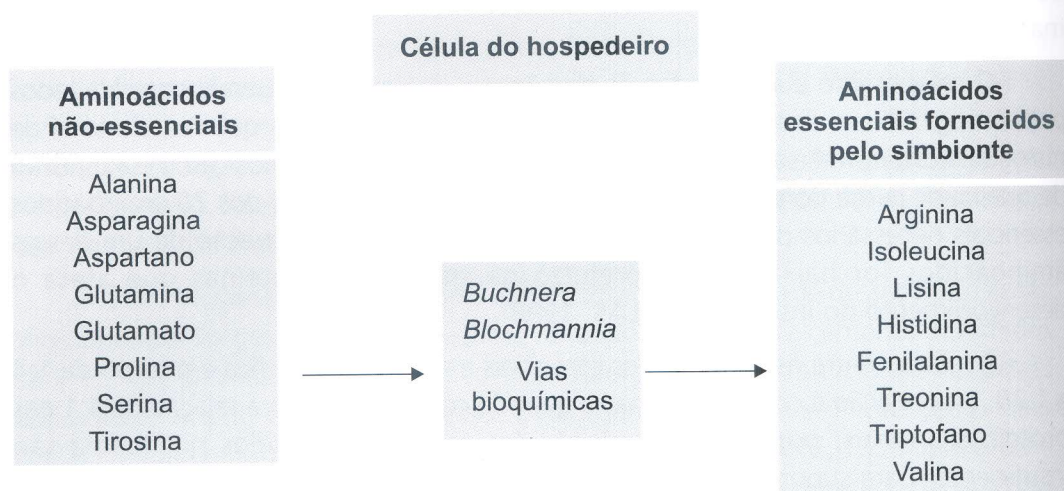


Fig. 3. Dependência entre hospedeiro e bactéria. O hospedeiro necessita de vias bioquímicas do simbionte para sintetizar aminoácidos essenciais e o simbionte necessita dos aminoácidos não-essenciais que se encontram no citoplasma da célula hospedeira.

Wigglesworthia

A mosca tsé-tsé *Glossina* spp. (Diptera: Glossinidae) é um importante vetor de protozoários causador da doença do sono em humanos e outras enfermidades em animais. Esses insetos alimentam-se exclusivamente de sangue durante todos os estágios de desenvolvimento, o que apresenta deficiências nutricionais, as quais são supridas por simbiontes. Vários microrganismos têm sido reportados em tecidos desse hospedeiro e descobertas recentes confirmaram que esses organismos representam três associações

distintas. Dois desses simbiosiontes são membros de Enterobacteriaceae: um simbiote primário do gênero *Wigglesworthia* e um simbiote secundário do gênero *Sodalis* (AKSOY et al., 1995). A terceira associação é relatada com bactérias do gênero *Wolbachia* (CHENG et al., 2000).

É difícil estudar as funções dos simbiosiontes na mosca tsé-tsé. Tentativas de eliminar os simbiosiontes com antibióticos, lisozimas e anticorpos específicos têm resultado em retardo no desenvolvimento e redução na produção de ovos. A capacidade reprodutiva pode ser parcialmente restaurada quando insetos aposimbiontes recebem suplementação com vitaminas do complexo B, sugerindo que os endossimbiontes provavelmente estão envolvidos no metabolismo desses compostos (NOGGE, 1981). Essa evidência é reforçada ao analisar o genoma de *Wigglesworthia* que possui a habilidade de sintetizar várias vitaminas, incluindo biotina, tiazole, ácido lipóico, FAD (riboflavina, B2), folato, pantotenato, tiamina (B1), pirodixina (B6), proto-heme e nicotiamina (ZIENTZ et al., 2004).

Wigglesworthia vive intracelularmente dentro de células epiteliais especializadas, organizadas em bacteriomas localizadas na parte anterior do intestino médio. Essas bactérias encontram-se no citoplasma dos bacteriócitos (CHEN et al., 1999).

Esse simbiote primário não infecta o ovo, mas é maternalmente transmitido para a larva via secreção das glândulas de leite. A mosca tsé-tsé tem uma reprodução vivípara, uma fêmea adulta produz um único ovo, por vez, que se desenvolve internamente. Após um período de maturação e muda dentro do adulto, a larva de terceiro ínstar é depositada e empupa (CHENG; AKSOY, 1999).

Blochmannia

Blochmannia é um simbiote obrigatório bacteriano associado exclusivamente às células de formigas do gênero *Polyrhachis*, *Colobopsis* e *Camponotus* (DASCH et al., 1984; SCHRÖDER et al., 1996; SAMESHIMA et al., 1999; SAUER et al., 2002; DEGNAN et al., 2005). Esse simbiote tem sido estudado extensivamente em *Camponotus*, um gênero especializado em secreções de plantas e exudados de afídeos (DAVIDSON et al., 2004).

Os afídeos, após a digestão e assimilação do floema, eliminam resíduos ricos em açúcares e aminoácidos que são aproveitados por outros insetos. Entre esses, algumas espécies de formigas exploram essa fonte alimentar recolhendo as gotas de néctar diretamente das secreções dos afídeos, criando uma relação entre as formigas e os afídeos (DOUGLAS, 2006).

Apesar de a composição do néctar liberado pelos afídeos ser mais balanceada em relação aos aminoácidos essenciais, comparado com o floema, é possível que a parte dos aminoácidos adquirida pelas formigas que se alimentam de néctar seja fornecida por simbiosiontes intracelulares.

O genoma *Blochmannia* retém genes que permitem a biossíntese de todos os nove aminoácidos essenciais, além de ácidos graxos, sugerindo que a bactéria tenha um papel na nutrição da formiga (GIL et al., 2003).

Endossimbionte principal de *Sitophilus oryzae* (Sope)

O principal simbiote intracelular do gênero *Sitophilus* (Coleoptera: Curculionidae) foi denominado Sope (*Sitophilus oryzae principal endosymbiont*) por Heddi et al. (1998). Trata-se de uma bactéria gram-negativa localizada nos ovários de adultos e em bacteriomas nas larvas. Esse simbiote cresce em número durante a fase larval, acumulando-se nos bacteriomas localizados no ápice dos cecos gástricos. Ao atingir a fase adulta, o número de bactérias decresce e após três semanas desaparece completamente. Contudo, as fêmeas retêm esses simbiontes em um bacterioma apical nos ovários e, dessa forma, transmitem o simbiote para a progênie. Dessa forma, a simbiose nesses gorgulhos parece ser necessária apenas durante a fase larval e no início da fase adulta (HEDDI, 2003).

As larvas de *Sitophilus* alimentam-se, essencialmente, do albúmen dos cereais, que apresentam deficiências nutricionais como ácido pantotênico, biotina e riboflavina, aminoácidos aromáticos, fenilalanina e tirosina. Heddi et al. (1999) testou a possibilidade de Sope fornecer parte desses nutrientes, com dietas com suplementação de ácido pantotênico e riboflavina, e observou que as diferenças no desenvolvimento entre insetos normais e aposimbiontes são atenuadas quando os insetos são alimentados com dieta suplementar.

Interações simbióticas não nutricionais

Um organismo que tem sido exaustivamente estudado em razão de uma série de alterações que causam no hospedeiro é a *Wolbachia*, uma α -proteobactéria que infecta os órgãos reprodutivos de muitos artrópodos, podendo ser transmitida horizontalmente, para infectar populações novas, e verticalmente pela transferência materna (NODA et al., 2001). Hospedeiros infectados por *Wolbachia* podem sofrer incompatibilidade reprodutiva, partenogênese e feminilização (WARREN, 1997; ISHIKAWA, 2003).

Recentemente, outro microrganismo pertencente ao grupo Cytophaga-Flexibacter-Bacteroides (CFB) foi descoberto e também causa alterações reprodutivas (HUNTER et al., 2003). Apesar da importância desses microrganismos na compreensão da especiação de muitos artrópodos (BORDENSTEIN et al., 2001), aparentemente, a sua presença não garante um melhor desempenho do hospedeiro. Estudos em genômica nos mecanismos da *Wolbachia* forneceram novas informações de como ocorre a integração hospedeiro-simbiote e as suas conseqüências. Além disso, desde que os hospedeiros e simbiontes, freqüentemente, tenham interesses evolutivos diferentes, podem ser entendidas as características diversas de associações inseto-

bactéria como resultados diferentes na negociação de conflitos genéticos (WERNEGREN, 2004).

Considerações finais

O estudo da simbiose entre microrganismos e insetos pode responder a uma série de questões sobre o sucesso dos insetos nos mais diversos ambientes. A obtenção de genomas completos dos endossimbiontes com uma ampla diversidade ecológica e filogenética permitirá uma comparação mais rica e possibilitará o teste de modelos evolutivos existentes.

Uma aplicação prática na pesquisa com simbioses é a possibilidade de manipular os simbioses bacterianos em insetos-vetor de doenças infecciosas como malária, dengue, mal de Chagas, doença do sono, importantes causadores de mortalidade principalmente em países subdesenvolvidos (ALPHEY et al., 2002; AKSOY, 2003). Assim, há possibilidade de manipulação desses endossimbiontes para controlar populações de vetores no campo, ou tornar os simbioses incompatíveis com agentes causais das doenças. Estudos já demonstram evidências de que a manipulação dos endossimbiontes é uma estratégia promissora para reduzir o período de vida do inseto ou limitar a transmissão dos parasitos (BROWNSTEIN et al., 2001; AKSOY, 2003).

Com relação às pragas agrícolas, o desvendamento das inter-relações dos insetos com seus simbioses abre oportunidades para elaborar medidas de controle sofisticadas e eficientes. Uma vez conhecido o papel dos simbioses sobre insetos-praga, a sua manipulação quer por via genômica ou bioquímica quer por via convencional (por exemplo, eliminar ou selecionar simbioses com o uso de antibióticos) surge como uma possibilidade real para mitigar o impacto das pragas nas culturas. Claramente, faltam ainda estudos mais avançados para se atingir esses objetivos, mas os avanços recentes no estudo dos simbioses de insetos sugerem que isso possa vir a ser alcançado num futuro não muito distante.

Referências

- AANEN, D. K.; EGGLETON, P. Fungus-growing termites originated in African rain forest. **Current Biology**, London, UK, v. 15, p. 851-855, 2005.
- AANEN, D. K.; EGGLETON, P.; ROULAND-LEFÈVRE, C.; GULDBERG-FRØSLEV, T.; ROSENDAHL, S.; BOOMSMA, J. J. The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic fungal symbionts. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 99, p. 14887-14892, 2002.
- ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic, 2000. 466 p.
- ABE, Y.; MIHIRO, K.; TANAKASHI, M. Symbiont of brown-winged green bug, *Plautia stali* Scott. **Japanese Society of Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, JP, v. 39, p. 109-115, 1995.

ADAMS, D.; DOUGLAS, A.E. How symbiotic bacteria influence plant utilization by the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. **Oecologia**, Berlin, DE, v. 110, p. 528-532, 1997.

AKSOY, S. Control of tsetse flies and trypanosomes using molecular genetics. **Veterinary Parasitology**, Amsterdam, NL, v. 115, p. 125-145, 2003.

AKSOY, S.; POURHOSSEINI, A. A.; CHOW, A. Mycetome endosymbionts of tsetse flies constitute a distinct lineage related to *Enterobacteriaceae*. **Insect Molecular Biology**, Oxford, v. 4, p. 15-22, 1995.

ALPHEY, L.; BEARD, C. B.; BILLINGSLEY, P.; COETZEE, M.; CRISANTI, A.; CURTIS, C.; EGGLESTON, P.; GODFRAY, C.; HEMINGWAY, J.; JACOBS-LORENA, M.; JAMES, A. A.; KAFATOS, F. C.; MUKWAYA, L. G.; PATON, M.; POWELL, J. R.; SCHNEIDER, W.; SCOTT, T. W.; SINA, B.; SINDEN, R.; SINKINS, S.; SPIELMAN, A.; TOURÉ, Y.; COLLINS, F. H. Malaria control with genetically manipulated insect vectors. **Science**, New York, v. 298, p. 119-121, 2002.

ALVES, S. B. Microrganismos associados a insetos. In: ALVES, S. B. (Ed.). **Controle microbiano de insetos**. Piracicaba: Fealq, 1998. p. 75-96.

AYRES M. P.; WILKENS, R. T.; RUEL, J. J.; LOMBARDERO, M. J.; VALLERY, E. Nitrogen budgets of phloem-feeding bark beetles with and without symbiotic fungi (Coleoptera: Scolytidae). **Ecology**, Washington, DC, v. 81, p. 2198-2210, 2000.

BASS, M.; CHERRETT, J. M. The role of leaf-cutting ant worker (Hymenoptera: Formicidae) in fungus garden maintenance. **Ecological Entomology**, Oxford, v. 19, p. 215-220, 1994.

BAUMANN, P.; MORAN, N. A.; BAUMANN, L. Bacteriocyte-associated endosymbionts of insects. In: DWORKIN, M. (Ed.). **The prokaryotes** [online]. New York: Springer, 2000. Disponível em: <<http://link.springer.de/link/service/books/10125/>>.

BEAVER, R. A. Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles. In: WILDING, N.; COLLINS, N. M.; HAMMOND, P. M.; WEBBER, J. F. (Ed.). **Insect-fungus interactions**. New York: Academic, 1989. p. 119-143.

BERENBAUM, M. R. Microorganisms as mediators of intertrophic and intratrophic interactions. In: BARBOSA, P.; LETOURNEAU, D. K. (Ed.). **Novel aspects of insect-plant interactions**. New York: J. Wiley, 1988. p. 91-123.

BIGNELL, D. E.; EGGLETON, P. Termites in ecosystems. In: ABE, T.; HIGASHI, M.; BIGNELL, D. E. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic, 2000. p. 363-388.

BIRKLE, L. M.; MINTO, L. B.; DOUGLAS, A. E. Relating genotype and phenotype for tryptophan synthesis in an aphid-bacterial symbiosis. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 27, p. 1-5, 2002.

BORDENSTEIN, S. R.; O'HARA, F. P.; WERREN, J. H. *Wolbachia*-induced incompatibility precedes other hybrid incompatibilities in *Nasonia*. **Nature**, London, UK, v. 409, p. 707-710, 2001.

BRAUMAN, A.; DORÉ, J.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. E.; BREZNAK, J. A.; KANE, M. D. Molecular phylogenetic profiling of prokaryotic communities in guts of termites with different feeding habits. **FEMS Microbiology Ecology**, Oxford, v. 35, p. 27-36, 2001.

BREZNAK, J. A.; BRUNE, A. The role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by Termitidae. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 39, p. 453-87, 1994.

BRUDENELL, A. J. P.; GRIFFITHS, H.; ROSSITER, J. T.; BAKER, D. A. The phloem mobility of glucosinolates. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 50, p. 745-756, 1999.

BRUNE, A. Symbionts aiding digestion. In: RESH, V. H.; CARDÉ, R. T. (Ed.). **Encyclopedia of insect**. New York: Academic, 2003. p. 1102-1107.

BRUNE, A.; STINGL, U. Prokaryotic symbionts of termite gut flagellates: Phylogenetic and metabolic implications of a tripartite symbiosis. In: OVERMANN, J. (Ed.). **Molecular basis of symbiosis**. New York: Springer-Verlag, 2005. p. 39-60.

BUCHNER, P. **Endosymbiosis of animals with plant microorganisms**. New York: J. Wiley, 1965. 909 p.

BYRNE, D. N.; HENDRIX, D. L.; WILLIAMS, L. H. Presence of trehalulose and other oligosaccharides in hemipteran honeydew, particularly Aleyrodidae. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 28, p. 144-149, 2003.

CASSIER, P.; LEVIEUX, J.; MORELET, M.; ROUGON, D. The mycangia of *Platypus cylindrus* Fab. and *P. oxyurus* Dufour (Coleoptera: Platypodidae). Structure and associated fungi. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 42, p. 171-179, 1996.

CAZEMIER, A. E.; HACKSTEIN, J. H. P.; OP DEN CAMP, H. J. M.; ROSENBERG, J.; VAN DER DRIFT, C. Bacteria in the intestinal tract of different species of arthropods. **Microbial Ecology**, New York, v. 33, p. 189-197, 1997.

CAZEMIER, A. E.; VERDOES, J. C.; REUBSAET, F. A. G.; HACKSTEIN, J. H. P.; VAN DER DRIFT, C.; OP DEN CAMP, H. J. M. *Promicromonospora pachnodae* sp. nov., a member of the (hemi) cellulolytic hindgut flora of larvae of the scarab beetle *Pachnoda marginata*. **Antonie van Leeuwenhoek**, Wageningen, v. 83, p. 135-148, 2003.

CHAPELA, I. H.; REHNER, S. A.; SCHULTZ, T. R.; MUELLER, U. G. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. **Science**, New York, v. 266, p. 1691-1694, 1994.

CHEN, D. Q.; MONTLLOR, C. B.; PURCELL, A. H. Fitness effects of two facultative endosymbiotic bacteria on the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, and the blue alfalfa aphid, *A. kondoi*. **Entomologia Experimentalis of Applicata**, Dordrecht, v. 95, p. 315-323, 2000.

CHEN, D. Q.; PURCELL, A. H. Occurrence and transmission of facultative endosymbionts in aphids. **Current Microbiology**, New York, v. 34, p. 220-225, 1997.

CHEN, X.; SONG, L.; AKSOY, S. Concordant evolution of a symbiont with its host insect species: molecular phylogeny of genus *Glossina* and its bacteriome-associated endosymbiont, *Wigglesworthia glossinidia*. **Journal of Molecular Evolution**, Berlin, DE, v. 48, p. 49-58, 1999.

CHENG, Q.; AKSOY, S. Tissue tropism, transmission and expression of foreign genes *in vivo* in midgut symbionts of tsetse flies. **Insect Molecular Biology**, Oxford, v. 8, p. 125-132, 1999.

CHENG, Q.; RUEL, T. D.; ZHOU, W.; MOLOO, S. K.; MAJIWA, P.; O'NEILL, S. L.; AKSOY, S. Tissue distribution and prevalence of *Wolbachia* infections in tsetse flies, *Glossina* spp. **Medical and Veterinary Entomology**, Oxford, v. 14, n. 1, p. 44-50, 2000.

COOK, S.; DAVIDSON, D.W. Nutritional and functional biology of exudate-feeding ants. **Entomologia Experimentalis of Applicata**, Dordrecht, v. 118, p. 1-10, 2006.

COPPEDGE, B.R.; STEPHEN, F. M.; FELTON, G. W. Variation in female southern pine beetle size and lipid content in relation to fungal associates. **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 127, p. 145-54, 1995.

CURRIE, C. R. A community of ants, fungi, and bacteria: a multilateral approach to studying symbiosis. **Annual Review of Microbiology**, Palo Alto, v. 55, p. 357-380, 2001.

CURRIE, C. R.; SCOTT, J. A.; SUMMERBELL, R. C.; MALLOCH, D. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature**, London, UK, v. 398, p. 701-704, 1999.

DADD, R. H. Nutrition: organisms. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.). **Comparative insect physiology, biochemistry and pharmacology**. Oxford: Pergamon, 1985. v. 4, p. 313-390.

DALE, C.; PLAGUE, G. R.; WANG, B.; OCHMAN, H.; MORAN, N. A. Type III secretion systems and the evolution of mutualistic endosymbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 99, p. 12397-12402, 2002.

DALE, C.; WELBURN, S. C. The endosymbionts of tsetse flies: manipulating host-parasite interactions. **International Journal for Parasitology**, Oxford, v. 31, p. 627-630, 2001.

DALE, C.; YOUNG, S. A.; HAYDON, D. T.; WELBURN, S. C. The insect endosymbiont *Sodalis glossinidius* utilizes a type III secretion system for cell invasion. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 98, p. 1883-1888, 2001.

DASCH, G. A.; WEISS, E.; CHANG, K. P. Endosymbionts of insects. In: KRIEG, N. R. (Ed.). **Bergey's manual of systematic bacteriology**. Baltimore: Williams & Wilkins, 1984. p. 811-833.

DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. **Oecologia**, Berlin, DE, v. 139, p. 255-266, 2004.

DEGNAN, P. H.; LAZARUS, A. B.; WERNEGREEN, J. J. Genome sequence of *Blochmannia pennsylvanicus* indicates parallel evolutionary trends among bacterial mutualists of insects. **Genome Research**, New York, v. 15, p. 1023-1033, 2005.

DILLON, R. J.; DILLON, V. M. The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 49, p. 71-92, 2004.

DOLLING, W. R. **The Hemiptera**. Oxford: Oxford University, 1991. 274 p.

DOUGLAS, A. E. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 43, p. 17-37, 1998.

DOUGLAS, A. E. Phloem-sap feeding by animals: problems and solution. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, p. 747-754, 2006.

DOUGLAS, A.E. *Buchnera* bacteria and other symbionts of aphids. In: BOURTZIS, K.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect symbiosis**. Boca Raton: CRC, 2003. p. 23-38. 347 p.

DOUGLAS, A.E. Mycetocyte symbiosis in insects. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, Washington, DC, v. 64, p. 409-434, 1989.

DOWN, P. F. In situ production of hydrolytic detoxifying enzymes by symbiotic yeasts of cigarette beetle (Coleoptera: Anobiidae). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 82, p. 396-400, 1989.

EICHLER, S.; SCHAUB, G. A. Development of symbionts in triatomine bugs and the effects of infections with trypanosomatids. **Experimental Parasitology**, Orlando, v. 100, p. 17-27, 2002.

EICHLER, S.; SCHAUB, G. A. The effects of aposymbiosis and of an infection with *Blastocrithidia triatomae* (Trypanosomatidae) on the tracheal system of the reduviid bugs *Rhodnius prolixus* and *Triatoma infestans*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 44, p. 131-140, 1997.

ERIKSON, D. The pathogenic aerobic organisms of the *Actinomyces* group. **Special Report Series (Medical Research Council (Great Britain))**, London, UK, v. 203, p. 5-61, 1935.

FARRELL, B. D.; SESQUEIRA, A. S.; O'MEARA, B. C.; NORMARK, B. B.; CHUNG, J. H.; JORDAL, B. H. The evolution of agriculture in beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Lancaster*, v. 55, p. 2011-2027, 2001.

FEBVAY, G.; RAHBE, Y.; RYNKIEWICZ, M.; GUILLAUD, J.; BONNOT, G. Fate of dietary sucrose and neosynthesis of amino acids in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, reared on different diets. **Journal of Experimental Biology**, London, v. 202, p. 2639-2652, 1999.

FUKATSU, T.; NIKOH, N.; KAWAI, R.; KOGA, R. The secondary endosymbiotic bacterium of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Insecta, Homoptera). *Applied and Environmental Microbiology*, Washington, DC, v. 66, p. 2748-2758, 2000.

FURNISS, M. M.; Y. WOO, Y.; DEYRUP, M. A.; ATKINSON, T. H. Prothoracic mycangium on pine-infesting *Pityoborus* spp. (Coleoptera: Scolytidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 80, p. 692-696, 1987.

GIL, R.; SILVA, F. J.; ZIENTZ, E.; DELMOTTE, F.; GONZALEZ-CANDELAS, F. The genome sequence of *Blochmannia floridanus*: comparative analysis of reduced genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 100, p. 9388-9393, 2003.

GOODCHILD, A. J. P. The nature and origin of the mid-gut contents in a sap-sucking heteropteran, *Piezosternum calidum* Fab. (Tessaratominae) and the role of symbiotic bacteria in its nutrition. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 23, p. 177-188, 1978.

GREEN, A. M.; MUELLER, U. G.; ADAMS, M. M. Extensive exchange of fungal cultivars between sympatric species of fungus-growing ants. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 11, p. 191-195, 2002.

HACKSTEIN, J. H. P.; STUMM, C. K. Methane production in terrestrial arthropods. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 91, p. 5441-5445, 1994.

HAPP, G. M.; HAPP, C. M.; BARRA, S. J. Fine structure of the prothoracic mycangium, a chamber for the culture of symbiotic fungi, in the southern pine beetle *Dendroctonus frontalis*. **Tissue and Cell**, Edinburgh, v. 3, p. 295-308, 1971.

HEDDI, A. Endosymbiosis in the weevil of the genus *Sitophilus*: Genetic, physiological, and molecular interactions among associated genomes. In: BOURTZIS, K.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect symbiosis**. Boca Raton: CRC, 2003. p. 67-82.

HEDDI, A.; CHARLES, H.; KHATCHADOURIAN, C.; BONNOT, G.; NARDON, P. Molecular characterization of the principal symbiotic bacteria of the weevil *Sitophilus oryzae*: a peculiar G-C content of an endocytobiotic DNA. **Journal of Molecular Evolution**, Berlin, v. 47, p. 52-61, 1998.

HEDDI, A.; GRENIER, A. M.; KHATCHADOURIAN, C.; CHARLES, H.; NARDON, P. Four intracellular genomes direct weevil biology: Nuclear, mitochondrial, principal endosymbiont, and *Wolbachia*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 96, p. 6814-6819, 1999.

HENTSCHEL, U.; STEINERT, M.; HACKER, J. Common molecular mechanisms of symbiosis and pathogenesis. **Trends in Microbiology**, Cambridge, v. 8, p. 226-231, 2000.

HIROSE, E. **Estudo de simbiosiontes associados a *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae)**. 2005. 120 p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

HIROSE, E.; PANIZZI, A. R.; DE SOUZA, J. T.; CATTELAN, A. J.; ALDRICH, J. R. Bacteria in the gut of southern green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 99, p. 91-95, 2006.

- HUNT, D. W. A.; BORDEN, J. H. Conversion of verbenols to verbenone by yeasts isolated from *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, p.1385-1397, 1990.
- HUNTER, M. S.; PERLMAN, S. J.; KELLY, S. E. A bacterial symbiont in the Bacteroidetes induces cytoplasmic incompatibility in the parasitoid wasp *Encarsia pergandiella*. **Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences**, Washington, DC, v. 270, p. 2185-2190, 2003.
- INOUE, T.; KITADE, O.; YOSHIMURA, Y.; YAMAOKA, I. Symbiotic associations with protists. In: ABE, T.; HIGASHI, M.; BIGNELL, D. E. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publications, 2000. p. 275-288.
- INOUE, T.; MURASHIMA, K.; AZUMA, J.-I.; SUGIMOTO, A.; SLAYTOR, M. Cellulose and xylan utilization in the lower termite *Reticulitermes speratus*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 43, p. 235-242, 1997.
- ISHIKAWA, H. Insect symbiosis: an introduction. In: BOURTZIS, K.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect symbiosis**. Boca Raton: CRC P, 2003. p. 1-21.
- JOHNSON, R. A.; THOMAS, R. J.; WOOD, T. G.; SWIFT, M. J. The inoculation of the fungus comb in newly founded colonies of the Macrotermitinae (Isoptera) from Nigeria. **Journal of Natural History**, London, UK, v. 15, p. 751-756, 1981.
- KATOH, H.; MIURA, T.; MAEKAWI, K.; SHINZATO, N.; MATSUMOTO, T. Genetic variation of symbiotic fungi cultivated by the macrotermitine termite *Odontotermes formosanus* (Isoptera: Termitidae) in the Ryukyu Archipelago. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 11, p. 1565-1572, 2002.
- KAUFMAN, M.G.; WALKER, E.D.; ODELSON, D.A.; KLUG, M.J. Microbial community ecology insect nutrition. **The American Entomologist**, Ottawa, v. 46, p.173-184, 2000.
- KITANO, H.; ODA, K. Self-extending symbiosis: a mechanism for increasing robustness through evolution. **Biological Theory**, Cambridge, v. 1, p. 61-66, 2006.
- LEHANE, M. J.; WU, D.; LEHANE, S. M.. Midgut-specific immune molecules are produced by the blood-sucking insect calcitrans. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 94, p. 11502-11507, 1997.
- LIVINGSTON, R. L.; BERRYMAN, A. A. Fungus transportation structures in the fir engraver, *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae). **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 114, p. 174-186, 1972.
- McFALL-NGAI, M. J. Unseen forces: The influence of bacteria on animal development. **Developmental Biology**, San Diego, v. 242, p. 1-14, 2002.
- MIURA, T.; BRAENDLE, C.; SHINGLETON, A.; SISK, G.; KAMBHAMPATI, S.; STERN, D. L. A comparison of parthenogenetic and sexual embryogenesis of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphidoidea). **Journal of Experimental Zoology. B. Molecular and Developmental Evolution**, Hoboken, v. 295, p. 59-81, 2003.
- MONTLLOR, C. B.; MAXMEN, A.; PURCELL, A. H. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum*, under heat stress. **Ecological Entomology**, Oxford, v. 27, p. 189-195, 2002.
- MORAN, N. A. Microbial minimalism: genome reduction in bacterial pathogens. **Cell**, Cambridge, v. 108, p. 583-586, 2002.
- MORAN, N. A.; BAUMANN, P. Bacterial endosymbionts in animals. **Current Opinion in Microbiology**, London, UK, v. 3, p. 270-275, 2000.

MORAN, N. A.; COLLIN, C.; DUNBAR, H.; SMITH, W. A.; OCHMAN, H. Intracellular symbionts of sharpshooters (Insecta: Hemiptera: Cicadellinae) form a distinct clade with a small genome. **Environmental Microbiology**, Oxford, v. 5, p. 116-126, 2003.

MORAN, N. A.; TELANG, A. Bacteriocyte-associated symbionts of insects. **Bioscience**, Washington, DC, v. 48, p. 295-304, 1998.

MUELLER, U. G.; GERARDO, N. Fungus-farming insects: Multiple origins and diverse evolutionary histories. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 99, p. 15247-15249, 2002.

MUELLER, U. G.; REHNER, S. A.; SCHULTZ, T. D. The evolution of agriculture in ants. **Science**, New York, v. 281, p. 2034-2038, 1998.

MUELLER, U. G.; SCHULTZ, T. R.; CURRIE, C.; ADAMS, R.; MALLOCH, D. The origin of the attine ant-fungus symbiosis. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 76, p. 169-197, 2001.

NAKASHIMA, K.; WATANABE, H.; SAITOH, H.; TOKUDA, G.; AZUMA, J. I. Dual cellulose-digesting system of the wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, Oxford, v. 32, p. 777-784, 2002.

NODA, H.; MIYOSHI, T.; ZHANG, Q.; WATANABE, K.; DENG, K. *Wolbachia* infection shared among planthoppers (Homoptera: Delphacidae) and their endoparasite (Strepsiptera: Elenchidae): A probable case of interspecies transmission. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 10, p. 2101-2106, 2001.

NOGGE, G. Significance of symbionts for the maintenance of an optional nutritional state for successful reproduction in hematophagous arthropods. **Parasitology**, Cambridge, v. 82, p. 101-104, 1981.

O'BRIEN, R. W.; BREZNAK, J. A. Enzymes of acetate and glucose metabolism in termites. **Insect Biochemistry**, Bristol, v. 14, p. 639-643, 1984.

OHKUMA, M.; KUDO, T. Phylogenetic diversity of the intestinal bacterial community in the termite *Reticulitermes speratus*. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, DC, v. 62, p. 461-468, 1996.

OLIVER, K. M.; RUSSELL, J. A.; MORAN, N. A.; HUNTER, M. S. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 100, p. 1803-1807, 2003.

O'NEILL, S.; GIORDANO, R.; COLBERT, A.; KARR, T.; ROBERTSON, H. 16S r RNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 89, p. 2699-2702, 1992.

PAINE, T. D.; RAFFA, K. F.; HARRINGTON, T. C. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 42, p. 179-206, 1997.

POULSEN, M.; BOT, A. N. M.; CURRIE, C. R.; NIELSEN, M. G.; BOOMSMA, J. J. Within-colony transmission and the cost of a mutualistic bacterium in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. **Functional Ecology**, London, v. 17, p. 260-269, 2003.

PRADO, S. S.; RUBINOFF, D.; ALMEIDA, R. P. P. Vertical transmission of a pentatomid caeca-associated symbiont. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 99, p. 577-585, 2006.

- RAINEY, F. A.; BURGHARDT, J.; KROPPESTEDT, R. M.; KLATTE, S.; STACKEBRANDT, E. Phylogenetic analysis of the genera *Rhodococcus* and *Nocardia* and evidence for the evolutionary origin of the genus *Nocardia* from within the radiation of *Rhodococcus* species. **Microbiology**, Washington, DC, v. 141, p. 523-528, 1995.
- RIO, R. V.; LEFEVRE, C.; HEDDI, A.; AKSOY, S. Comparative genomics of insect-symbiotic bacteria: influence of host environment on microbial genome composition. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, DC, v. 69, p. 6825-6832, 2003.
- ROULAND-LEFEVRE, C. Symbiosis with fungi. In: ABE, T.; HIGASHI, M.; BIGNELL, D. E. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publications, 2000. p. 289-306.
- SAMESHIMA, S.; HASEGAWA, E.; KITADE, O.; MINAKA, N.; MATSUMOTO, T. Phylogenetic comparisons of endosymbionts with their host ants based on molecular evidence. **Zoological Science**, Tokyo, JP, v. 16, p. 993-1000, 1999.
- SANDSTRÖM, J. P.; RUSSELL, J. A.; WHITE, J. P.; MORAN, N. A. Independent origins and horizontal transfer of bacterial symbionts of aphids. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 10, p. 217-228, 2001.
- SAUER, C.; DUDACZEK, D.; HÖLLDOBLER, B.; GROSS, R. Tissue localization of the endosymbiotic bacterium '*Candidatus Blochmannia floridanus*' in adults and larvae of the carpenter ant *Camponotus floridanus*. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, DC, v. 68, p. 4187-4193, 2002.
- SCHRÖDER, D.; DEPPISCH, H.; OBERMAYER, M.; KROHNE, G.; STACKEBRANDT, E. Intracellular endosymbiotic bacteria of *Camponotus* species (carpenter ants): systematics, evolution and ultra structural characterization. **Molecular Microbiology**, Oxford, v. 21, p. 479-489, 1996.
- SCHULTZ, T. R.; MUELLER, U. G.; CURRIE, C. R.; REHNER, S. A. Reciprocal illumination: A comparison of agriculture of humans and in fungus-growing ants In: VEGA, F.; BLACKWELL, M. (Ed.). **Insect-fungal association: ecology and evolution**. New York: Oxford University, 2005. p. 149-190.
- SHIGENOBU, S.; WATANABE, H.; HATTORI, M.; SAKAKI, Y.; ISHIKAWA, H. Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids *Buchnera* sp. APS. **Nature**, London, UK, v. 407, p. 81-86, 2000.
- SIX, D. L. Bark beetle-fungus symbioses. In: BOURTZIS, K.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect symbiosis**. Boca Raton: CRC, 2003. p. 97-114.
- SLAYTOR, M. Cellulose digestion in termites and cockroaches: What role do symbionts play? **Comparative Biochemistry and Physiology, Part B. Covers Biochemical and Molecular Biology**, Amsterdam, NL, v. 103, n.4, p. 775-784, 1992.
- SLAYTOR, M.; VEIVERS, P. C.; LO, N. Aerobic and anaerobic metabolism in the higher termite *Nasutitermes walkeri* (Hill). **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, Oxford, v. 27, p. 291-303, 1997.
- STEINHAUS, E. A. **Insect microbiology**. New York: Hafner, 1967. 763 p.
- STEVENS, L.; GIORDANO, R.; FIALHO, R. F. Male-killing, nematode infections, bacteriophage infection and virulence of cytoplasmic bacteria in the genus *Wolbachia*. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 32, p. 519-545, 2001.
- SUH, S. O.; MARSHALL, C. J.; MCHUGH, J. V.; BLACKWELL, M. Wood ingestion by passalid beetles in the presence of xylose-fermenting gut yeasts. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 12, p. 3137-3145, 2003.

- TAMAS, I.; KLASSON, L.; CANBÄCK, B.; NÄSLUND, A. K.; ERIKSSON, A. S.; WERNEGREN, J. J.; SANDSTRÖM, J. P.; MORAN, N. A.; ANDERSSON, S. G.E. 50 million years of genomic stasis in endosymbiotic bacteria. **Science**, New York, v. 296, p. 2376-2379, 2002.
- THAO, M. L.; MORAN, N. A.; ABBOT, P.; BRENNAN, E. B.; BURCKHARDT, D. H.; BAUMANN, P. Cospeciation of psyllids and their primary prokaryotic endosymbionts. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, DC, v. 66, p. 2898-2905, 2000.
- THOMPSON, G. A.; SCHULZ, A. Macromolecular trafficking in the phloem. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 4, p. 354-360, 1999.
- VAN HAM, R. C. H. J.; KAMERBEEK, J.; PALACIOS, C.; RAUSELL, C.; ABASCAL, F.; BASTOLLA, U.; FERNANDEZ, J. M.; JIMENEZ, L.; POSTIGO, M.; SILVA, F. J.; TAMAMES, J.; VIGUERA, E.; LATORRE, A.; VALENCIA, A.; MORAN, F.; MOYA, A. Reductive genome evolution in *Buchnera aphidicola*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 100, p. 581-586, 2003.
- VAN ZANDT, P.; TOWNSEND JUNIOR, V.; CARLTON, C.; BLACKWELL, M.; MOPPER, S. *Loberus impressus* (LeConte) (Coleoptera: Erotylidae) fungal associations and presence in the seed capsules of *Iris hexagona*. **The Coleopterists' Bulletin**, Washington, DC, v. 57, p. 281-288, 2003.
- VRIES, E. J.; JACOBS, G.; BREEUWER, J. A. J. Growth and transmission of gut bacteria in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. **Journal of Invertebrate Pathology**, New York, v. 77, p. 129-137, 2001.
- WARREN, J. H. Biology of *Wolbachia*. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 42, p. 587-609, 1997.
- WATANABE, H.; TOKUDA, G. Animal cellulases. **Cellular and Molecular Life Sciences**, Basel, v. 58, p. 1167-1178, 2001.
- WELBURN, S. C.; ARNOLD, K.; MAUDLIN, I.; GODAY, G. W. *Rickettsia*-like organisms and chitinase production in relation to transmission of trypanosomes by tsetse flies. **Parasitology**, Cambridge, v. 107, p. 141-145, 1993.
- WERNEGREN, J. J. Endosymbiosis: lessons in conflict resolution. **PLoS Biology**, San Francisco, v. 2, n. 3, p. e68, 2004.
- WERNEGREN, J. J. Genome evolution in bacterial endosymbionts of insects. **Nature Reviews Genetics**, London, UK, v. 3, p. 850-861, 2002.
- WILCOX, J. L.; DUNBAR, H. E.; WOLFINGER, R. D.; MORAN, N. A. Consequences of reductive evolution for gene expression in an obligate endosymbiont. **Molecular Microbiology**, Oxford, v. 48, p. 1491-1500, 2003.
- WILKINSON, T. L. The elimination of intracellular micro-organisms from insects: an analysis of antibiotic-treatment in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). **Comparative Biochemistry and Physiology. A. Molecular & Integrative Physiology**, New York, v. 119, p. 871-881, 1998.
- WILKINSON, T. L.; ADAMS, D.; MINTO, L. B.; DOUGLAS, A. E. The impact of host plant on the abundance and function of symbiotic bacteria in an aphid. **Journal of Experimental Biology**, London, UK, v. 204, p. 3027-3038, 2001.
- WOOD, T. G.; THOMAS, R. J. The mutualistic association between Macrotermitinae and *Termitomyces*. In: WILDING, N.; COLLINS, N. M.; HAMMOND, P. M.; WEBBER, J. F. (Ed.). **Insect-fungus interactions**. New York: Academic, 1989. p. 69-92.

YUSUF, M.; TURNER, B. Characterization of *Wolbachia*-like bacteria isolated from the parthenogenetic stored-product pest psocid *Liposcelis bostrychophila* (Badonnel) (Psocoptera). **Journal of Stored Products Research**, Oxford, v. 40, p. 207-225, 2004.

ZCHORI-FEIN, E.; BROWN, J. K. Diversity of prokaryotes associated with *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Washington, DC, v. 95, p. 711-718, 2002.

ZIENTZ, E.; DANDEKAR, T.; GROSS, R. Metabolic interdependence of obligate intracellular bacteria and their insect host. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, Washington, DC, v. 68, p. 745-770, 2004.

ZIENTZ, E.; SILVA, F. J.; GROSS, R. Genome interdependence in insect-bacterium symbioses. **Genome Biology**, London, UK, v. 2, p. 1032.1-1032-6, 2001.