

RAUL MARQUES PISNO

**INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM COLÔNIAS DE CUPINS: ASTIGMATÍDEOS
(ACARI) E STAPHYLINIDAE (COLEOPTERA) TERMITÓFILOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para a obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: José Eduardo Serrão

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

P677i
2023 Pisco, Raul Marques, 1982-
 Interações ecológicas em colônias de cupins:
 Astigmatídeos (Acari) e Staphylinidae (Coleoptera) termitófilos
 / Raul Marques Pisco. – Viçosa, MG, 2023.
 1 tese eletrônica (71 f.)

 Orientador: José Eduardo Serrão.
 Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
 Departamento de Entomologia, 2023.
 Inclui bibliografia.
 DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.670>
 Modo de acesso: World Wide Web.

 1. Térmita - Ecologia. 2. Simbiose. 3. Invasões biológicas.
 I. Serrão, José Eduardo, 1965-. II. Universidade Federal de
 Viçosa. Departamento de Entomologia. Programa de
 Pós-Graduação em Entomologia. III. Título.

CDD 22. ed. 595.736

RAUL MARQUES PISNO

**INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM COLÔNIAS DE CUPINS: ASTIGMATÍDEOS
(ACARI) E STAPHYLINIDAE (COLEOPTERA) TERMITÓFILOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para a obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 18 de julho de 2023.

Assentimento:

Documento assinado digitalmente
 **RAUL MARQUES PISNO**
Data: 20/11/2023 08:15:47-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Raul Marques Pismo
Autor

Documento assinado digitalmente
 **JOSE EDUARDO SERRAO**
Data: 20/11/2023 14:41:11-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

José Eduardo Serrão
Orientador

*Esta tese é dedicada ao meu filho Arthur,
que cresceu (“e empupou”) enquanto eu
descobria o que se passa dentro de
cupinzeiros*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao Deus que reside em mim por ter me imbuído da determinação necessária para mudar minha realidade; ao meu filho Arthur por ser a inspiração por trás de todas as minhas conquistas; a minha família por me dar um ponto de referência; a Dina por ter me acompanhado durante toda minha jornada neste doutorado, ter me suportado durante dois anos enclausurados por uma pandemia e ainda ter permanecido ao meu lado quando o mundo voltou ao normal (acho que ela gosta de sofrer!); aos amigos Léo e Lírio pelas noites e fins de semana debatendo questões importantes e outras sem importância regadas a cerveja, que me trouxeram alegria; ao Vinícius por ter acompanhado algumas dessas ocasiões (e tá bom pra você, estagiário!); ao professor Serrão que foi mais que um orientador e me ajudou a encontrar confiança em meu trabalho e me assumir como alguém relevante naquilo que faço; a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - 88887.372070/2019-00 pelo fornecimento da bolsa; a Universidade Federal de Viçosa e ao Departamento de Entomologia-UFV pela oportunidade de realizar mais esta conquista.

RESUMO

PISNO, Raul Marques, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2023. **Interações ecológicas em colônias de cupins: Astigmatídeos (Acari) e Staphylinidae (Coleoptera) termitófilos**. Orientador: José Eduardo Serrão.

Os cupins são reconhecidos como engenheiros de ecossistemas, uma vez que modificam o ambiente para obter recursos como alimentos e componentes para os ninhos. Seus ninhos são ambientes propícios para abrigar outros organismos que interagem indiretamente como líquens que crescem nas paredes de cupinzeiros, ou diretamente, como é o caso dos termitófilos. Termitófilos são organismos, principalmente artrópodes, que passam obrigatoriamente ao menos um estágio completo de sua vida dentro dos ninhos de cupins. Esses organismos possuem adaptações morfológicas, comportamentais ou fisiológicas forjadas através de uma longa trilha evolutiva e que permitem a convivência com os hospedeiros. Contudo, as relações ecológicas entre termitófilos e hospedeiros permanecem em sua maioria incógnitas. Com o objetivo de elucidar as relações ecológicas entre termitófilos e hospedeiros, serão apresentadas as principais adaptações à termitofilia, usando como base a família Staphylinidae (Coleoptera), que possui o maior número de espécies adaptadas a este estilo de vida. O ciclo de vida, as principais adaptações e as relações ecológicas de uma nova espécie de ácaro termitófilo foram descritas e discutidas, revelando que o relacionamento ecológico entre essas espécies pode variar de comensal a mutualista, dependendo do nível da análise (indivíduo/colônia). O relacionamento ecológico entre o termitófilo *Termitocola silvestri* e seu hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster* foi descrito, revelando um relacionamento comensal entre as espécies. Por fim, baseado na capacidade dos cupins de influenciar o desenvolvimento de novas espécies ao longo do processo evolutivo, agindo como uma força seletiva, o termo "engenheiros de biodiversidade" será sugerido para se referir a estes animais.

Palavras-chave: Simbiose. Ecologia. Termitofilia.

ABSTRACT

PISNO, Raul Marques, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2022. **Ecological interactions in termite colonies: Astigmatids (Acari) and Staphylinidae (Coleoptera) termitophiles.** Adviser: José Eduardo Serrão.

Termites are recognized as ecosystem engineers since they modify the environment to obtain resources such as food and components for nests. Their nests are suitable environments for sheltering other organisms that interact indirectly, such as lichens that grow on the walls of termite mounds, or directly, as is the case with termitophiles. Termitophiles are organisms, mainly arthropods, that spend at least one complete stage of their lives inside termite nests. These organisms have morphological, behavioral, or physiological adaptations forged through a long evolutionary path that allow them to coexist with their hosts. However, the ecological relationships between termitophiles and hosts remain largely unknown. With the objective of elucidating the ecological relationships between termitophiles and hosts, the main adaptations to termitophily will be presented, using as a basis the family Staphylinidae (Coleoptera), which has the largest number of species adapted to this lifestyle. The life cycle, main adaptations, and ecological relationships of a new species of termitophile mites were described and discussed, revealing that the ecological relationships between these species can range from commensal to mutualistic, depending on the level of analysis (individual or colony). The ecological relationship between the termitophile *Termitocola silvestri* and its host, *Constrictotermes cyphergaster*, was described, revealing a commensal relationship between the species. Finally, based on the ability of termites to influence the development of new species throughout the evolutionary process by acting as a selective force, the term "biodiversity engineers" will be suggested to refer to these animals.

Keywords: Symbiosis. Ecology. Termitophily.

LISTA DE FIGURAS

1.1 – Exemplos de espécies de Corotocini sul-americanas: A, <i>Corotoca fontesi</i> Zilberman, 2018; B, <i>Thyreoxenus cucullatus</i> Seevers, 1946; C, <i>Oecidiophilus cleidecostae</i> Zilberman & Fontes, 2020; D, <i>Xenogaster subnuda</i> Seevers, 1957; E, <i>Abroteles rurrenabaquensis</i> Seevers, 1946; F, <i>Timeparthenus oglobini</i> Silvestri, 1946.	26
1.2 – Termitófilos da tribo Termitohospitini, subtribo Termitohospitina: A, <i>Neotermitosocius bolivianus</i> Kanao, Eldredge & Maruyama, 2012; B, <i>Blapticoxenus brunneus</i> Mann, 1923; C, <i>Termitosocius microps</i> Seevers, 1941; D, <i>Termitosodalis</i> sp. (figuras de Kanao et al., 2016).....	26
1.3 – Termitófilos limulóides da tribo Termitonannini, subtribo Perinthina: A, <i>Perinthus dudleyanus</i> Casey, 1889; B, <i>Perinthus hageni</i> Seevers, 1937; C, <i>Termitocola cylindricornis</i> Seevers, 1937 (fotos do banco de dados do Field Museum of Natural History, Chicago).....	27
1.4 – Adaptações encontradas em espécies de termitófilos verdadeiros de Phoridae (Diptera): A-B, <i>Megapropodiphora arnoldi</i> Brown, 2018, a menor "mosca" do mundo, de corpo limulóide, presumidamente associada com cupins ou formigas (figuras de Brown, 2018); C-D, exemplos de espécies fisogástricas, <i>Termitoxenia heimi</i> Wasmann, 1900 (esquerda, da Índia) e <i>Xanionotum hystrix</i> Brues, 1902 (direita, dos Estados Unidos) (figuras retiradas de Kleisner & Markoš, 2005 que citam Obenberger, 1952 como autor das mesmas).....	27
1.5 – Número cumulativo de descrições de Corotocini por ano e região zoogeográfica. Adaptado de Eloi et al., 2020.....	28
1.6 – Filogenia adaptada de Jacobson et al (1986), com destaque para os grupos com representantes sul-americanos, incluindo informações de distribuição e hospedeiro. A porcentagem é referente ao número proporcional de gêneros, na subtribo, que contenham espécies sul-americanas.	29
2.1 – a Número de ácaros aderidos aos indivíduos de cupim (n = 1044) após a transferência dos ninhos para o laboratório em dias diferentes (os pontos vermelhos indicam a média de ácaros por cupim no dia da amostragem); ns valores não significativos; ***, corresponde a uma diferença significativa b Sobrevivência de <i>C. cumulans</i> (n = 398) após a transferência dos fragmentos de ninhos do campo para o laboratório (as linhas pontilhadas indicam o tempo médio até a morte); as curvas de 1 e 4 dias diferem daquelas de 8 e 15 dias	46
2.2 – a aglomerado de ovos ao lado de uma carcaça de cupim; b deutoninfas heteromórficas (setas pretas) de diferentes tamanhos presas à cabeça do cupim hospedeiro; c uma tritoninfa (círculo branco) alimentando-se de um cadáver de cupim; d um ácaro adulto (seta branca); barras de escala 500µm	47
2.3 – Comparação do número de ácaros adultos encontrados entre hospedeiros mortos e vivos após 24h.	48

3.1 – Um diagrama de transição do comportamento do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster* na presença e ausência do termitófilo *Termitocola silvestri*. Os valores nas linhas representam a proporção de transições entre os comportamentos.....63

3.2 – Um diagrama de transição do comportamento do termitófilo *Termitocola silvestri* na presença e ausência do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster*. Os valores nas linhas representam a proporção de transições entre os comportamentos.
.....64

3.3 – **a** Sobrevivência de *Constrictotermes cyphergaster* na presença e na ausência do termitófilo *Termitocola silvestri*. Os valores não diferem estatisticamente ($\chi^2 = 2.99$, $df = 1$, $p = 0.08$) **b** sobrevivência do termitófilo *Termitocola silvestri* na presença e na ausência do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster*. Os valores diferem estatisticamente ($\chi^2 = 14.0$, $df = 1$, $p < 0.005$)64

LISTA DE TABELAS

- 3.1 – Lista com todos os comportamentos observados para *Constrictotermes cyphergaster* na presença do termitófilo *Termitocola silvestri*.62
- 3.2 – Lista com todos os comportamentos observados para *Termitocola silvestri* na presença do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster*.62

SUMÁRIO

CONSIDERAÇÕES INICIAIS.....	12
1. INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS TERMITÓFILOS.....	14
1.1 Resumo.....	14
1.2 Um dos maiores espetáculos em toda a história natural.....	14
1.3 Termitofilia: Oque é e como reconhecer.....	16
1.3.1 Termitófilos desarmônicos.....	17
1.3.1 Termitófilos tolerados.....	17
1.3.1 Termitófilos verdadeiros.....	17
1.4 Família Staphylinidae uma aparente evolvabilidade para a termitofilia.....	18
1.4.1 Tribo Corotocini.....	19
1.4.2 Tribo Termitohospitini.....	21
1.4.2 Tribo Termitonannini.....	22
1.5 Estratégias utilizadas pelos termitófilos para invasão e permanência nos ninhos de cupins	23
1.5.1 Mimetismo	23
1.5.2 Mimetismo para plano corporal	24
1.5.3 Mimetismo químico	25
1.6 Conclusões	25
1.7 Figuras	26
2. INTERAÇÃO ÁCARO CUPIM: A MORTALIDADE DE CUPINS MEDIA A DENSIDADE DE ÁCAROS?	37
2.1 Resumo	37
2.2 Introdução	37
2.3 Materiais e métodos	39
2.3.1 Coleta e manutenção	39
2.3.2 Contagem de ácaros	40
2.3.3 Sobrevivência dos cupins	41
2.3.4 Desenvolvimento dos ácaros	41
2.3.5 Análises estatísticas	41
2.3.6 Identificação dos ácaros	42
2.4 Resultados	43
2.3 Discussão	43
2.3 Figuras	46

3. AUSÊNCIA DE AGRESSIVIDADE DE <i>CONSTRICOTERMES CYPHERGASTER</i> CONTRA <i>TERMITOCOLA SILVESTRI</i> : A MORFOLOGIA LIMULÓIDE É PROTETORA EM TERMITÓFILOS?.....	54
3.1 Resumo	54
3.2 Introdução	54
3.3 Materiais e métodos	56
3.3.1 Coleta e manutenção dos ninhos	56
3.3.2 Ensaios comportamentais	57
3.3.3 Análise de sobrevivência	58
3.3.4 Análises estatísticas	58
3.4 Resultados	58
3.5 Discussão	59
3.6 Tabelas	62
3.7 Figuras	63
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	69

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Termitofilia é uma simbiose que ocorre entre uma espécie de cupim e um outro animal que, em ao menos um estágio de seu desenvolvimento é dependente da colônia hospedeira (Kistner, 1969). Esse tipo de relacionamento só é possível através da coevolução, que tornou linhagens específicas de artrópodes dependentes dos cupins (Seevers, 1957).

O motivo pelo qual tantas linhagens evoluíram adaptações que permitem a vida entre os cupins pode estar ligado à grande capacidade que os cupins possuem de modificarem as características do ambiente a sua volta (Redford, 1984; Bonachela et al., 2015), motivo pelo qual são considerados engenheiros de ecossistemas (Dangerfield et al., 1998; Pardeshi & Prusty, 2010). Tais atividades são responsáveis pela construção de um ambiente estável e cheio de recursos para os cupins e sua prole. Este ambiente também cria oportunidades para outras espécies, que em contrapartida, ficam sujeitas a pressões impostas pela organização social dos cupins, tais como os mecanismos de defesa da colônia (Prestwich, 1984), que possivelmente influenciaram o desenvolvimento das espécies termitófilas atuais. Esta tese abordará o desenvolvimento da termitofilia por este prisma, partindo do princípio básico de que os cupins em si seriam uma força seletiva capaz influenciar o desenvolvimento de novas espécies.

O primeiro capítulo desta tese fará uma introdução ao estudo dos termitófilos, apresentando sua diversidade na região Neotropical, usando como base Staphylinidae (Coleoptera), que possui o maior número de espécies adaptadas a este estilo de vida (Kanao et al., 2012). Serão apresentadas as principais adaptações conhecidas à termitofilia.

O segundo capítulo descreve as relações ecológicas e comportamentais entre uma nova espécie de ácaro termitófilo do gênero *Australhypopus* (Acari, Astigmata) e seu hospedeiro, *Cornitermes cumulans* (Blattodea, Isoptera: Termitidae), bem como as características que tornam o ácaro dependente dos cupins para completar seu ciclo de vida.

O terceiro capítulo descreve o comportamento do termitófilo *Termitocola silvestri* (Staphylinidae), bem como as relações ecológicas entre este e seu hospedeiro, *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae), testando se a morfologia

limulóide, adaptação atribuída à termitofilia tem função protetora contra agressões do hospedeiro.

Baseados na diversidade de espécies e de adaptações conhecidas para a termitofilia e nas novas descobertas aqui realizadas, concluiremos defendendo a hipótese de que os cupins agem como uma força seletiva, influenciando o desenvolvimento de novas espécies e selecionando aquelas que possuem, ou que desenvolvem as características para a vida em uma colônia de cupins.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bonachela, J. A., Pringle, R. M., Sheffer, E., Coverdale, T. C., Guyton, J. A., Caylor, K. K., Levin, S. A., and Tarnita, C. E. (2015). Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change. *Science*, 347(6222):651–655.
- Dangerfield, J., McCarthy, T., and Ellery, W. (1998). The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology*, 14(4):507–520.
- Kanao, T., Eldredge, K. T., and Maruyama, M. (2012). Two new genera and species of the termite symbiont lineage Termitohospitini (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae) from Bolivia and peninsular Malaysia. *ZooKeys*, (254):67.
- Kistner, D. H. (1969). The biology of termitophiles. In *Biology of termites*, pages 525–557. Elsevier.
- Korb, J. (2011). *Termite Mound Architecture, from Function to Construction*, pages 349–373. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Pardeshi, M. and Prusty, B. A. K. (2010). Termites as ecosystem engineers and potentials for soil restoration. *Current Science*, 99(11).
- Redford, K. H. (1984). The termitaria of *Cornitermes cumulans* (isoptera, termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, pages 112–119.
- Seevers, C. H. (1957). A monograph on the termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). *Fieldiana, Zoology*, 40:1–334.

1. INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS TERMITÓFILOS

(Aceito pelos editores Arab, A., Hafig, I. e Carrijo, T. como capítulo no livro *Insetos da América do Sul*, Editora da UFABC)

1.1 Resumo

Este capítulo está longe de apresentar uma revisão dos termitófilos da América do Sul. Nosso objetivo aqui é apresentar as relações ecológicas e evolutivas que conhecemos até o momento entre cupins e animais a eles associados. Apresentaremos e discutiremos alguns dos principais e mais diversos grupos de termitófilos encontrados para a região Neotropical. Muitos trabalhos visando o entendimento das relações interespecíficas em cupinzeiros são realizados utilizando cupins construtores e outros cupins que coabitam seus ninhos. Contudo, o estudo de tais relações com o uso de termitófilos oferece um horizonte amplo e diferenciado. Quando tentamos responder o porquê de tantas espécies, não eussociais, evoluírem como coabitantes de insetos sociais, as respostas são das mais diversas, uma vez que cada linhagem invasora pode ter evoluído por necessidades diferentes, com estratégias diferenciadas e resultando em estilos similares de hábito termitófilo. Neste sentido, usar termitófilos para compreender essas interações podem oferecer insights não apenas sobre o que ocorre entre insetos sociais e outras espécies, servindo como modelo para outros tipos de relações interespecíficas que tenham sido construídas ao longo do processo evolutivo. Apesar de registros de termitofilia em outras famílias de besouros, e em outras ordens de insetos (ex: Zygentoma, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera...), a notoriedade dos estafilínídeos em evoluir múltiplas linhagens para esse hábito não encontra paralelo na história da evolução. Isso nos conduziu a escrever este capítulo majoritariamente sob o prisma desses besouros. Serão discutidos diversos aspectos da origem, evolução e comportamento atrelados a esse estilo de vida, assim como apresentamos as principais linhagens de estafilínídeos termitófilos com representantes sul-americanos.

1.2 Um dos maiores espetáculos em toda história natural

O entomólogo dinamarquês Jørgen Matthias Christian Schiødte registrou pela primeira vez, em 1853, insetos vivendo associados a colônias de cupins,

fenômeno até então conhecido apenas para formigas. Apesar de coletar besouros em diferentes partes da Dinamarca e formar um importante acervo, nenhum inseto seria tão incomum quanto àqueles besouros da família Staphylinidae que recebera do seu colega Johannes Theodor Reinhardt. Este material era fruto de coletas realizadas no Brasil, patrocinadas pelo hoje Museu de História Natural da Dinamarca. As coletas ocorreram em 1852, em Lagoa Santa, Minas Gerais, mesma localidade em que Reinhardt auxiliava o paleontólogo naturalista Peter Wilhelm Lund (Zilberman, 2018).

Devido à falta de conhecimento de outras espécies termitófilas, Schiødte tentou compará-las a grupos de estafilínídeos associados a formigas. Esses novos táxons, colocados nos gêneros *Corotoca* Schiødte e *Spirachtha* Schiødte, apresentavam morfologia excêntrica, melhor expressa nas próprias palavras de fascínio do autor: “o abdômen é construído de maneira extraordinária, membranoso e enorme, curvado para cima, de forma que cobre o tórax, e fixado nesta posição pelas faces dorsais do segundo e terceiro segmentos que cresceram conjuntamente” (Schiødte, 1853). Esse abdômen membranoso e enorme em besouros é uma adaptação atualmente conhecida, exclusivamente, à termitofilia e é chamada de fisogastria. Os besouros termitófilos, subsequentes descobertos próximos a *Corotoca* e *Spirachtha*, agora incluídos na tribo Corotocini, apresentam algum grau de fisogastria. Devido a isso, alguns chegam a lembrar um cupim em vista dorsal, o que Richard Dawkins (Dawkins, 1998) chamou de “um dos maiores espetáculos em toda história natural”.

Atualmente, organismos de diversas ordens de inseto, e também de outras classes de Arthropoda, são conhecidos como sendo associados a cupins. Muitos possuem forma fisogástrica, outros corpos limulóides (ou “gotinha”), e alguns não têm nenhuma adaptação morfológica facilmente visível a este estilo de vida. Tamanha diversidade parece indicar que a termitofilia evoluiu, várias vezes, de forma independente. Kistner, (1969) sugeriu que houve 12 delas só na família Staphylinidae (Coleoptera) (Fig. 1.1, 1.2 e 1.3) e duas em Phoridae (Diptera)(Fig. 1.4).

Neste capítulo pretendemos tratar dos principais grupos termitófilos e de uma série de mecanismos e adaptações morfológicas, químicas e comportamentais que lhes permitem coabitar com seus hospedeiros, e usufruírem de um ambiente ideal para sua sobrevivência ou permanência.

1.3 Termitofilia: O que é e como reconhecer?

Durante a evolução dos cupins, suas colônias foram continuamente invadidas por organismos que, de alguma forma, tiveram sucesso em explorar alguns dos diversos e abundantes recursos presentes em suas sociedades. Tais invasões deram origem a íntimos relacionamentos entre cupins e outros organismos conhecidos como termitófilos, os quais, a maioria invertebrados, podem ser encontrados em cupinzeiros. Neste texto, consideraremos como termitófilos apenas aquelas espécies que necessitam, obrigatoriamente, da sociedade dos cupins em ao menos um estágio do seu ciclo de vida, sendo portanto, incapazes de sobreviverem fora de sua colônia hospedeira. Por outro lado, os organismos que são encontrados facultativamente em cupinzeiros, sem nenhuma associação obrigatória com a espécie construtora, serão tratados neste capítulo como termitariófilos.

Apesar de a definição de termitófilo ser clara em teoria, na prática, é comum não ser tão simples de aplicá-la. Isso acontece por desconhecermos a biologia e o ciclo de vida da maioria das espécies associadas a cupins, sendo difícil precisar se de fato aquele organismo depende ou não obrigatoriamente dos cupins com os quais fora coletado. Desconhecendo isso, costuma-se adotar critérios secundários para inferir a biologia destes indivíduos e, então, ter alguma base para sugerir um suposto caso de termitofilia ou termitariofilia. Kistner (1969) salientou que a maioria das espécies é presumida termitófila apenas por sua morfologia ou suposta relação filogenética com outras espécies que sejam tipicamente termitófilas. Coletar repetidamente uma determinada espécie junto a um hospedeiro específico também poderia ser elencado como um forte indicativo do caráter. Esses critérios, no entanto, não são regras preestabelecidas, e qualquer observação que sugira ou não termitofilia pode ser de grande relevância.

As relações ecológicas entre os termitófilos e seus hospedeiros podem variar, havendo determinado grau de aceitação da colônia. Para classificar essas relações, propomos uma adaptação da classificação de Wheeler (1910) utilizada para mirmecófilos:

1.3.1 Termitófilos desarmônicos

Organismos que, embora necessitem obrigatoriamente de algum recurso da colônia hospedeira, são agredidos caso sejam encontrados pelos hospedeiros. Espécies desarmônicas podem ser encontradas em regiões não patrulhadas do ninho e podem ter relações antagônicas com o hospedeiro, como ocorre para larvas de Cetoniinae e Rutelinae (Coleoptera) encontradas na parede de ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar, 1832) (Puker et al., 2015; Rosa et al., 2008).

1.3.2 Termitófilos tolerados

Espécies não notadas pelos hospedeiros, capazes de completar seu ciclo de vida infiltrados nas colônias. Elas são toleradas por não possuírem nenhum odor que os distinguem no ambiente, ou por serem pequenos demais para serem notados, ou agredidos; também por possuírem uma morfologia incomum, ou mesmo por uma combinação dessas características.

1.3.3 Termitófilos verdadeiros

Aqueles verdadeiramente aceitos pela colônia hospedeira e vivem completamente integrados à sociedade dos cupins, podendo ser inclusive alimentados por seus hospedeiros através de trofalaxia. Tais espécies geralmente possuem adaptações morfológicas, como a fisogastria, que facilitam a aceitação pela colônia hospedeira. Como já mencionado, tal caráter mostra alargamento das partes membranosas do abdômen e pode ser alcançada através do desenvolvimento dos corpos gordurosos, do sistema reprodutivo, ou mesmo da viviparidade. A fisogastria evoluiu independentemente em Diptera e Coleoptera, e pode ter um papel mimético, permitindo que termitófilos fisogástricos se assemelhem aos cupins hospedeiros. Contudo, se esse mimetismo é utilizado para confundir os cupins, ou para se proteger de predadores não termitófagos encontrados em cupinzeiros (DeVisser et al., 2008) permanece em aberto. Todavia, a ideia de mimetismo é questionada na literatura, e a aparente similaridade pode ser um subproduto de alguma outra função a ser melhor explorada (Wilson et al., 1971).

1.4 Família Staphylinidae: uma aparente evolvabilidade para a termitofilia

Staphylinidae é uma das maiores famílias de besouros, com mais de 60 mil espécies, dividida em quatro grupos informais com ampla distribuição geográfica (Thayer, 2016): Omaliine (~11,500 spp.), Tachyporine (~17.500 spp.), Oxyteline (~6,000 spp.) e Staphylinine (~20,000 spp.). Das seis subfamílias do grupo Tachyporinae, Aleocharinae conta com mais de 15 mil espécies -- a maior subfamília em Staphylinidae -- e representa o grupo de insetos mais bem-sucedido associado aos cupins. Pelo menos 11 linhagens evoluíram independentemente para a condição exclusivamente termitófila e outras seis possuem algum registro do caráter, abrangendo um total de mais de 650 espécies em cerca de 190 gêneros (Kanao et al., 2012).

A filogenia de Aleocharinae ainda necessita ser realizada em maior escala, pouco se sabe até o momento sobre a relação entre as tribos. Possivelmente a subfamília possui um grupo basal parafilético com quatro tribos, e outro derivado, talvez monofilético, com mais de 40 tribos (Ashe, 2005). Dentre as tribos basais, Trichopseniini é exclusivamente termitófila, e Mesoporini possui representantes termitófilos e de vida livre. Fósseis de ambos os grupos foram encontrados em estratos geológicos do Cretáceo (~99 milhões de anos) e, apesar de discutível, podem ser considerados representantes dos primeiros termitófilos (Cai et al., 2017; Yamamoto et al., 2017). As demais tribos se encontram em uma grande politomia dentre os Aleocharinae derivados, em que Corotocini, Termitonannini e Termitohospitini são grupos notáveis com representantes sul-americanos. Além dessas tribos, com o número mais expressivo de representantes termitófilos para a região, vale mencionar também a pequena tribo exclusivamente termitófila Philotermitini, em que as espécies de *Pseudophiloterme* Bernhauer são associadas a ninhos de *Coptotermes* Wasmann (Rhinotermitidae: Coptotermitinae) e *Nasutitermes* Dudley (Termitidae: Nasutitermitinae), descritas para a América Central e América do Sul; já os Lomechusini, que apesar de a maioria ser mirmecófila, tem sete gêneros de distribuição Neotropical associados a cupins Syntermitinae, com exceção de *Myrmedonota scientiana* Navarro & Caron, 2018 coletado em ninho de *N. corniger* (Motschulsky), um Nasutitermitinae (Navarro & Caron, 2018).

Os Aleocharinae se associaram a várias famílias de cupins pelo mundo, incluindo Mastotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae e, principalmente, Termitidae. As múltiplas invasões e, a presumível longa história de coevolução entre esses grupos, nos leva a pensar que existe algo nos estafilínídeos que os permitiu evoluir para um estado de associação obrigatória à sociedade de cupins, quebrando barreiras de defesa impostas pela evolução à socialidade de uma maneira que outras linhagens de animais raramente alcançaram, o que se chama de evolvabilidade (Kirschner & Gerhart, 1998). É presumível que a evolvabilidade de Aleocharinae para a termitofilia provenha de, 1. élitro curto; 2. abdômen flexível e 3. sistema glandular no segmento VI. Essas adaptações, portanto, facilitariam o surgimento de modificações importantes para a integração nas sociedades de cupins. Parker et al. (2017), a partir de análise de desenvolvimento e dos genes do complexo Hox, notaram que essas pré-adaptações estão presentes nos Aleocharinae, concluindo que o plano corporal desses insetos estaria por trás do sucesso da evolução da termitofilia a partir da flexibilidade para evoluir modificações químicas e morfológicas em seus representantes.

1.4.1 Tribo Corotocini

Quando consideramos a descoberta de organismos termitófilos, os Corotocini, além de ser o táxon mais especializado, trata-se também do mais diverso, com mais de 200 espécies descritas, todas altamente especializadas à termitofilia (Figura 2.3a-f). Este número representa cerca de um terço da totalidade de termitófilos em Staphylinidae. Eloi et al. (2020), utilizando curvas de rarefação para espécies, estimaram que há cerca de 3000 espécies para serem descobertas, prevendo que a região Neotropical abriga a maior diversidade, seguida pela Afrotropical, e menos para outras regiões, configurando uma distribuição principalmente Pantropical para o táxon (Figura 1.2).

Nessa tribo, todas as espécies possuem algum grau de fisogastria que, conjuntamente com no mínimo duas sensilas nos últimos antenômeros, fusão do mento e submento e acetábulo mesocoxal não emarginado, ajudam a caracterizar o termitófilo como pertencente aos Corotocini. A localização dessas sensilas indicam aproximação com Termitonannini, mas apenas estudos filogenéticos futuros poderão estabelecer esta relação entre esses táxons.

A caracterização da tribo teve como marco importante a monografia em estafilinídeos termitófilos de Seevers (1957), que removeu uma série de estafilinídeos pouco relacionados, incluindo não-termitófilos, e agregou mais de 120 espécies, além de trabalhar em uma análise filogenética. Devido à época, sua análise foi pré-hennigiana, mas outro importante trabalho no grupo veio anos após, em 1986, a monografia de Jacobson e colaboradores (Jacobson et al., 1986), que revisou a tribo, performou uma análise filogenética e descreveu o sistema glandular de uma série de grupos. Um resumo das relações filogenéticas entre as subtribos de Corotocini, contando com dados de distribuição e hospedeiro para grupos sul-americanos pode ser checado na figura 1.4. Recentemente, pesquisadores na América do Sul reacenderam o interesse nessa tribo, e muitos trabalhos vêm sendo publicados (Cunha et al., 2015; Eloi et al., 2020; Oliveira et al., 2018; Pires-Silva et al., 2019; Pisco et al., 2019; Rosa et al., 2018; Zilberman et al., 2019; Zilberman, 2020) e alguns projetos estão em andamento, prometendo um avanço não apenas para a essa tribo, mas também para o estudo da termitofilia em seu senso mais amplo.

Das 12 subtribos atualmente conhecidas, sete têm espécies descritas para a região Neotropical, sendo seis delas e um gênero *incertae sedis* com espécies registradas para a América do Sul (Figura 1.4). A maioria é associada com gêneros de cupins Nasutitermitinae, havendo também associações com Syntermitinae e Apicotermitinae. As espécies geralmente carregam um grande abdômen recurvado por cima do tórax, algumas de forma permanente (Zilberman, 2020), muito embora outras apresentem abdômen distendido, como os "besouros miméticos de rainha" de *Timeparthenus* Silvestri (Figura 1.3f) e *Reginamimus* Kistner (Timeparthenina). Algumas espécies possuem abdômen muito modificado, com extensões membranosas, ou pseudoapêndices, como em *Spirachtha* spp., característica que provavelmente surgiu independentemente em outros gêneros africanos e da Austrália. Exemplares de *Thyreoxenus* Mann apresentam um dos raros e mais notáveis exemplos de fisotoraxia (tórax dilatado), semelhante ao que acontece em abdômens fisogástricos - em termitófilos (Figura 1.4b), caráter que também aparece em alguns Termitohospitini.

Espécies de *Cavifronexus* Zilberman, *Corotoca* (Figura 1.4a) e *Spirachtha* (Corotocina) são conhecidas como vivíparas, únicos casos confirmados entre os Staphylinidae (Zilberman et al., 2019). O ciclo reprodutivo de *Corotoca* spp., por

exemplo, é relativamente bem conhecido, havendo algumas lacunas. As fêmeas carregam embriões em diferentes estágios de desenvolvimento no oviduto (Pisno et al., 2019), em que cada fêmea carrega pelo menos três ovos com localização constante no abdômen (Zilberman et al., 2019). O embrião mais desenvolvido ocupa o ápice do abdômen e os outros dois são abrigados na base, exatamente na curvatura. Em estágios avançados do desenvolvimento observa-se uma larva desenvolvida no ápice do abdômen e dois ovos na base. Como essa larva é liberada e como a espécie se dispersa foi descrita primeiramente em Oliveira et al. (2018), e explorada e discutida em mais detalhes em outros trabalhos (Moreira et al., 2019; Pisno et al., 2019; Zilberman et al., 2019). Nesses estudos, foi visto que durante o forrageamento do hospedeiro *Constrictotermes* sp., a fêmea do besouro, pronta para liberar a prole, segue a trilha do cupim, caminha até um certo ponto, e então para, virando-se em 180 graus, tornando a ficar de frente contra o fluxo de operários que saem do ninho para forragear. Após contato do besouro com os operários, a fêmea estica o abdômen em direção a cabeça de um operário, que recebe uma larva. Presa na cabeça do cupim, a mesma é transportada ao longo da trilha, e em um determinado momento, a larva se desprende do operário, cai e se enterra no solo próximo. É presumido que essa etapa do ciclo de vida, a empupação, ocorra toda fora do ninho, e que o besouro retorne para o cupinzeiro já em estágio adulto.

1.4.2 Tribo Termitohospitini

Com cerca de 40 espécies, a tribo está presente na América do Sul, Ásia e Oceania (Figura 1.5a-d). Em 1941, Seevers estabeleceu a tribo, afirmando que aqueles besouros eram “pequenas espécies limulóides, conhecidas apenas como inquilinos nos ninhos dos cupins”. Embora a maioria seja de fato limulóide (Figura 1.5b-d), *Neotermitosocius bolivianus* Kanao, Eldredge & Maruyama, 2012 (Figura 1.5a) possui margens laterais paralelas, e é possível também se observar algumas espécies fisogástricas e outras fisotorácicas. Até o momento não se conhece o hospedeiro de *N. bolivianus*, pois seus exemplares foram coletados com armadilha de interceptação de voo (Kanao et al., 2012). Nesse sentido, sua termitofilia foi inferida apenas a partir da proximidade taxonômica com espécies especializadas a esse hábito.

Atualmente, a tribo tem duas subtribos, Termitohospitina, exclusivamente Neotropical, com seis gêneros e 16 espécies na Costa Rica, Panamá, Trinidad e Guiana; e Hetairotermitina, com oito gêneros e 23 espécies da Ásia e Oceania, especificamente China, Malásia, Singapura, Japão, Micronésia, Papua Nova Guiné e Austrália. Das 16 espécies de Termitohospitina, nove estão associadas aos cupins *Nasutitermes*, e o restante pode ser encontrado com espécies de *Cornitermes* Wasmann, *Velocitermes* Holmgren e *Rhynchotermes* Holmgren. Embora a maioria seja especialista a um único hospedeiro, *Termitohospes miricorniger* Seevers, 1941, da Guiana e Trinidad, foi registrada com *N. ephratae* (Holmgren, 1910) e *N. corniger* (Motschulsky, 1855); e *T. punctulatus* Borgmeier, 1959 da Costa Rica foi registrada com *N. nigriceps* (Haldeman, 1854) e *N. corniger*. Todavia, a determinação do último cupim é possivelmente duvidosa (Borgmeier, 1959).

1.4.3 Tribo Termitonannini

A tribo tem 86 espécies de besouros com ampla distribuição geográfica, e duas subtribos, Perinthina, com 15 gêneros e 30 espécies registradas para a América do Sul, Ásia e Oceania; e Termitonannina, com 8 gêneros e 25 espécies exclusivamente Neotropicais. As espécies são majoritariamente pequenas e de corpo limulóide (Figura 1.6a-c), com exceção das fisogástricas *Physoperinthus* spp. Pasteels & Kistner (Perinthina), da África (Costa do Marfim e Namíbia); e o monotípico *Termitonilla* Borgmeier (Termitonannina) do Brasil. Apesar da aparência similar com outros termitófilos, o corpo limulóide, tarsos 4-4-4 (Perinthina) ou 4-4-5 (Termitonannina) e sensilas no último antenômero (exceto *Termitopelta* Borgmeier) é diagnóstico do grupo (Seevers, 1957).

A subtribo Perinthina invadiu ninhos de cupins de diferentes gêneros da subfamília Nasutitermitinae (exceto uma espécie associada a um Syntermitinae), incluindo *Baucalitermes* Sands, *Leptomyxotermes* Sands, *Trinervitermes* Holmgren e *Nasutitermes*. Representantes Termitonannina estão associados à cupins Amitermitinae (com apenas uma espécie associada a um Syntermitinae), incluindo *Anoplotermes* Müller, *Cornitermes*, *Labiatermes* Holmgren e *Procornitermes* Emerson. Essa subtribo foi revisada por Kistner (2004), que também revisou os gêneros australianos e orientais *Lauella* Mann, *Paralauella* Kistner, *Alzada* Kistner e *Eutermiophila* Cameron (Kistner, 1999). Em ambos os trabalhos há chaves de

identificação, análise filogenética e notas de comportamento. Alguns gêneros haviam sido trabalhados ou revisados de forma avulsa, como os *Perinthus* e *Termitocola* da América Central e México em Kistner & Jacobson (1976), e *Lauella* em Kistner (1970, 1972). A subtribo Termitonannina ainda necessita de revisão.

O comportamento em Perinthina foi observado por Pasteels (1969), notando que *Catalina elegans* Pasteels, 1967 flexiona as pernas de forma rítmica e abrupta, similar ao seu hospedeiro. Os cupins respondem “lambendo” o abdômen do termitófilo, limpando suas antenas e pernas. Pasteels também observou que o termitófilo esfregava a lateral do abdômen contra os cupins, locomovendo-se com mais agilidade que esses, como outros estafilinídeos de vida livre. Essa agilidade é comum tanto em termitófilos limulóides em geral, como em versões estenogástricas de termitófilos de outras tribos, uma vez que a fisogastria promove considerável redução de mobilidade.

1.5 Estratégias utilizadas pelos termitófilos para invasão e permanência nos ninhos de cupins

Ainda há muito a ser explorado para se conhecer a diversidade de estafilinídeos, e muitos outros insetos (e artrópodes), que conseguem coabitar colônias de cupins, havendo um conjunto de estratégias e adaptações defensivas que variam entre as espécies (Šobotník et al., 2010). Mostraremos a seguir algumas dessas estratégias usadas pelos termitófilos. Destaca-se, todavia, a notável capacidade que os cupins têm de reconhecer os indivíduos que não pertencem à colônia, os atacando.

1.5.1 Mimetismo

Uma vez que o termitófilo esteja no interior dos ninhos, pode ser agredido caso o cupim o reconheça como um invasor (Kaib et al., 2004; Šobotník et al., 2008), sugerindo a hipótese de que os termitófilos possuem diferentes tipos de mimetismo que possibilitem sua entrada e permanência junto a colônia dos cupins. Estratégias similares de mimetismo surgiram independentemente em diversas linhagens de organismos, e configuram notável exemplo da ubiquidade da evolução convergente. São tipos de mimetismo em termitófilos o (i) plano corporal, em

Staphylinidae (Figuras 1.3, 1.5, 1.6), Diptera (Figura 1.1) (ver também Brown & Porras (2016)) e Zoraptera (Delamare-Deboutteville, 1948), e (ii) químico, também em estafilínídeos (Howard et al., 1980; Rosa et al., 2018).

1.5.2 Mimetismo para plano corporal

As galerias dos cupinzeiros apresentam tamanho adequado para os indivíduos construtores e circulação de ar dentro do ninho. Termitófilos menores que seus hospedeiros podem transitar com facilidade dentro dessas galerias. O trânsito fácil nas galerias permite que os termitófilos não encontrem com o hospedeiro, como visto para *Zorotypus hubbardi* Caudell, 1918 (Zorotypidae) nos ninhos de *Reticulitermes flavipes* (Oshima, 1911) (Delamare-Deboutteville, 1948; Grassé, 1986). Esses termitófilos são menores que o hospedeiro e preferem as galerias abandonadas do ninho, as quais são ignoradas pelos cupins (Kistner, 1969; Seevers, 1957).

A forma do corpo também pode ser uma ferramenta importante para a permanência de espécies invasoras em ninhos de cupins. Dados de morfometria mostraram não haver diferença significativa entre o termitófilo *C. fontesi* Zilberman, 2018 (identificada como *C. melanthero*) e seu hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Cunha et al., 2015). O valor adaptativo de tal semelhança, contudo, pode não ser visto exclusivamente como mecanismo de integração com seus hospedeiros. Moreira et al. (2019) observaram que *C. melanthero* deixa o ninho durante o forrageamento de seus hospedeiros para fins de dispersão. Ser indistinguível de seus hospedeiros no meio de uma multidão pode diminuir o risco de predação no momento em que o termitófilo estaria mais exposto. Todavia, o mecanismo de mimetizar os hospedeiros utilizado por termitófilos fisogástricos pode ocorrer não apenas fora do ninho. Pisno et al. (2019) sugerem que exista um mimetismo Batesiano, em que o besouro palatável se assemelha a um cupim impalatável, confundindo predadores visualmente orientados dentro do ninho (DeVisser et al., 2008).

A morfologia limulóide em Aleocharinae, é possivelmente uma adaptação para a vida embaixo de cascas de árvores e serrapilheira, que foi cooptada para resistir a agressões do hospedeiro (Cai et al., 2017; Yamamoto et al., 2017). Apesar dessa forma sugerir a necessidade dos termitófilos se defenderem de seus

hospedeiros, existem registros de contatos íntimos entre termitófilos limulóides e seus hospedeiros (Grassé and Poisson, 1940; Howard et al., 1980).

1.5.3 Mimetismo químico

Em insetos sociais, os hidrocarbonetos cuticulares (HCs), além de servirem para proteger contra perda de água, também são utilizados para o reconhecimento da espécie, colônia ou castas (Howard and Blomquist, 2005; Singer, 1998), detectados através do contato antenal (Blomquist and Bagnères, 2010). Com alta especificidade de seus HCs, os cupins são capazes de reconhecer indivíduos da mesma colônia, exibindo comportamento agressivo aos indivíduos de outra colônia (Kaib et al., 2004; Marins & DeSouza, 2008). Sendo assim, espécies invasoras, para se tornarem indistinguíveis, podem adquirir os HCs após entrarem nos ninhos (Vander Meer & Wojcik, 1982), ou já os possuir independente do contato entre as duas espécies (Howard et al., 1980). Neste sentido, Rosa et al. (2018) detectaram maior similaridade entre termitófilos e cupins de uma mesma colônia do que entre cupins, ou termitófilos de mesma espécie, mas de colônias diferentes, ratificando assim, a importância e a existência de mimetismo químico entre termitófilos e seus hospedeiros.

1.6 Conclusões

Há pouco mais de um século e meio eram registrados os primeiros insetos vivendo associados a cupins, hoje conhecidos como termitófilos. Tal observação originou uma nova área de estudo com potencial a ser explorado por equipes multidisciplinares. Ao longo desses anos, alguns poucos pesquisadores utilizaram o que estava disponível em suas respectivas épocas para pavimentar um caminho sobre o qual científicas de hoje tentam desvendar. Muito ainda há de ser feito, estudos moleculares são escassos, e grupos de termitófilos precisam ser revisados e estudados dentro do paradigma moderno da sistemática filogenética. Além disso, há ainda um grande potencial a ser explorado para se entender as interações interespecíficas utilizando os termitófilos como modelo. A grande diversidade de organismos e mecanismos adotados para a termitofilia podem fornecer ferramentas valiosas para futuros estudos sobre interações ecológicas e coevolução.

1.7 Figuras

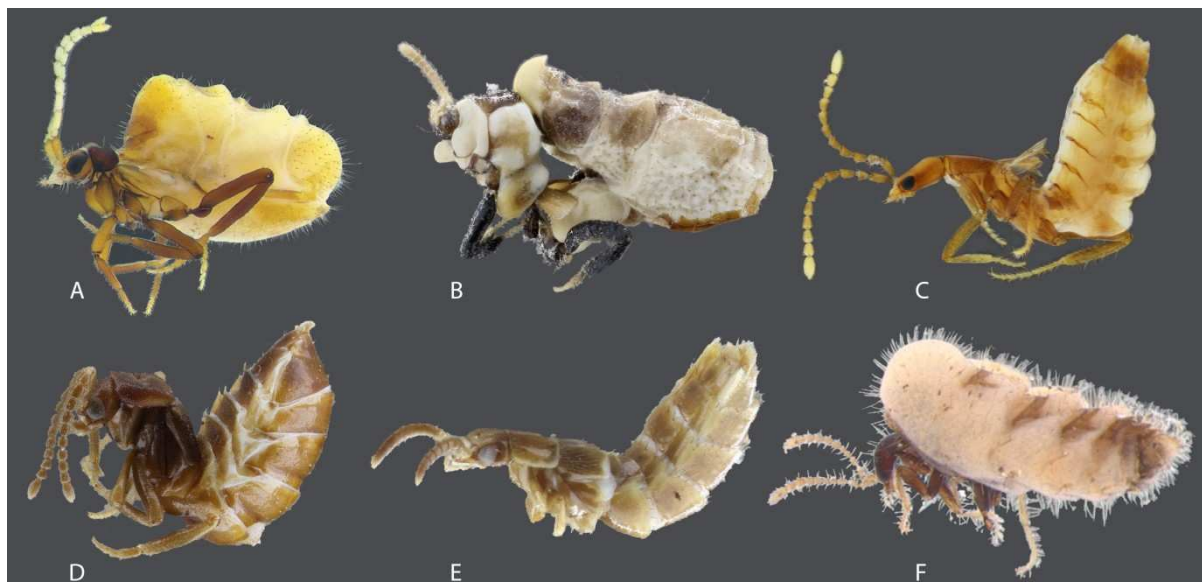


Figura 1.1. Exemplos de espécies de Corotocini sul-americanas: A, *Corotoca fontesi* Zilberman, 2018; B, *Thyroxenus cucullatus* Seevers, 1946; C, *Oecidiophilus cleidecostae* Zilberman & Fontes, 2020; D, *Xenogaster subnuda* Seevers, 1957; E, *Abroteles rurrenabaquensis* Seevers, 1946; F, *Timeparthenus oglobini* Silvestri, 1946.



Figura 1.2. Termitófilos da tribo Termitohospitini, subtribo Termitohospitina: A, *Neotermitosocius bolivianus* Kanao, Eldredge & Maruyama, 2012; B, *Blapticoxenus brunneus* Mann, 1923; C, *Termitosocius microps* Seevers, 1941; D, *Termitosodalis* sp. (figuras de Kanao et al., 2016).



Figura 1.3. Termitófilos limulóides da tribo Termitonannini, subtribo Perinthina: A, *Perinthus dudleyanus* Casey, 1889; B, *Perinthus hageni* Seevers, 1937; C, *Termitocola cylindricornis* Seevers, 1937 (fotos do banco de dados do Field Museum of Natural History, Chicago).

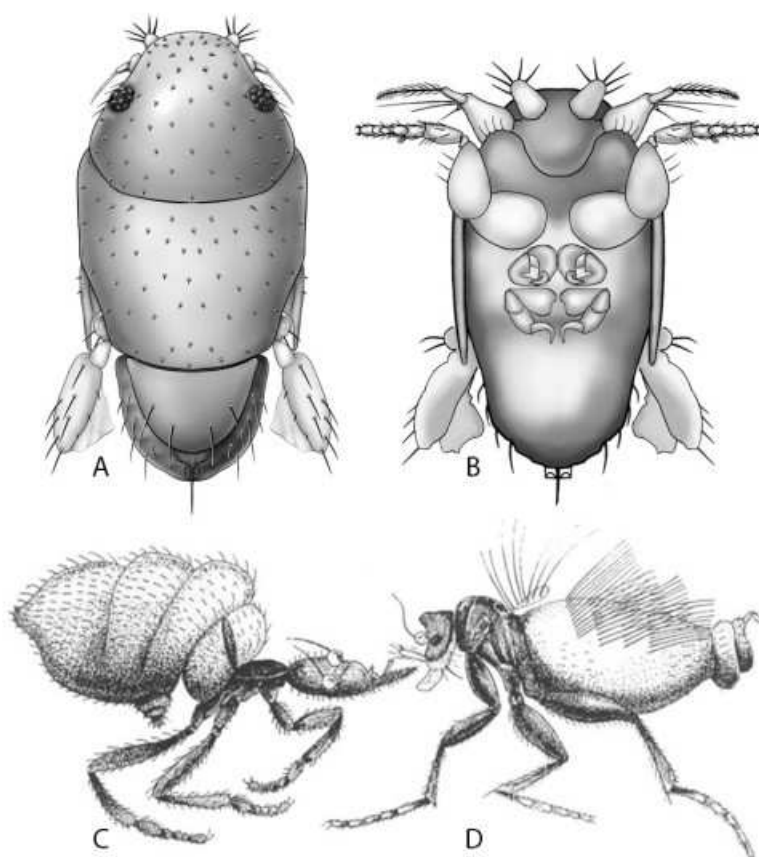


Figura 1.4. Adaptações encontradas em espécies de termitófilos verdadeiros de Phoridae (Diptera): A-B, *Megapropodiphora arnoldi* Brown, 2018, a menor "mosca" do mundo, de corpo limulóide, presumidamente associada com cupins ou formigas (figuras de Brown, 2018); C-D, exemplos de

espécies fisogástricas, *Termitoxenia heimi* Wasmann, 1900 (esquerda, da Índia) e *Xanionotum hystrix* Brues, 1902 (direita, dos Estados Unidos) (figuras retiradas de Kleisner & Markoš, 2005 que citam Obenberger, 1952 como autor das mesmas).

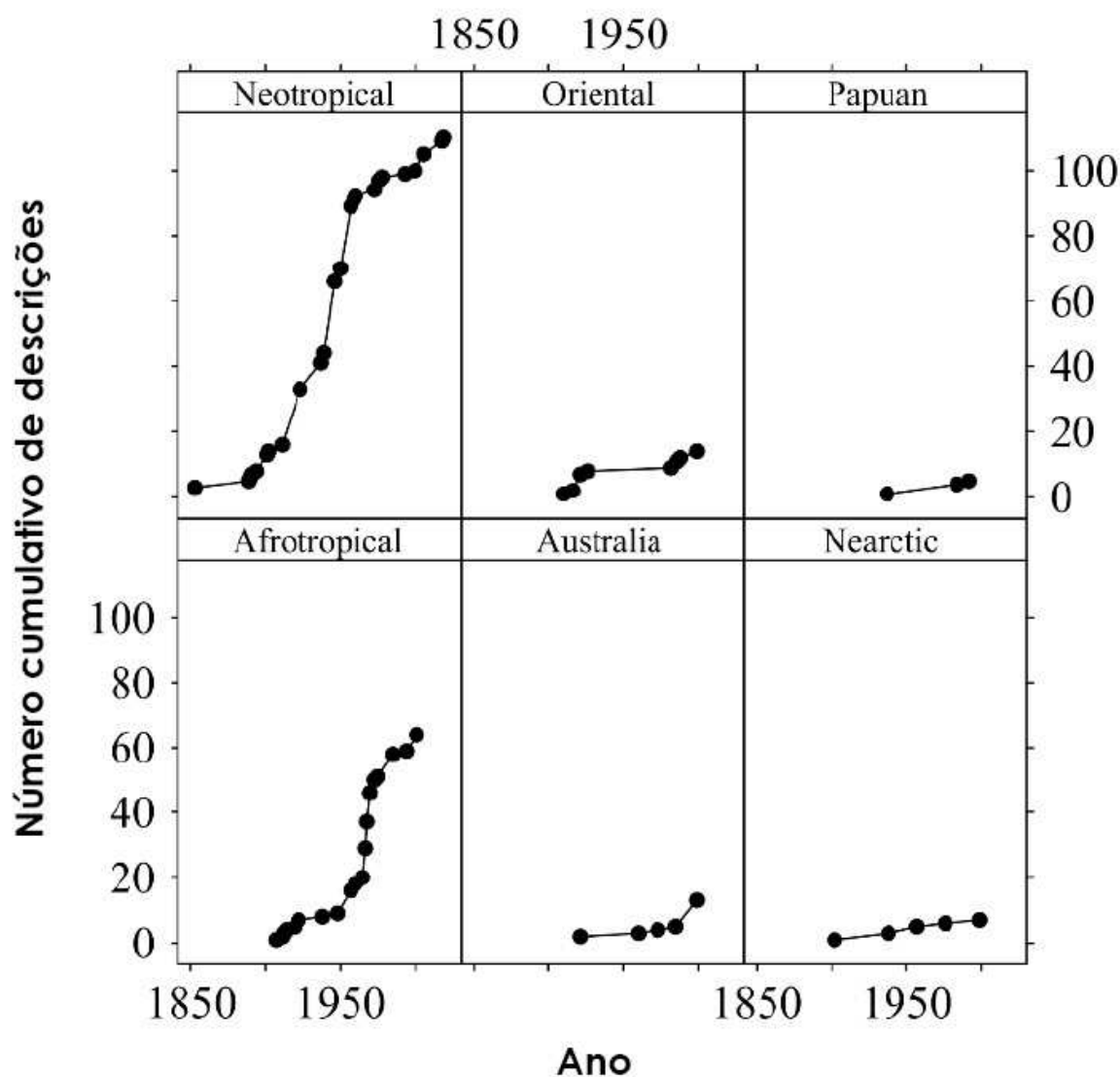


Figura 1.5. Número cumulativo de descrições de Corotocini por ano e região zoogeográfica. Adaptado de Eloi et al., 2020.

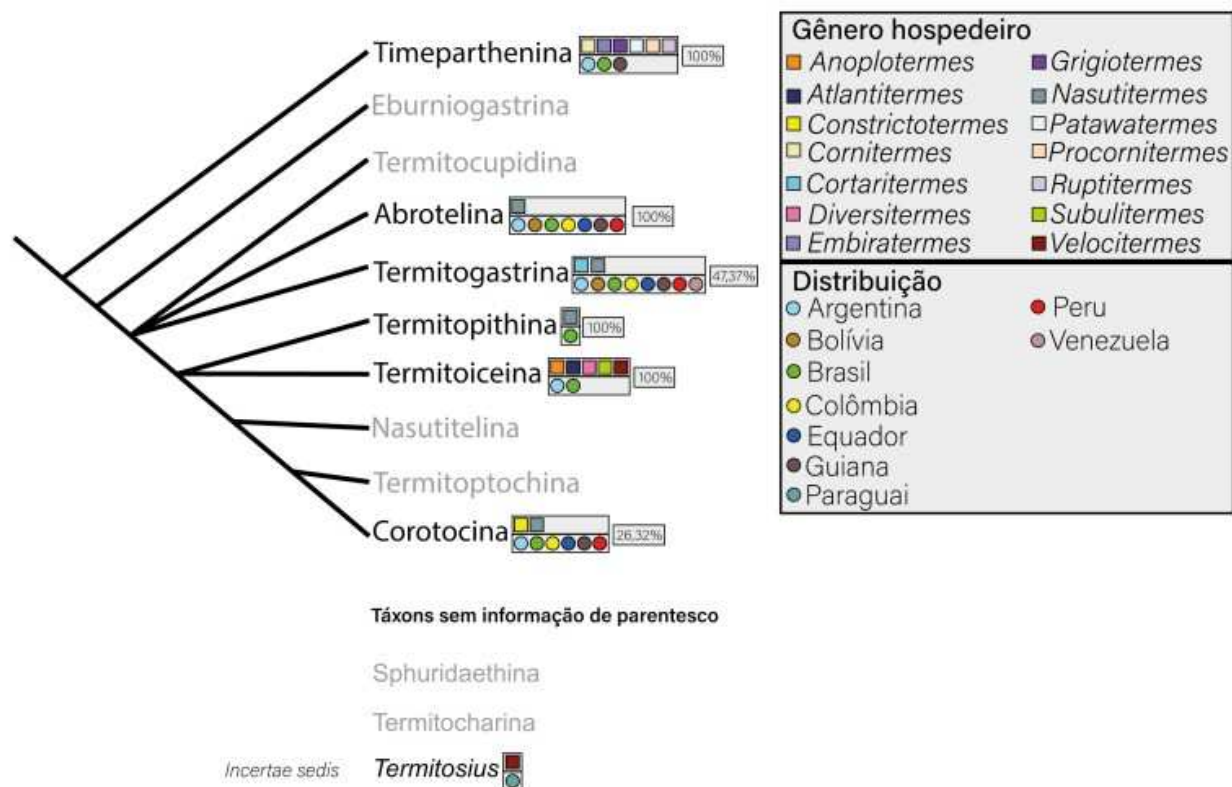


Figura 6. Filogenia adaptada de Jacobson et al (1986), com destaque para os grupos com representantes sul-americanos, incluindo informações de distribuição e hospedeiro. A porcentagem é referente ao número proporcional de gêneros, na subtribo, que contenham espécies sul-americanas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ashe, J. S. (2005). Phylogeny of the Tachyporine group subfamilies and 'basal' lineages of the Aleocharinae (coleoptera: Staphylinidae) based on larval and adult characteristics. *Systematic Entomology*, 30(1):3–37.
- Blomquist, G. J. and Bagnères, A. G. (2010). *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology*. Cambridge University Press.
- Borgmeier, T. (1959). Vier neue gattungen und einiger neue arten termitophiler staphyliniden aus Costa Rica und Brasilien (col. staphylinidae). *Studia Entomologica*, 2(1/4):289–308.
- Brown, B. V. and Porras, W. (2016). A second species, and first Central

- American record, of the phorid fly genus *Lenkoa* Borgmeier (diptera: Phoridae). *Zootaxa*, 4168(3):583–588.
- Cai, C., Huang, D., Newton, A. F., Eldredge, K. T., and Engel, M. S. (2017). Early evolution of specialized termitophily in cretaceous rove beetles. *Current Biology*, 27(8):1229–1235.
- Cristaldo, P., Rosa, C., Florencio, D., Marins, A., and DeSouza, O. (2012). Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). *Insectes sociaux*, 59:541–548.
- Cunha, H. F., Lima, J. S., de Souza, L. F., dos Santos, L. G. A., and Nabout, J. C. (2015). No morphometric distinction between the host *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri)(Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae) and its obligatory termitophile *Corotoca melantho* Schiødte (Coleoptera: Staphylinidae). *Sociobiology*, 62(1):65–69.
- Dawkins, R. (1998). *A escalada do monte improvável: uma defesa da teoria da evolução*. Editora Companhia das Letras.
- Delamare-Deboutteville, C. (1948). Observations sur l'écologie et l'éthologie des zorapteres. la question de leur vie sociale et de leurs prétendus rapports avec les termites. *Rev. ent*, 19.
- DeVisser, S. N., Freymann, B. P., and Schnyder, H. (2008). Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the African savanna: a stable isotope approach. *Ecological Entomology*, 33(6):758–764.
- Eloi, I., Pires-Silva, C. M., and Zilberman, B. (2020). Cumulative species description curve of Corotocini (Aleocharinae, Staphylinidae) and prospects for the future. *Acta Brasiliensis*, 4(2):133–136.
- Folsom, J. (1923). Termitophilous apterygota from British Guiana. *Zoologica*,

3(19):383–402.

Grassé, P. P. and Poisson, R. A. (1940). Recherches sur les insectes termitophiles i une nouvelle espèce de termitodiscus (Coleoptera Staphylinidae) et son éthologie. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 45(8):82–90.

Grassé, P. P. (1986). III *Termitologia*. Masson, Paris - New York.

Howard, R. W. and Blomquist, G. J. (2005). Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.*, 50:371– 393.

Howard, R. W., McDaniel, C., and Blomquist, G. J. (1980). Chemical mimicry as an integrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science*, 210(4468):431–433.

Jacobson, H. R., Kistner, D. H., and Pasteels, J.-M. (1986). Generic revision, phylogentic classification, and phylogeny of the termitophilous tribe Corotocini (Coleoptera: Staphylinidae). *Sociobiology*, 12(1).

Kaib, M., Jmhasly, P., Wilfert, L., Durka, W., Franke, S., Francke, W., Leuthold, R. H., and Brandl, R. (2004). Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 365–385.

Kakizoe, S., Liang, W.-R., Myint, K. M., and Maruyama, M. 2020). *Termitotrox icarus* sp. nov.(Coleoptera: Scarabaeidae): a new termitophilous beetle from Myanmar with observations of carrying behavior by host termites. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 60(2):427–436.

Kanao, T., Eldredge, K. T., and Maruyama, M. (2012). Two new genera and species of the termite symbiont lineage Termitohospitini (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae) from Bolivia and peninsular Malaysia. *ZooKeys*, (254):67.

- Kanao, T., Maruyama, M., and Iwata, R. (2014). Systematics of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) associated with *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera: Termopsidae). *Entomological Science*, 17(4):409–424.
- Kirschner, M. and Gerhart, J. (1998). Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15):8420–8427.
- Kistner, D. (1970). Taxonomic revision of the termitophilous subtribe Perintina (Coleoptera: Staphylinidae). ii. the genus *Lauella* with a description of the first species from Australia. *Pacific Insects*, pages 493–497.
- Kistner, D. (1972). Termitophiles from nests of *Nasutitermes* collected by Alfred E. Emerson in the orient (Coleoptera: Staphylinidae). *Pacific Insects*, pages 679–696.
- Kistner, D. (1999). Revision of the Perinthina of the australian and oriental faunal regions (Coleoptera: Staphylinidae, Aleocharinae). *Sociobiology*, pages 267–321.
- Kistner, D. H. (1969). *The biology of termitophiles*. In *Biology of termites*, pages 525–557. Elsevier.
- Kistner, D. H. (2004). Revision of the subtribe Perinthina with behavioral notes and an analysis of the evolution of the genera (Coleoptera: Staphylinidae, Aleocharinae, Termitonanni). *Sociobiology*, pages 1–46.
- Kistner, D. H. and Jacobson, H. R. (1976). New Species and New Records of Termitophilous Species From Central America and Mexico With Descriptions of Behaviour Related Glands, and Ultrastructure.(Coleoptera: Staphylinidae). *Sociobiology*, pages 1–76.
- Liang, W., Maruyama, M., and Li, H.-F. (2017). *Zyras* (Diaulaconia) *artemis* sp. n., a new termitophilous species from Taiwan (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae: Lomechusini). *Zootaxa*, 4341(4):528–538.

- Liang, W.-R., Maruyama, M., Kanao, T., Iwata, R., Li, H.-F., et al. (2020). Discovery of termitophilous rove beetles associated with formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus* in Taiwan, with the first larval description for the tribe Termitohospitini (Coleoptera: Staphylinidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 60(1):77–87.
- Marins, A. and DeSouza, O. (2008). Nestmate recognition in *Cornitermes cumulans* termites (Insecta: Isoptera). *Sociobiology*, 51(1):255–263.
- Marten, A., Kaib, M., and Brandl, R. (2009). Cuticular hydrocarbon phenotypes do not indicate cryptic species in fungus-growing termites (Isoptera: Macrotermitinae). *Journal of Chemical Ecology*, 35:572–579.
- Moreira, I. E., Pires-Silva, C. M., Ribeiro, K. G., Zilberman, B., and Bezerra-Gusmão, M. A. (2019). Run to the nest: A parody on the Iron Maiden song by *Corotoca* spp. (Coleoptera, Staphylinidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 59
- Navarro, B. V. and Caron, E. (2018). First record of Myrmedonota Cameron (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) in Brazil. *The Coleopterists Bulletin*, 72(1):145–150.
- Oliveira, M. H., da Silva Vieira, R. V., Moreira, I. E., Pires-Silva, C. M., de Lima, H. V. G., de Lima Andrade, M. R., and Bezerra-Gusmão, M. A. (2018). “The road to reproduction”: foraging trails of *Constrictotermes Cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae) as maternities for staphylinidae beetles. *Sociobiology*, 65(3):531–533.
- Parker, J., Taro Eldredge, K., Thomas, I. M., Coleman, R., and Davis, S. R. (2017). Hox-logic of preadaptations for social insect symbiosis in rove beetles. *bioRxiv*, page 198-945.
- Pasteels, J. M. (1969). Les glandes tégumentaires des staphylins termitophiles: lii les Aleocharinæ des genres *Termitopullus* (Corotocini,

Corotocina), *Perinthodes*, *Catalina* (Termitonannini, Perinthina), *Termitusa* (Termitohospitini, Termitusina). *Insectes Sociaux*, 16:1–26.

Pires-Silva, C. M., Eloi, I., Zilberman, B., and Bezerra-Gusmão, M. A. (2021). Nest volume and distance between nests do not affect population size or species richness of the termitophilous Corotocini fauna. In *Annales Zoologici Fennici*, volume 59, pages 61–70. BioOne.

Pires-Silva, C. M., Zilberman, B., Eloi, I., and Bezerra-Gusmao, M. A. (2019). First record of stenogastric *Corotoca* Schiødte (Staphylinidae, Aleocharinae, Corotocini) with notes on behavior, morphology and its phylogenetic significance. *Zootaxa*, 4691(1):47–56.

Pisno, R. M., Salazar, K., Lino-Neto, J., Serrão, J. E., and DeSouza, O. (2019). Termitariophily: expanding the concept of termitophily in a physogastric rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae). *Ecological Entomology*, 44(3):305–314.

Puker, A., Ferreira, F. N., Rosa, C. S., Jameson, M. L., and Vaz-De-Mello, F. Z. (2015). First record of the leaf chafer beetle *Leucothyreus suturalis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) inhabiting termite nests, with notes on its life history. *Annals of the Entomological Society of America*, 108(1):3–10.

Rosa, C. S., Cristaldo, P. F., Florencio, D. F., Marins, A., Lima, E. R., and DeSouza, O. (2018). On the chemical disguise of a physogastric termitophilous rove beetle. *Sociobiology*, 65(1):38–47.

Rosa, C. S., Marins, A., and Souza, O. D. (2008). Interactions between beetle larvae and their termite hosts (Coleoptera; Isoptera, Nasutitermitinae). *Sociobiology*, 51(1):191–197.

Schiødte, J. (1853). On some staphylinidae, found in the nests of termites. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, volume 21, pages 101

–103.

- Seevers, C. H. (1957). A monograph on the termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). *Fieldiana, Zoology*, 40:1–334.
- Singer, T. L. (1998). Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *American Zoologist*, 38(2):394–405.
- Šobotník, J., Hanus, R., and Roisin, Y. (2008). Agonistic behavior of the termite *Prorethra canalifrons* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Behavior*, 21:521–534.
- Šobotník, J., Jirošová, A., and Hanus, R. (2010). Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology*, 56(9):1012–1021.
- Thayer, M. K. (2016). *Staphylinidae Latreille, 1802*. In *Coleoptera Beetles*, page 394–442. Beutel, R.G. and Leschen, R.A.B.
- Vander Meer, R. K. and Wojcik, D. P. (1982). Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, 218(4574):806–808.
- Wheeler, W. M. (1910). *Ants: their structure, development and behavior*. Number 9. Columbia University Press.
- Wilson, E. O. et al. (1971). *The insect societies*. Cambridge, Massachusetts, USA, Harvard University Press
- Yamamoto, S., Maruyama, M., and Parker, J. (2017). Evidence from amber for the origins of termitophily. *Current Biology*, 27(16):R792–R794.
- Zilberman, B. (2018). New species and synonymy in the genus *Corotoca* Schiødte, 1853 (Coleoptera, Aleocharinae, Corotocini). *Zootaxa*, 4434(3):547–560.

- Zilberman, B. (2020). Phylogenetic analysis of the genus *Corotoca*, with description of a new genus and species from Brazil (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae). *Insect Systematics & Evolution*, 52(2):201–245.
- Zilberman, B., Pires-Silva, C. M., Moreira, I. E., Pisco, R. M., and Bezerra-Gusmão, M. A. (2019). State of knowledge of viviparity in staphylinidae and the evolutionary significance of this phenomenon in *Corotoca schiødte*, 1853. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 59.

2. INTERAÇÃO ÁCARO – CUPIM: A MORTALIDADE DE CUPINS MEDIA A DENSIDADE DE ÁCAROS?

Pisno, R.M., Ferreira, D.V., Ferla, J.J. & Serrão, J.E. (2023). Mite–termite interaction: does termite mortality mediate mite density? *Insectes Sociaux* 70, 243–249.

2.1 Resumo

Ácaros astigmatídeos termitófilos atingem grandes tamanhos populacionais em colônias de cupins enfraquecidas, mas ainda não está claro se os ácaros são a causa do enfraquecimento da colônia ou se eles se aproveitam disso. Este estudo aborda esta questão avaliando o tamanho da população do ácaro *Australhypopus* sp. em colônias do cupim *Cornitermes cumulans* em laboratório por 15 dias. Testamos se o crescimento da população de ácaros é dependente da mortalidade de cupins, além de fazer observações sobre o ciclo de vida do ácaro e sua relação com o cupim hospedeiro. Nossos resultados sugerem que *Australhypopus* sp. não diminui o tempo médio de vida dos hospedeiros, embora dependam da morte do cupim para completar seu ciclo de desenvolvimento. Esses resultados indicam que a mortalidade de cupins favorece o aumento da população de *Australhypopus* sp., talvez porque esse ácaro se alimenta dos cadáveres dos cupins para completar seu ciclo de vida.

2.2 Introdução

Os ninhos de cupins são locais de reprodução e desenvolvimento para vários organismos associados, os chamados termitófilos (Seevers, 1957) incluindo besouros (Castiblanco et al., 2022; Costa & Vanin, 2010; Pisno et al., 2019), vespas (Hugo et al., 2020), moscas (Cumming, 1996) e ácaros (Eickwort, 1990). Os ambientes estáveis e ricos em recursos dos ninhos de cupins têm sido considerados relevantes para a manutenção de outras espécies (Costa et al., 2009; Korb, 2011).

Os termitófilos geralmente têm características morfológicas (Cunha et al., 2015), químicas (Rosa et al., 2018) ou comportamentais (Moreira et al., 2019) que permitem a coabitação com o cupim hospedeiro, enquanto eles devem passar pelo menos um estágio de desenvolvimento completo dentro de um ninho de cupim

(Seevers, 1957). Portanto, o cupinzeiro é fundamental para a ontogenia desses organismos.

A termitofilia evoluiu independentemente em diferentes grupos de artrópodes (Kistner, 1969; Eickwort, 1990) e espécies termitófilas são mais abundantes nos astigmatídeos do que em outros grupos de ácaros (Eickwort, 1990). Os astigmatídeos passam por um estágio de desenvolvimento conhecido como deutoninfa heteromórfica, caracterizada pela ausência de peças bucais funcionais, e que formam associações foréticas com outros organismos (O'Connor, 1982; Alberti, 2009). Deutoninfas heteromórficas foram relatadas em ninhos de formigas (Campbell et al., 2013), abelhas (Woodring, 1973) e cupins (Phillipsen & Coppel, 1977b). Dados sobre ácaros termitófilos são limitados a relatos de novas espécies encontradas em ninhos de cupins (Phillipsen and Coppel, 1977a, 1978). No entanto, os aspectos ecológicos e comportamentais da associação são ignorados, o que limita o conhecimento sobre os impactos potenciais de uma população de ácaros em colônias de cupins.

A ecologia de ácaros termitófilos astigmatídeos é pouco compreendida (O'Connor, 1982) e discutida como relações comensais (Myles, 2002; Wang et al., 2002) ou parasitárias (Chen et al., 2022; Haifig & Costa-Leonardo, 2008; Phillipsen & Coppel, 1977a). A relação forética é corroborada pelo fato de que os ácaros no estágio de deutoninfa exibem características como a ausência de peças bucais funcionais e um mecanismo de sucção utilizado para aderir ao hospedeiro (O'Connor, 1982).

A ocorrência de grandes populações de ácaros tem sido associada ao enfraquecimento das colônias de cupins, o que sugere um efeito deletério das populações de ácaros sobre os cupins (Baumann & Ferragut, 2019; Chen et al., 2022; Haifig & Costa-Leonardo, 2008; Phillipsen & Coppel, 1977a). Por outro lado, deutoninfas heteromórficas mudam para tritoninfas 24 h após a morte de cupins infectados por fungos entomopatogênicos, o que sugere que o desenvolvimento do ácaro começa após a morte do hospedeiro (Wang et al., 2002). Assim, o aumento da mortalidade de cupins pode resultar no enfraquecimento da colônia antes do aumento da população de ácaros.

O presente estudo revela uma nova espécie de ácaro termitófilo astigmatídeo do gênero *Australhypopus* que coabita em ninhos de cupins *Cornitermes cumulans* (Kollar 1832) (Blattodea; Isoptera: Termitidae). *C. cumulans*

tem distribuição Neotropical no Brasil, Paraguai e Argentina, construindo ninhos de superfície denominados “Murundus” principalmente em pastagens, lavouras e bioma Cerrado, contribuindo assim para a manutenção dos habitats de diversas espécies vegetais e animais (Redford, 1984).

Australhypopus flagellifer Fain, 1984, é a única espécie descrita para o gênero, a partir de deutoninfas encontradas nas fezes de um numbat (Fain and Friend, 1984). No entanto, estudos posteriores revelam que esse gênero está sempre fixado ao hospedeiro como deutoninfas heteromórficas (Eickwort, 1990; Wang et al., 2002). Para a nova espécie aqui estudada, as deutoninfas foram encontradas fixadas aos cupins hospedeiros.

Testamos a hipótese de que a morte dos cupins desencadeia a fase reprodutiva do ácaro e, como consequência, sua população aumenta na colônia. Para testar a hipótese, comparamos o tamanho da população de ácaros e a sobrevivência dos cupins ao longo de 15 dias e avaliamos se as deutoninfas mudam para o estágio adulto (reprodutivo) quando expostos a cupins vivos e mortos. A hipótese é falsa se o aumento do número de ácaros ocorrer antes do declínio na taxa de sobrevivência dos cupins e se o número de ácaros adultos entre os cupins vivos for igual ou maior do que entre os cupins mortos.

2.3 Materiais e métodos

2.3.1 Coleta e manutenção

Fragmentos de seis diferentes ninhos de *C. cumulans* foram coletados na região de Viçosa (20° 45' S 42° 51' W), estado de Minas Gerais, Brasil, entre abril e junho de 2021, transportados para o laboratório e confinados em caixas de plástico transparente (45 × 30 × 36 cm). Tufos de grama e terra ao redor dos ninhos no campo foram coletados e colocados nas caixas, juntamente com os fragmentos de ninhos para serem utilizados como alimento, recursos para reparos de ninhos e para a construção de novas galerias. A água foi fornecida em tubos de ensaio cobertos por bolas de algodão como rolha. Para manter a umidade em condições adequadas para a sobrevivência dos cupins (Ferreira et al., 2019), borrifou-se água a cada 2 dias nas paredes externas dos fragmentos dos ninhos. Para evitar a proliferação de

fungos, a pulverização foi interrompida quando as paredes das caixas apresentavam alta umidade, indicada pela condensação da água borrifada.

A amostragem para contagem de ácaros e teste de sobrevivência foi feita no 1º, 4º, 8º e 15º dias em laboratório. O número de ácaros encontrados no primeiro dia foi considerado uma condição natural no campo, e toda mudança no tamanho da população de ácaros e na sobrevivência dos cupins ao longo dos dias foi considerada um efeito de laboratório, pois toda coleta envolvia a quebra do fragmento do ninho, o que perturbava sua homeostase, aumentando a mortalidade de cupins e enfraquecendo a colônia.

Para determinar se o tamanho da população de ácaros aumentou após o enfraquecimento na colônia de cupins, em laboratório, comparamos o tempo médio até a morte dos cupins nos diferentes dias de amostragem. Além disso, comparamos o tamanho da população de ácaros nos mesmos dias, usando como métrica o número de ácaros por cupim. Para testar se a morte dos cupins fez com que os ácaros mudassem para adultos, comparamos o desenvolvimento dos ácaros na presença de cupins vivos e mortos.

2.3.2 Contagem de ácaros

Para cada dia mencionado, 50 cupins (45 operários e 5 soldados) foram coletados aleatoriamente de cada fragmento de ninho ($n = 6$), e o cálculo da razão operário:soldado foi baseado na proporção natural que ocorre dentro do ninho para esse cupim. Não comparamos o número de ácaros entre as castas. Os cupins foram colocados em uma placa de Petri e imobilizados a -4°C por 24 horas. Em seguida, cada cupim foi analisado individualmente em estereomicroscópio (Leica M 205A) para a contagem de ácaros aderidos ao hospedeiro. O número total de ácaros encontrados para cada indivíduo foi registrado e os cupins com ácaros aderidos ao corpo foram transferidos para etanol 70% para posterior investigação e identificação dos ácaros. Cupins sem ácaros aderidos foram considerados no conjunto de dados como “0 ácaros”. Nos últimos dias do experimento, se uma colônia não tivesse indivíduos suficientes para completar uma amostra, os indivíduos ausentes eram registrados como “N/A”.

2.3.3 Sobrevivência dos cupins

De cada fragmento de ninho ($n = 6$), 20 cupins (18 operários e 2 soldados) foram coletados aleatoriamente para cada dia de amostragem, e a relação operário:soldado seguiu os critérios mencionados acima. Em seguida, os cupins foram colocados em uma arena (placa de Petri de 5,5 cm de diâmetro) com o fundo coberto por um substrato contendo uma mistura de 0,7g de terra das paredes do ninho da colônia testada umedecida com 10 μ L de água. Uma bola de algodão umedecida de 0,15g foi colocada na arena para preservar a umidade. As arenas foram cobertas com filme plástico e mantidas no escuro a 26°C. O número de cupins mortos foi contado a cada 8 horas até que todos morressem.

2.3.4 Desenvolvimento dos ácaros

Ácaros de três colônias foram submetidos a dois tratamentos para avaliar se o desenvolvimento do ácaro depende da morte do hospedeiro. No primeiro tratamento, deutoninfas foram expostas a cupins vivos, enquanto no segundo, deutoninfas foram expostas a cupins mortos.

Para cada tratamento, 36 cupins (30 operários e 6 soldados), de cada fragmento de ninho, com 15 dias de idade em laboratório e com deutoninfas aderidas ao corpo, foram separados em três repetições com 12 indivíduos cada (10 operários e 2 soldados). No tratamento com cupins vivos, os grupos foram colocados em placas de Petri (5,5 cm de diâmetro) e os indivíduos mortos foram retirados a cada 8 h. No tratamento em que os ácaros estiveram em contato com os hospedeiros mortos, os cupins foram mortos por esmagamento do abdômen com auxílio de pinça e transferidos para placas de Petri. Ambos os tratamentos foram mantidos a 26°C no escuro por 24 horas. Em seguida, todas as amostras foram transferidas para um refrigerador a - 4°C por 24 horas, e os ácaros adultos foram contados usando um estereomicroscópio Leica M 205A.

2.3.5 Análises estatísticas

Os dados de contagem de ácaros e sobrevivência do hospedeiro foram analisados usando o sistema de software R, v.3.5.1 (R Core Team et al., 2021) e

Modelos Lineares Generalizados (GLM), seguidos de análise de resíduos para avaliar a adequação do modelo.

O efeito dos dias no laboratório (variável explicativa, eixo x) sobre o número de ácaros por cupim coletado (variável dependente, eixo y) foi analisado para comparar o tamanho da população de ácaros nos cupins ao longo do tempo. Além disso, a identidade das colônias foi considerada no modelo como um fator para reduzir variabilidades inexplicáveis (ex., idade da colônia, dieta na natureza e tamanho do ninho, entre outros). Esses dados foram analisados com distribuição de erro Poisson e análise de contraste foi realizada para avaliar se havia diferenças no número de ácaros de acordo com os dias de coleta nos fragmentos de ninho (Crawley, 2012).

Os dados de cupins coletados a cada dia para o teste de sobrevivência foram submetidos à análise de sobrevivência com distribuição Weibull usando o pacote “survival”, para testar o efeito de dias no laboratório (variável explicativa, eixo x) na porcentagem de sobrevivência de cupins (variável dependente, eixo y). A identidade das colônias foi considerada no modelo pelas mesmas razões acima. Uma análise de contraste foi realizada para determinar se havia diferenças entre as variáveis (Crawley, 2012).

Para testar se os hospedeiros mortos ou vivos (variável explicativa; eixo x) afetam o número de ácaros que mudam para adultos (variável dependente, eixo y), os dados do desenvolvimento dos ácaros foram analisados usando o modelo de distribuição de erros Poisson corrigido usando um modelo quasi-Poisson quando a sobredispersão foi detectada (Crawley, 2012).

2.3.6 Identificação dos ácaros

A identificação do ácaro seguiu O'Connor (2009) e a nova espécie foi diferenciada das demais do gênero pela forma e comprimento das cerdas e solenidia das pernas. Além disso, algumas diferenças nas estruturas ventrais e palposoma foram observadas. Detalhes específicos e comparações serão fornecidos em um estudo posterior descrevendo esta nova espécie.

2.4 Resultados

Houve diferença no tamanho da população de ácaros após a transferência para o laboratório. Após as análises de contraste, não foi observada diferença entre os dias 1, 4 e 8. No entanto, a população de ácaros foi maior no dia 15, em comparação aos outros dias ($\chi^2 = 807.22$; *g.l.* = 1; $P < 0.0001$; Fig. 2.1a). Além disso, o tamanho da população de ácaros diferiu entre as colônias ($\chi^2 = 43.42$; *g.l.* = 5; $p < 0.0001$).

Não foi observada diferença no tempo médio até a morte dos cupins nos dias 0 e 4, que foi de aproximadamente 5000 min. O tempo médio até a morte dos cupins foi similar para os dias 8 e 15 (aproximadamente 3700 min). Contudo, foi observada diferença entre os dias 0 e 4 em comparação com os dias 8 e 15 ($\chi^2 = 43.82$; *g.l.* = 1; $p < 0.0001$; Fig. 2.1b). A sobrevivência das colônias diferiu quando elas foram analisadas como um fator no modelo ($\chi^2 = 37.85$; *g.l.* = 5; $p < 0.0001$).

Apesar do aumento do número de ácaros encontrados aderidos aos cupins no 15º dia, todos eram deutoninfas heteromórficas. Até o dia 8, a cabeça do cupim era a parte do corpo mais frequente para fixação do ácaro (Fig. 2.2b). Em amostras mantidas por 15 dias em laboratório, as deutoninfas estavam aderidas às pernas dos cupins em todos os fragmentos de ninho. No entanto, algumas deutoninfas foram encontrados presas ao abdômen do hospedeiro, mas foram facilmente removidas ou destacadas com manuseio leve.

Ácaros expostos a cupins mortos mudaram para a fase adulta após 24 h, o que não foi observado naqueles expostos a hospedeiros vivos, com diferença entre os tratamentos ($F_{1,16} = 68.8$; $p < 0.0001$; Fig. 2.3). Deutoninfas expostas a cupins mortos mudaram para o estágio de tritoninfa (Fig. 2.2c) em aproximadamente 12 h e foram observadas alimentando-se dos cadáveres dos hospedeiros. Ácaros adultos (Fig. 2.2d) e ovos (Fig. 2.2a) foram encontrados na arena com cupins mortos após 24 h. Os ovos geralmente ficavam agrupados perto das carcaças dos cupins, embora alguns deles fossem encontrados espalhados pela arena.

2.5 Discussão

O presente estudo apresenta novos conhecimentos sobre a biologia e ecologia do ácaro *Australhypopus* sp. e sua relação com o cupim hospedeiro *C.*

cumulans. Além disso, fornece novos conhecimentos sobre o efeito da manipulação na sobrevivência de colônias de cupins em laboratório.

Como esperado, as colônias coletadas na natureza eram diferentes tanto no número de ácaros quanto na sobrevivência. Isso provavelmente se deve a diferenças na saúde, idade da colônia, dieta e outras variáveis incontroláveis, mas a análise comparativa da sobrevivência do cupim revela que o tempo médio até a morte não muda até o 4º dia em laboratório (cerca de 5000 min), que é aproximadamente cinco vezes maior, em comparação com um estudo anterior com *C. cumulans* na mesma região (Carvalho et al., 2018). Tal diferença sugere que as colônias aqui avaliadas eram saudáveis e que as condições ambientais fornecidas (por exemplo, substrato, umidade e temperatura) podem ter aumentado a sobrevivência dos cupins.

Colônias de cupins mantidas em laboratório por longos períodos apresentam altas densidades de população de ácaros (Hafig & Costa-Leonardo, 2008; Myles, 2002; Phillipsen & Coppel, 1977a; Wang et al., 2002), enquanto nas recém coletadas os ácaros estão ausentes ou ocorrem em baixa densidade (Chen et al., 2022). No presente estudo, as colônias de cupins apresentaram baixa densidade populacional de ácaros nos primeiros dias após a coleta em campo, densidade esta que aumentou em laboratório, de acordo com o enfraquecimento da colônia. O aumento da população de ácaros após alta mortalidade de cupins indica que o desenvolvimento do ácaro depende da morte do hospedeiro, o que foi suportado pelos ácaros que permaneceram no estágio deutoninfa quando expostos apenas a hospedeiros vivos.

Os cupins não removem os cadáveres do ninho; em vez disso, eles podem comê-los ou enterrá-los e evitar os locais onde foram enterrados (López-Riquelme et al., 2013). *C. cumulans* é capaz de identificar rapidamente cadáveres exibindo repertório comportamental complexo, incluindo enterrar, comer, limpar e ignorar os cupins mortos (Silva & Costa-Leonardo, 2018). Portanto, o rápido desenvolvimento dos ácaros após a morte do cupim pode ser uma adaptação. Os deutoninfas astigmatídeos retardam o desenvolvimento e esperam por condições favoráveis (Cutcher & Woodring, 1969; Kuo & Nesbitt, 1970), que podem ser a carcaça do cupim como recurso alimentar. No entanto, o mecanismo fisiológico que desencadeia a muda do ácaro após a morte do hospedeiro permanece desconhecido.

A fragilidade das colônias de cupins pode ser devida à alta mortalidade induzida pelo estresse. No cupim inquilino *Inquilinitermes microcerus* (Blattodea: Isoptera: Termitidae), o estresse causado pela exposição ao hospedeiro em laboratório reduz sua sobrevivência (Cruz et al., 2018). Em outros cupins, a exposição a ambientes abertos pode causar estresse (Williams, 1959). Portanto, pode-se sugerir que outros estresses causados pelas manipulações aqui realizadas, como a quebra periódica do ninho para retirada de indivíduos, podem ter um efeito semelhante na sobrevivência dos cupins.

Nossos achados sugerem que a remoção de um fragmento de ninho de seu ambiente natural pode causar estresse na colônia, e os distúrbios subsequentes para a coleta de insetos podem reduzir a sobrevivência de cupins, causando também fraqueza da colônia e aumento da população de ácaros, conforme relatado em outros cupins (Baumann & Ferragut, 2019; Chen et al., 2022; Haifig & Costa-Leonardo, 2008; Myles, 2002; Phillipsen & Coppel, 1977b; Wang et al., 2002). Assim, estudos realizados nos primeiros dias após a coleta dos ninhos no campo podem ser mais realistas e revelar a população natural de ácaros na colônia. Todas as análises subsequentes devem levar em consideração o estresse imposto pelas condições de laboratório.

Os ácaros *Australhypopus* e *Acotyledon* são abundantes em colônias de cupins enfraquecidas (Wang et al., 2002). Assim, a população de ácaros nas amostras aqui analisadas no dia da coleta do ninho, que representa as condições naturais de colônias saudáveis, é menor do que aquelas obtidas após 15 dias de manipulação em laboratório, que são colônias fracas. Isso sugere que a fraqueza da colônia precede o aumento da população de ácaros. Assim, os ácaros podem ser usados como indicadores da saúde da colônia. No entanto, não encontramos populações de ácaros em campo comparáveis às obtidas em laboratório, e o uso dos ácaros como indicadores de saúde da colônia precisa de uma avaliação mais aprofundada.

A falta de evidência de que *Australhypopus* sp. é prejudicial ao cupim hospedeiro pode apoiar a hipótese de Myles (Myles, 2002) de que os ácaros são benéficos por fornecer serviços higiênicos à colônia. Uma vez que o ácaro atinge o estágio reprodutivo após 24h alimentando-se de cadáveres de cupins, o crescimento de fungos e bactérias perigosos na colônia de cupins pode ser reduzido.

2.6 Figuras

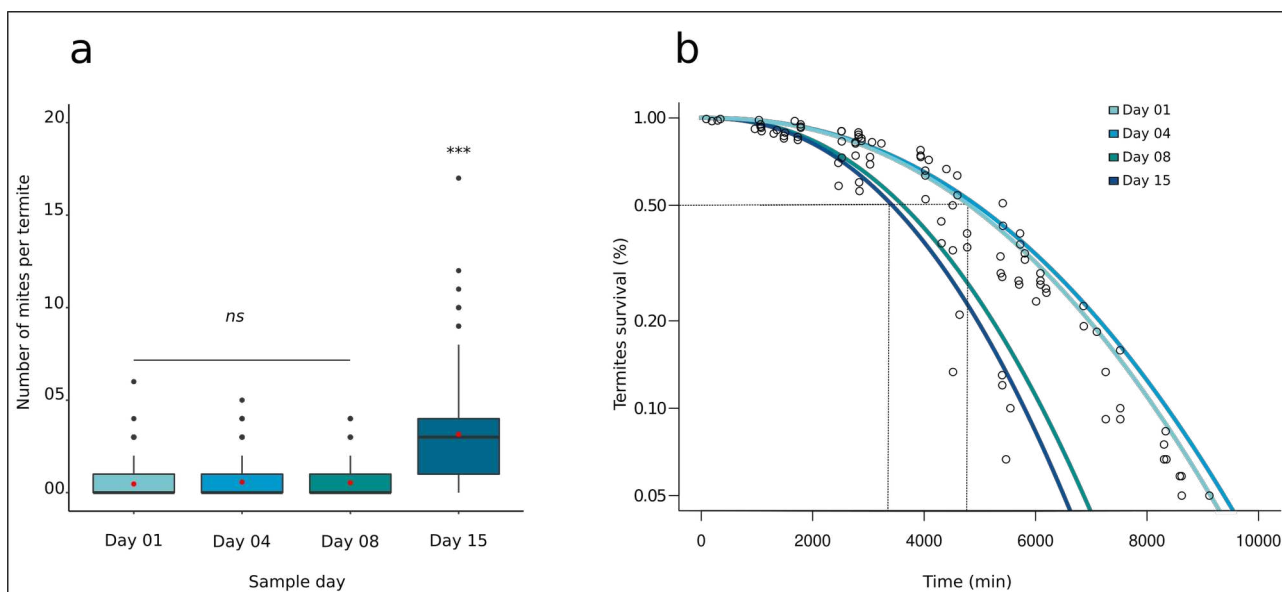


Figura 2.1: **a** Número de ácaros aderidos aos indivíduos de cupim ($n = 1044$) após a transferência dos ninhos para o laboratório em dias diferentes (os pontos vermelhos indicam a média de ácaros por cupim no dia da amostragem); ns valores não significativos; ***, corresponde a uma diferença significativa; **b** Sobrevivência de *C. cumulans* ($n = 398$) após a transferência dos fragmentos de ninhos do campo para o laboratório (as linhas pontilhadas indicam o tempo médio até a morte); as curvas de 1 e 4 dias diferem daquelas de 8 e 15 dias.

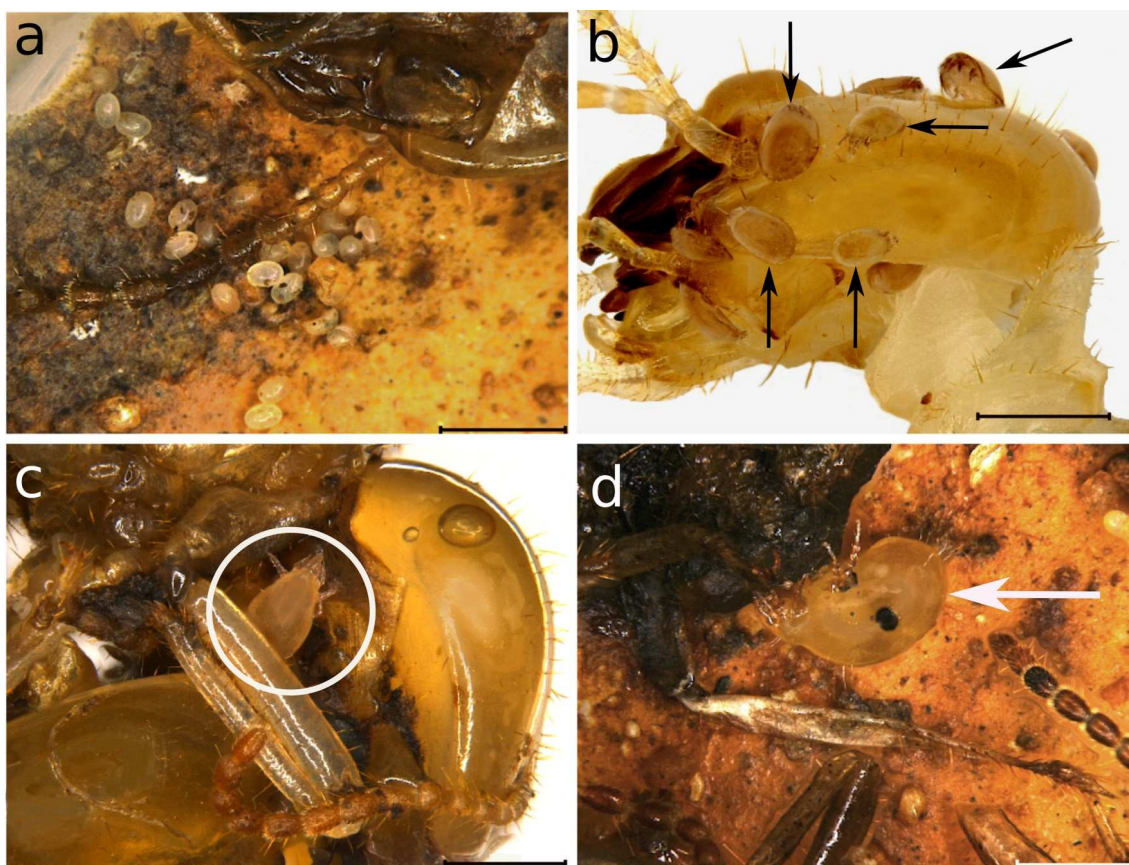


Figura 2.2: **a** aglomerado de ovos ao lado de uma carcaça de cupim; **b** deutoninfas heteromórficas (setas pretas) de diferentes tamanhos presas à cabeça do cupim hospedeiro; **c** uma tritoninfa (círculo branco) alimentando-se de um cadáver de cupim; **d** um ácaro adulto (seta branca); barras de escala 500µm

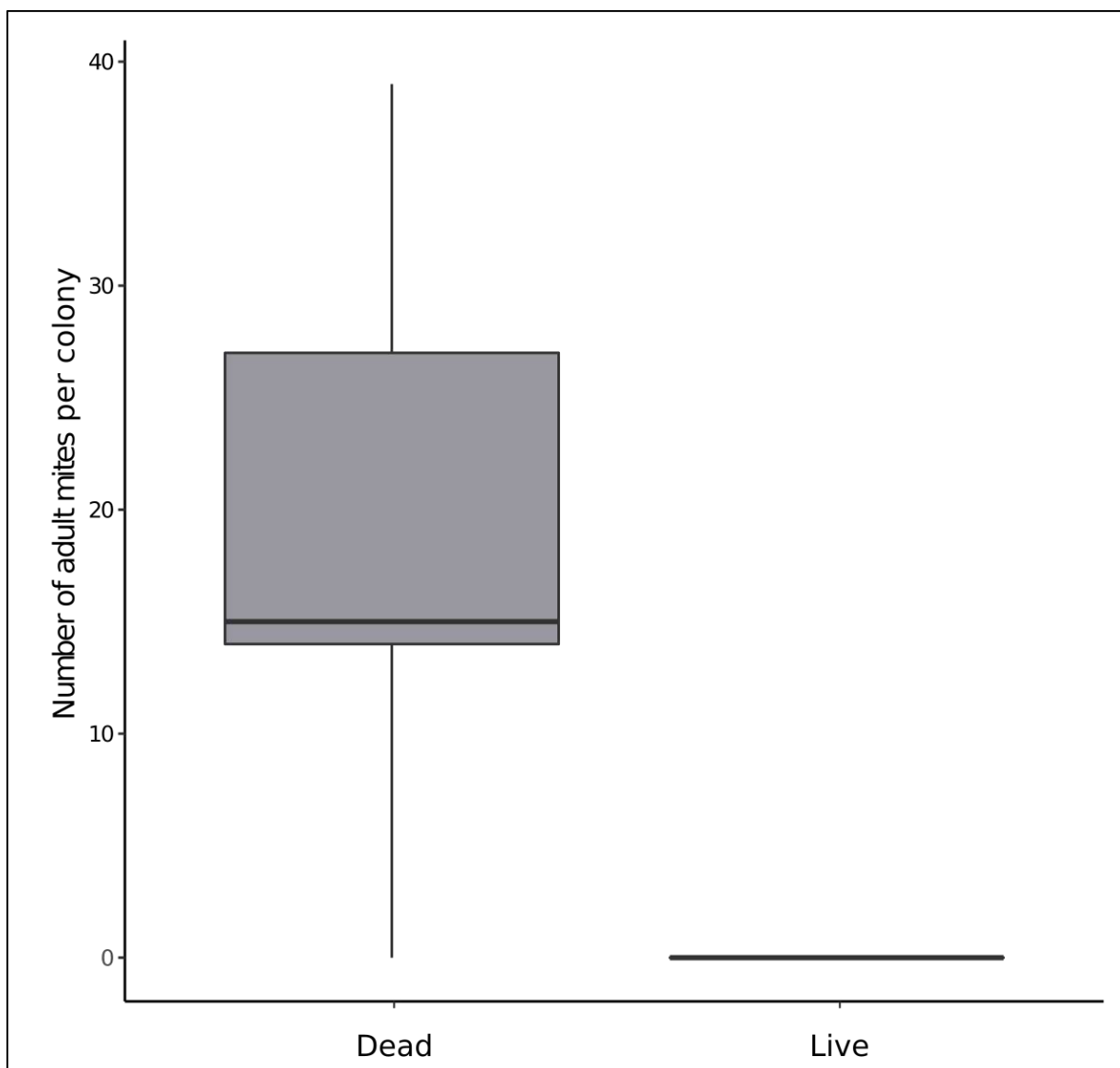


Figura 2.3: Comparação do número de ácaros adultos encontrados entre hospedeiros mortos e vivos após 24h.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baumann, J., & Ferragut, F. (2019). Description and observations on morphology and biology of *Imparipes clementis* sp. nov., a new termite associated scutacarid mite species (Acari, Heterostigmatina: Scutacaridae Insecta, Isoptera: Rhinotermitidae). *Systematic and Applied Acarology*, 24(2), 303. <https://doi.org/10.11158/saa.24.2.12>
- Becker, G. (1969). *Rearing of termites and testing methods used in the laboratory*

- (K.Krishna & F. M. Weesner (eds.); pp. 351–385). Academic Press New York and London.
- Campbell, K. U., Klompen, H., & Crist, T. O. (2012). The diversity and host specificity of mites associated with ants: the roles of ecological and life history traits of ant hosts. *Insectes Sociaux*, 60(1), 31–41. <https://doi.org/10.1007/s00040-012-0262-6>
- Castiblanco, J., Lima, B. S. A., de Carvalho, Y. C., Clemente, L. O., Pisco, R. M., & DeSouza, O. (2022). Mate finding in a mimetic termitophile amidst its host termites. *Ethology*, 128(3), 223–231. <https://doi.org/10.1111/eth.13259>
- Chen, Y., Zhang, L., Zhang, S., Liu, B., Zeng, W., & Li, Z. (2022). The mite *Acarus farris* inducing defensive behaviors and reducing fitness of termite *Coptotermes formosanus*: implications for phoresy as a precursor to parasitism. *BMC Ecology and Evolution*, 22(1). <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02036-3>
- Costa, C., & Vanin, S. A. (2010). Coleoptera Larval Fauna Associated with Termite Nests (Isoptera) with Emphasis on the Bioluminescent Termite Nests from Central Brazil. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2010, 1–12. <https://doi.org/10.1155/2010/723947>
- Costa, D. A., de Carvalho, R. A., de Lima Filho, G. F., & Brandão, D. (2009). Inquilines and Invertebrate Fauna Associated With Termite Nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology*, 53(2B), 443–453.
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Cruz, J. S., Cristaldo, P. F., Sacramento, J. J. M., da Rocha Cruz, M. L., Ferreira, D. V., & Araujo, A. P. A. (2018). Survivorship and walking behavior of *Inquilinitermes*

- microcerus* (Termitidae: Termitinae) in contact with host workers and walls from host nest. *Sociobiology*, 65(1), 31–37.
- Cumming, M. S. (1996). Behavioural and ecological aspects of nuptial flights of the termitophilous phorids *Termitophilomyia zimbraunsi* and *Mesopathusa modesta* (Diptera: Phoridae) in Zimbabwe. *Journal of Zoology*, 239(4), 675–690. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05470.x>
- Cutcher, J. J., & Woodring, J. P. (1969). Environmental Regulation of Hypopialapolysis of the Mite, *Caloglyphus boharti*. *J. Insect Physiol*, 15, 2045–2057.
- da Cunha, H. F., Lima, J. S., de Souza, L. F., dos Santos, L. G. A., & Nabout, J. C. (2015). No morphometric distinction between the host *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri)(Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae) and its obligatory termitophile *Corotoca melantho* Schiødte (Coleoptera: Staphylinidae). *Sociobiology*, 62(1), 65–69.
- de Carvalho, Y. C., Clemente, L. O., Guimarães, M. P., & DeSouza, O. (2018). Suitable light regimes for filming termites in laboratory bioassays. *Sociobiology*, 65(1), 108–111.
- da Silva, L. H. B., & Costa-Leonardo, A. M. (2018). Behavioural repertoire of termites in corpse management: A comparison between one-piece and multiple-pieces nesting termite species. *Behavioural processes*, 157, 431–437.
- Eickwort, G. C. (1990). Associations of mites with social insects. *Annual Review of Entomology*. 35, 469–488.
- Fain, A., & Friend, J. A. (1984). Two new acarid hypopi (Acari, Astigmata) from the faeces of the numbat, *Myrmecobius fasciatus* Waterhouse (Marsupialia,

- Myrmecobiidae). *Rec. West. Aust. Mus.* 11(2), 101-108.
- Ferreira, D. V, Cruz, J. S., Sacramento, J. J. M., Rocha, M. L. C., Cristaldo, P. F., & Araújo, A. P. A. (2019). Effect of temperature and substrate moisture on group survival of *Constrictotermes* sp. (Isoptera: Termitidae) under laboratory conditions. *Revista Brasileira de Entomologia*, 63(1), 9–11. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2018.12.004>
- Haifig, I., & Costa-Leonardo, A. M. (2008). Record of mimetism between mites and eggs of the neotropical termite *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 251–256.
- Hugo, H., Hermes, M. G., Garcete-Barrett, B. R., & Couzin, I. D. (2020). First evidence of wasp brood development inside active nests of a termite with the description of a previously unknown potter wasp species. *Ecology and Evolution*, 10(23), 12663–12674. <https://doi.org/10.1002/ece3.6872>
- Kistner, D. H. (1969). *Biology of Termitophiles* (K. Krishna & F. M. Weesner (eds.); pp. 525–557). Academic Press NewYork and London.
- Korb, J. (2011). *Termite Mound Architecture, from Function to Construction* (D. E. Bignell, Y. Roisin, & N. Lo (eds.); pp. 349–373). Springer Dordrecht Heidelberg London New York.
- Krantz, G.W. & Walter, D.E. (2009) *A manual of acarology*. Third Edition. USA, Texas Tech University Press, 807 pp
- Kuo, J. S., & Nesbitt, H. H. J. (1970). Termination of the hypopial stage in *Caloglyphus mycophagus* (Mégnin) (Acarina: Acaridae). *Canadian Journal of Zoology*, 48, 529–537.

- Lindquist, E. E. (1975). Associations Between Mites And Other Arthropods In Forest Floor Habitats. *The Canadian Entomologist*, 107(4), 425–437.
<https://doi.org/10.4039/ent107425-4>
- Moreira, I. E., Pires-Silva, C. M., Ribeiro, K. G., Zilberman, B., & Bezerra-Gusmão, M. A. (2019). Run to the nest: A parody on the Iron Maiden song by *Corotoca* spp.(Coleoptera, Staphylinidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 59.
- Myles, T. G. (2002). Observations on Mites (Acari) Associated with the Eastern Subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 39(2), 277–280.
- O'Connor, B. M. (1982). Evolutionary Ecology of Astigmatid Mites. *Annual Review of Entomology*, 27(1), 385–409.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.27.010182.002125>
- O'Connor, B. M. (2009). Cohort astigmatina. In: A manual of acarology, 3, pp.: 565–657.
- Philipsen, W. J., & Coppel, H. C. (1977). *Histiostoma formosana* sp.n. associated with the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki, (Acarina: Anoetidae-Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50(4), 496–502.
- Phillipsen, W. J., & Coppel, H. C. (1977). *Acotyledon formosani* sp. n. Associated with the Formosan Subterranean Termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Acarina: Acaridae-Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50(3), 399–409.
- Phillipsen, W. J., & Coppel, H. C. (1978). *Uroobovella formosana* Sp. N. Associated with the Formosan Subterranean Termite, *Coptotermes Formosanus* Shiraki

(Acarina: Uropodidae: Isoptera: Rhinotermitidae. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51(1), 22–27.

3. AUSÊNCIA DE AGRESSIVIDADE DE *CONstrictOTERMES CYPHERGASTER* CONTRA *TERMITOCOLA SILVESTRI*: A MORFOLOGIA LIMULÓIDE É PROTETORA EM TERMITÓFILOS?

3.1 Resumo

Besouros Staphylinidae evoluíram características morfológicas exclusivas ao convívio com insetos sociais que podem indicar o tipo de relação ecológica que estes animais têm com seus hospedeiros. A morfologia limulóide apresentada por termitófilos e mirmecófilos é considerada uma adaptação protetora contra ataques dos hospedeiros. Contudo, os dados que suportam esta hipótese são baseados no comportamento de mirmecófilos, com poucos dados sobre o comportamento de termitófilos. Este estudo avaliou a relação entre o termitófilo limulóide *Termitocola silvestri* (Staphylinidae) e seu hospedeiro, *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae), analisando o comportamento e a sobrevivência de termitófilos e hospedeiros na presença e na ausência do heteroespecífico. Os resultados revelam que o termitófilo procura constantemente o contato com o hospedeiro, que não mostra agressividade, embora tenha demonstrado maior comportamento de busca na presença do termitófilo. A ausência do hospedeiro diminui sobrevivência de *T. silvestri*, que não prejudica a sobrevivência de *C. cyphergaster*, indicando relação comensal entre os insetos.

3.2 Introdução

Termitofilia é um tipo de simbiose entre uma espécie de cupim e outro animal, que se estabelece dentro do ninho hospedeiro por ao menos um estágio completo do seu desenvolvimento (Seevers, 1957; Kistner, 1969). Essa simbiose é comum em Aleocharinae (Coleoptera) com registro de termitofilia evidenciada no período Cretácio (~99 ma) (Cai et al., 2017; Yamamoto et al., 2017).

A associação entre cupins e termitófilos geralmente envolve algum tipo de especialização morfológica que pode indicar o tipo de relação ecológica. Alguns termitófilos tem corpos fisogástricos e possivelmente miméticos aos cupins (Cunha et al., 2015). A fisogastria é o alargamento das partes membranosas do abdômen, que em termitófilos, ocorre devido a viviparidade (Pisno et al., 2019; Zilberman et al.,

2019), ou desenvolvimento de glândulas que produzem substâncias aprazíveis aos cupins (Kistner & Pasteels, 1969; Pasteels, 1969). Isso permite uma relação mutualística, onde o termitófilo recebe abrigo (Pisno et al., 2019) e alimento fornecido pelo hospedeiro através de trofalaxia (Kistner, 1969). Por outro lado, a morfologia limulóide, que consiste de corpo com parte anterior ampla, a parte posterior estreita e achatamento dorsoventral (Seevers, 1957) é, geralmente, vista como uma proteção contra agressões dos hospedeiros (Kistner, 1979). Neste caso, é sugerida uma relação de parasitismo (Yamamoto et al., 2016), com o termitófilo explorando algum recurso da colônia, enquanto o hospedeiro é incapaz de expulsá-lo devido a proteção oferecida pelo corpo limulóide (Kistner, 1979).

Embora a morfologia limulóide indique uma função protetora, registros de cupins agredindo esses termitófilos são raros e a hipótese de proteção está associada com mirmecófilos limulóides (Kistner, 1979) e dados pontuais de termitófilos se esquivando quando em contato com os hospedeiros (Kistner, 1969, 1973, 1979; Kistner & Jacobson, 1976). Contudo, estudos comportamentais com termitófilos limulóides sugerem uma interação não conturbada entre os insetos. Grassé and Poisson (1940) observaram *Termitogerrus lepidulus* (Staphylinidae) realizando grooming em seus hospedeiros. Howard (1976) observou grooming recíproco entre o termitófilo *Trichopsenius frosti* (Staphylinidae) e seu hospedeiro, *Reticulitermes flavipes*. Os Staphylinidae termitófilos *Trichopsenius tlepressus*, *Xenistusa hexagonalis* e *Philoterme howarcli* realizam grooming e trofalaxia com o hospedeiro, *Reticulitermes virginicus* (Howard, 1978). *Trichopsenius frosti* se agregam sobre o abdômen fisogástrico das rainhas de *R. flavipes* para acasalarem (Howard, 1979). Portanto, esses estudos indicam que a morfologia limulóide pode não ser um indicador da necessidade de proteção contra agressões dos hospedeiros.

Estudos comportamentais com termitófilos limulóides são escassos seja pela dificuldade de encontrar esses animais em quantidades que permitam a experimentação (Kistner, 1969), ou pela dificuldade de mantê-los vivos fora da colônia hospedeira (Howard, 1979). Assim, o conhecimento sobre o comportamento desses insetos é baseado em observações superficiais e na analogia com o comportamento de mirmecófilos, perpetuando abertas questões como: Por que a morfologia limulóide permanece como uma especialização à termitofilia? Como a interação entre hospedeiros e termitófilos limulóides ocorre? Em qual tipo de relação

ecológica eles se envolvem? Para responder essas questões, este estudo realizou uma análise detalhada do comportamento e da sobrevivência do termitófilo limulóide *Termitocola silvestri* (Wasman, 1902) (Coleoptera; Staphylinidae; Aleocharinae) e de seu hospedeiro, *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Blattodea; Isoptera; Termitidae).

Termitocola silvestri é um termitófilo limulóide, encontrado exclusivamente em ninhos do cupim *C. cyphergaster*. Esse hospedeiro ocorre em áreas do Cerrado e da Caatinga, no Brasil, e podem abrigar outras quatro espécies termitófilas monoxenas do gênero *Corotoca* Shødte, 1853 (Coleoptera; Staphylinidae; Aleocharinae) e uma do gênero *Spirachtha* Shødte, 1853 (Coleoptera; Staphylinidae; Aleocharinae) (Seevers, 1957).

Este estudo avaliou a sobrevivência e o comportamento de *T. silvestri* e de *C. cyphergaster* partindo da hipótese (i) de que o termitófilo é um parasita social, explorando a colônia hospedeira e usando sua morfologia limulóide para proteção contra ataques do hospedeiro. Alternativamente, são propostas as hipóteses (ii) de que a relação entre termitófilo e hospedeiro é mutualista, com interações positivas como grooming e trofalaxia, e (iii) de que a relação entre termitófilo e hospedeiro é comensal, com o termitófilo explorando algum recurso da colônia, mas não sendo atacado pelos hospedeiros. Se (i) for verdadeira, a presença do termitófilo causa prejuízo para a sobrevivência do hospedeiro, que responde com hostilidade contra o termitófilo; se (ii) for verdadeira, a ausência do heteroespecífico causa prejuízo para a sobrevivência de ambos, com busca constante de interações; e se (iii) for verdadeira, a ausência do hospedeiro causa prejuízo para a sobrevivência do termitófilo, com resposta comportamental indiferente por parte dos hospedeiros.

3.3 Materiais e métodos

3.3.1 Coleta e manutenção dos ninhos

Seis ninhos de *C. cyphergaster* contendo o termitófilo *T. silvestri* foram coletados no bioma Cerrado na EMBRAPA Milho & Sorgo, Sete Lagoas (19° 27'S, 44 14'W, 700-900 m a.s.l.), estado de Minas Gerais, Brasil, em setembro de 2021, com clima seco de inverno.

Os ninhos foram transportados para o Laboratório de Termitologia da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, e armazenados em caixas plásticas transparentes (45 x 30 x 36 cm) e mantidos a $23,8 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$ e umidade relativa de $71 \pm 6\%$. Água foi fornecida em tubos de ensaio (15mL) fechados com uma bola de algodão e papel filtro umedecido foi colocado nas caixas como alimento.

3.3.2 Ensaio comportamentais

Para determinar se a presença de *T. silvestri* altera o comportamento de *C. cyphergaster*, 46 cupins (36 operários e 10 soldados) e dois termitófilos de cada colônia ($n = 6$) foram coletados e divididos em dois tratamentos com 23 indivíduos (18 operários, 5 soldados) por colônia. A proporção de operários para soldado foi adequada para maximizar as interações entre os indivíduos (Miramontes and DeSouza, 1996). Os cupins foram colocados em arenas formadas por placas de Petri (5,5 cm de diâmetro) contendo papel filtro umedecido com 1mL de água no fundo, juntamente com um *T. silvestri* no experimento e sozinhos no controle. Antes dos ensaios, os insetos tiveram pelo menos 1 hora para se aclimatar na arena em condições de 24°C , $79,7 \pm 4,6\%$ de umidade relativa e luz natural. O procedimento descrito acima foi repetido para *T. silvestri*, mas devido ao baixo número de termitófilos encontrados, apenas um indivíduo de cada colônia foi testado para cada tratamento.

Cada ensaio foi gravado em vídeo por 7min. com câmera de vídeo digital SONY HDR-CX405TM configurada para gravar 30 quadros por segundo em Full HD (1920 x 1080 60p) armazenada em arquivo MTS com formato Advanced Video Coding High Definition (AVCHD), com taxa de amostragem de 48 kHz, com resolução de 16 bits. As gravações de vídeo foram analisadas com o software Boris (Friard & Gamba, 2016). O repertório comportamental de cupins e termitófilos foi avaliado e aqueles que não se repetiram foram removidos da análise. As respostas comportamentais de cupins e termitófilos foram analisadas por 3 min para cada arena, e os dados foram usados para a construção dos etogramas.

3.3.3 Análise de sobrevivência

De cada ninho ($n = 6$), 46 cupins (36 operários e 10 soldados) e dois termitófilos foram coletados aleatoriamente e divididos em dois tratamentos seguindo os mesmos protocolos para os ensaios comportamentais descritos acima. As arenas foram cobertas com filme plástico e mantidas a 26°C na ausência de luz. O número de cupins e termitófilos mortos foi avaliado a cada 8 h até que todos morressem.

3.3.4 Análises estatísticas

Os dados dos ensaios comportamentais e de sobrevivência foram analisados com o software R v.3.5.1 (R Core Team et al., 2021), usando Modelos Lineares Generalizados (GLM), seguido de análise de resíduos para avaliar a adequação do modelo.

As respostas comportamentais de cupins e termitófilos foram representadas como etogramas simplificados baseados em transições comportamentais de primeira ordem. Para testar se as transições comportamentais de cupins e termitófilos eram independentes da presença heteroespecífica, as frequências das transições comportamentais de cupins e termitófilos no controle foram contrastadas com a transição comportamental de cada espécie exposta ao seu heteroespecífico usando o teste χ^2 em tabelas de contingenciamento (χ^2 de Spermán).

O efeito do tempo na presença e na ausência do heteroespecífico (variáveis explicativas, eixo x) sobre a sobrevivência de cupins e termitófilos (variável dependente, eixo y) foi submetido à análise de sobrevivência com distribuição Weibull usando o pacote “survival” (Crawley, 2012).

3.4 Resultados

Os cupins exibiram um total de seis comportamentos detalhados na Tabela 3.1, sem agressividade contra os termitófilos, enquanto termitófilos apresentaram sete comportamentos distintos (Tabela 3.2), dos quais cinco foram utilizados nas análises, uma vez que os comportamentos de vibração e ataque (Video Mat. suplementar) não se repetiram.

A transição de comportamento dos cupins na presença do termitófilo foi diferente em relação ao controle ($\chi^2 = 143.65$, $g.l. = 25$, $p < 0.0001$, Fig. 3.1), incluindo antenação e caminhada na presença do termitófilo (49%, Fig. 3.1). Grooming, resting e antenação na ausência do heteroespecífico (44%, Fig. 3.1). A transição de comportamento dos termitófilos também foi diferente na ausência e presença dos hospedeiros ($\chi^2 = 51.34$, $g.l. = 15$, $p < 0.0001$, Fig. 3.2), transitando entre descanso próximo aos hospedeiros e elevação do abdômen na presença do heteroespecífico (53%, Fig. 3.2), e entre caminhada e descanso quando sozinhos (50%, Fig. 3.2).

A sobrevivência dos cupins foi semelhante entre os tratamentos ($\chi^2 = 2.99$, $g.l. = 1$, $p = 0.08$, Fig. 3.3a). Entretanto, a sobrevivência dos termitófilos foi menor na ausência do hospedeiro ($\chi^2 = 14.0$, $g.l. = 1$, $p < 0.005$, Fig. 3.3b).

3.5 Discussão

A morfologia limulóide em termitófilos é considerada uma forma de proteção contra os ataques dos hospedeiros (Kistner, 1969). Contudo, esta hipótese é confrontada por dados que mostram interações positivas entre os insetos (Howard, 1976, 1978, 1979). Neste estudo foi possível observar maior transição entre caminhada e antenação nos cupins na presença do termitófilo. Tal comportamento é associado à busca (Mizumoto & Dobata, 2019) e pode indicar que os cupins detectam a presença do termitófilo, sugerindo que os mecanismos de camuflagem de *T. silvestri* (se existentes) podem ser diferentes daqueles utilizados por outros termitófilos, como os que produzem os hidrocarbonetos cuticulares semelhantes aos dos hospedeiros (Howard et al., 1980), ou os que possuem insignificância química (Rosa et al., 2018).

A ausência de agressividade de *C. cyphergaster* para com *T. silvestri* é similar ao reportado para outros termitófilos limulóides (Grassé & Poisson, 1940; Howard, 1976, 1978, 1979) contrariando a hipótese de que tais animais são frequentemente agredidos nas colônias hospedeiras. Por outro lado, a observação de um termitófilo atacando um cupim operário, mordendo agressivamente seu abdômen, sem resposta por parte dos cupins mostra que os termitófilos podem ser agressivos com seus hospedeiros. Esse comportamento também foi relatado para o

Aleocharinae *Perinthus dudleyanus* (Kistner, 2004), indicando indiferença por parte dos hospedeiros.

Os termitófilos exibiram busca constante por contato com o hospedeiro. Na presença do hospedeiro, o termitófilo transita, majoritariamente, entre o descanso próximo aos hospedeiros e o levantamento o abdômen, o que geralmente ocorre quando um cupim toca o besouro pela parte posterior. Na ausência do hospedeiro, o termitófilo transita entre a caminhada e descanso, provavelmente em busca de contato com um indivíduo.

T. silvestri realiza um movimento vibratório semelhante ao “jerking” feito pelos cupins. Embora este evento tenha ocorrido apenas uma vez, comportamento semelhante foi observado para os termitófilos *Termitogaster emersoni* (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) (Emerson, 1928) e *Catalina elegans* (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) (Pasteels, 1969), realizando este tipo de vibração e logo recebendo grooming dos hospedeiros. Entretanto, o movimento vibratório realizado por *T. silvestri* não promoveu nenhuma interação com o hospedeiro.

O comportamento de levantar o abdômen pode ser seguido de um movimento circular e contínuo, com o topo do abdômen sempre voltado para o dorso do termitófilo, que aqui denominamos washing. Tal movimento pode estar associado à liberação de alguma substância da glândula de defesa presente na maioria dos Staphylinidae (Newton et al., 2001), que geralmente apresentam modificações em termitófilos (Pasteels, 1969) e em *T. silvestri* pode ser usada como camuflagem, pois esse comportamento não causa repelência ou atração do hospedeiro. Entretanto, serão necessários mais estudos para confirmar se este comportamento envolve dispersão de substâncias químicas.

A evitação observada em termitófilos limulóides (Kistner, 1969, 1973, 1979; Kistner & Jacobson, 1976) só ocorreu quando o termitófilo foi surpreendido lateralmente, ou posteriormente por um cupim em rota de colisão, provavelmente como resposta para evitar o pisoteamento e não uma agressão. Nas vezes que isso ocorre, o termitófilo permanece em movimento até encontrar segurança próximo a cupins em descanso.

A busca de *T. silvestri* por contato com o hospedeiro pode estar associada a alguma necessidade alimentar. Grassé & Poisson (1940) observaram o termitófilo *Termitogerrus lepidulus* (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) realizando grooming em seus hospedeiros, *Macrotermes natalensis*, provavelmente para se

alimentarem de detritos oriundos dos jardins de fungos cultivados pelos cupins. Comportamento semelhante foi observado em *Trichopsenius frosti* (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae), realizando grooming no segmento terminal do abdômen de seu hospedeiro, *Reticulitermes flavipes*, logo após um cupim ter solicitado trofalaxia proctodeal (Howard, 1976).

Neste estudo foi comum observar *T. silvestri* se posicionando abaixo dos hospedeiros durante eventos de trofalaxia. Contudo, devido ao fato de estar encoberto pelo cupim, não foi possível determinar se durante este comportamento o termitófilo também se alimenta. A permanência do termitófilo sob o hospedeiro pode ser um indicativo de que a morfologia dorso-ventralmente achatada, exclusiva de termitófilos limulóides (Seevers, 1957) pode estar associada com o deslocamento desses animais nas galerias dos ninhos, mais do que com a proteção, como sugerido por Kistner (2004).

A hipótese de que *T. silvestri* necessita de *C. cyphergaster* para se alimentar é reforçada pela baixa sobrevivência do termitófilo na ausência do hospedeiro. Como as condições ambientais eram as mesmas na presença e ausência do hospedeiro, a ausência do último resulta em prejuízo à sobrevivência do termitófilo, indicando que os cupins representam um recurso nutricional para *T. silvestri*. Embora outros fatores como a facilitação social não possam ser descartados, pois afetam a sobrevivência de espécies que vivem em comunidade (DeSouza et al., 2001).

Uma vez que não há agressividade dos cupins contra o termitófilo e a sobrevivência dos hospedeiros não é afetada pela presença do termitófilo, é plausível sugerir que a presença de *T. silvestri* não causa prejuízo para *C. cyphergaster*, indicando relacionamento comensal. Assim, a hipótese de que a morfologia limulóide do termitófilo tem função na proteção contra ataques dos hospedeiros deve ser revista.

O presente estudo fornece a primeira descrição de comportamentos em *T. silvestri*, além de fornecer novos conhecimentos sobre sua relação com *C. cyphergaster*. Tais resultados podem nos ajudar a compreender o relacionamento entre termitófilos limulóides e seus hospedeiros.

3.6 Tabelas

Comportamento	Descrição
Antenação	O cupim move constantemente a antena em uma direção fixa (ex. um outro cupim) por mais de 1 s.
Grooming	O cupim inicia uma limpeza em si próprio ou em um companheiro
Descanso	O cupim cessa suas atividades e começa a descansar
Trofalaxia	O cupim troca alimento com um companheiro através de trofalaxia (proctodeal ou estomodeal). Apenas para contatos boca-a-boca ou boca-a-ânus com duração superior a 2 s.
Vibração	O cupim realiza vibração (drum or jerking)
Caminhada	O cupim se move pela arena

Tabela 3.1: Lista com todos os comportamentos observados para *Constrictotermes cyphergaster* na presença do termitófilo *Termitocola silvestri*.

Comportamento	Descrição
Ataque	O termitófilo morde agressivamente o hospedeiro
Descanso	O termitófilo cessa suas atividades e descansa longe do hospedeiro
Descanso próximo	O termitófilo cessa suas atividades e começa a descansar próximo ao hospedeiro a uma distância menor que o comprimento de uma antena
Levantar o abdômen	O termitófilo move o topo do abdômen para cima
Vibração	O termitófilo realiza vibração (drum or jerking)
Caminhada	O termitófilo se move pela arena
Washing	O termitófilo move o topo do abdômem para o dorso fazendo um movimento circular ao longo do corpo

Table 3.2: Lista com todos os comportamentos observados para *Termitocola silvestri* na presença do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster*.

3.7 Figuras

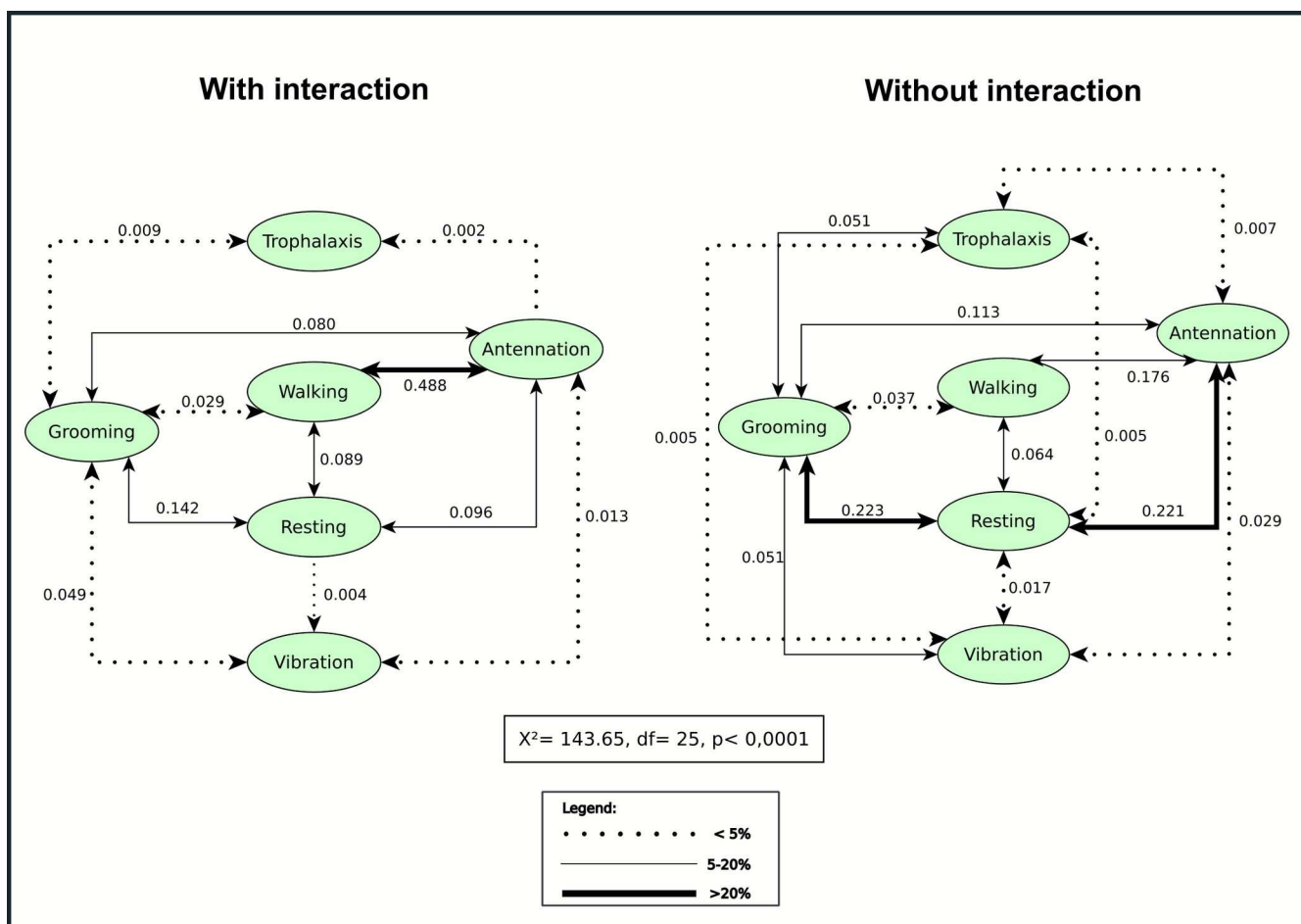


Figura 3.1: Um diagrama de transição do comportamento do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster* na presença e ausência do termitófilo *Termitocola silvestri*. Os valores nas linhas representam a proporção de transições entre os comportamentos.

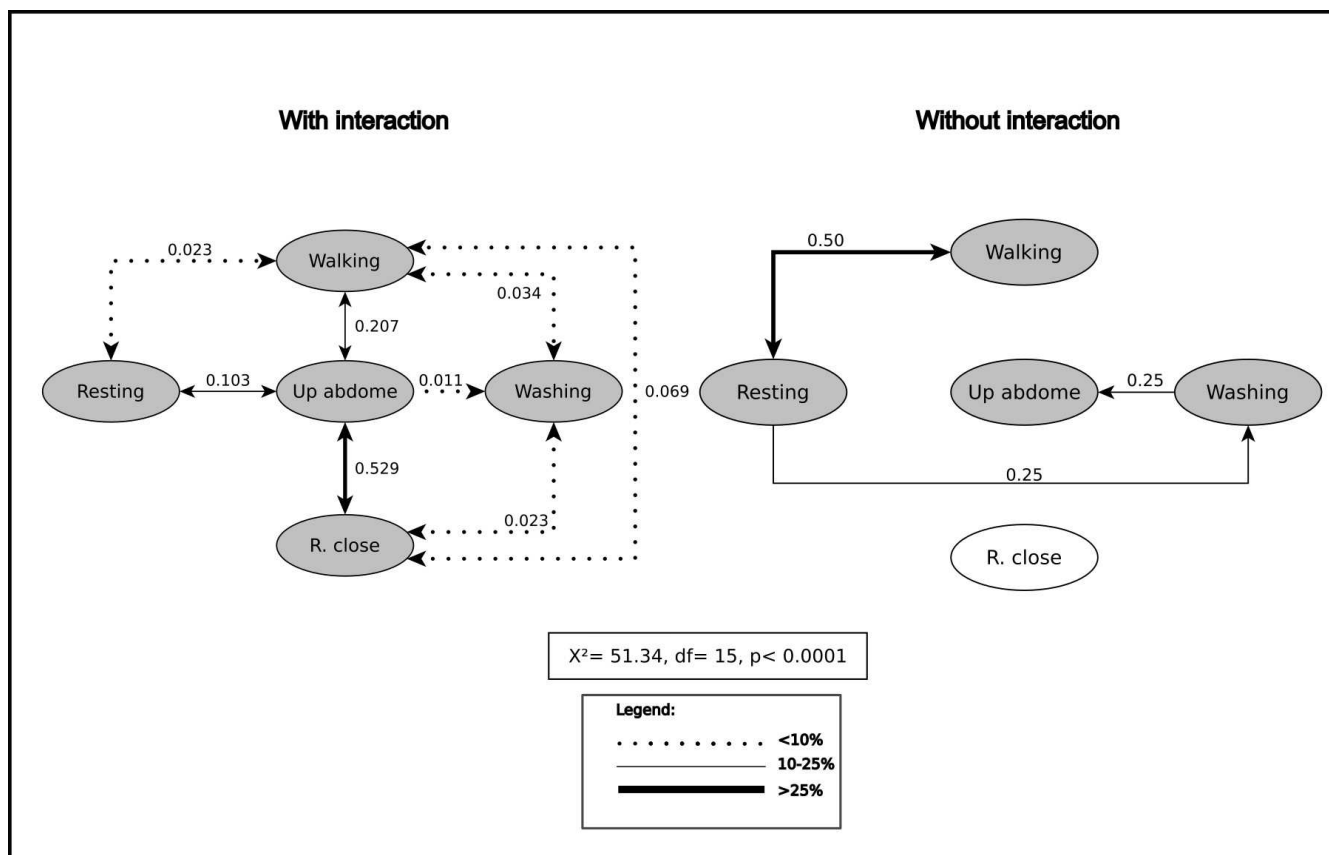


Figura 3.2: Um diagrama de transição do comportamento do termitófilo *Termitocola silvestri* na presença e ausência do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster*. Os valores nas linhas representam a proporção de transições entre os comportamentos.

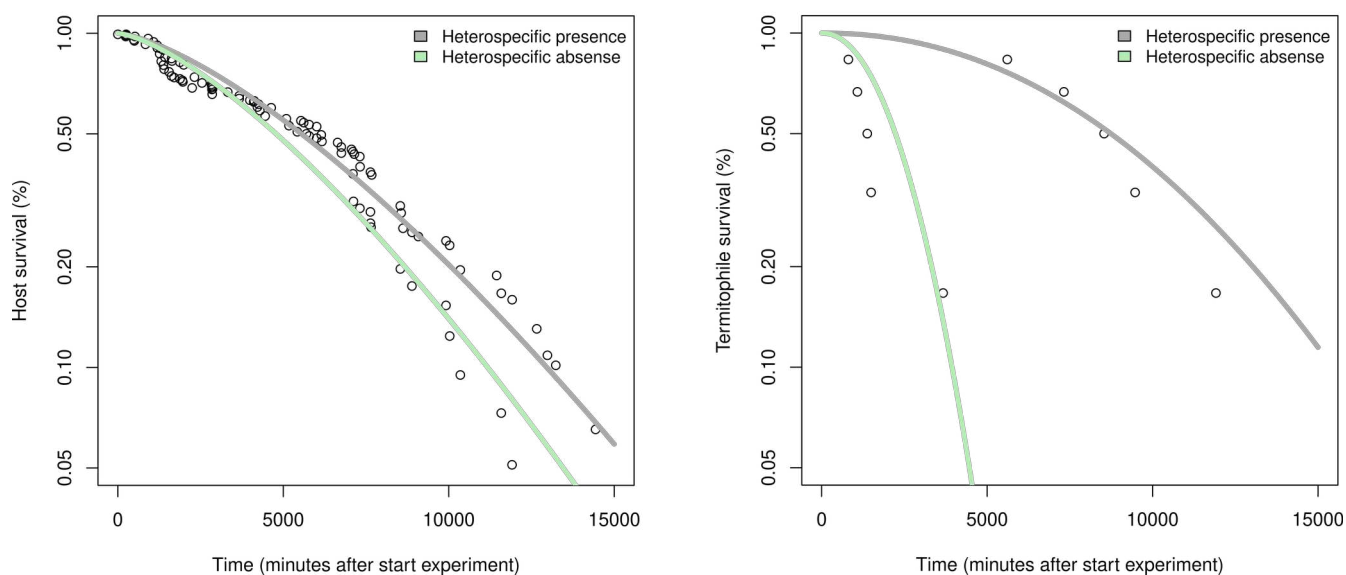


Figura 3.3: **a** Sobrevivência de *Constrictotermes cyphergaster* na presença e na ausência do termitófilo *Termitocola silvestri*. Os valores não diferem estatisticamente ($\chi^2 = 2.99, g.l. = 1, p = 0.08$) **b** sobrevivência do termitófilo *Termitocola silvestri* na presença e na ausência do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster*. Os valores diferem estatisticamente ($\chi^2 = 14.0, g.l. = 1, p < 0.005$)

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Cai, C., Huang, D., Newton, A. F., Eldredge, K. T., & Engel, M. S. (2017). Early evolution of specialized termitophily in Cretaceous rove beetles. *Current Biology*, **27**(8), 1229-1235.
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Cunha, H. F., Lima, J. S., de Souza, L. F., dos Santos, L. G. A., & Nabout, J. C. (2015). No morphometric distinction between the host *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri)(Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae) and its obligatory termitophile *Corotoca melantho* Schiødte (Coleoptera: Staphylinidae). *Sociobiology*, **62**(1), 65-69.
- DeSouza, O., Miramontes, O., Santos C. A., & Bernardo, D. L. (2001). Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta, Isoptera). *Insectes Sociaux*, **48**, 21– 24
- Emerson, A. E. (1928). Communication among termites. IV Int. *Cong. Entom.*, II.
- Friard, O. and Gamba, M. (2016). Boris: a free, versatile open-source eventlogging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**(11):1325–1330.
- Howard, R. W. (1976). Observations on behavioral interactions between *Trichopsenius frosti* Seevers (Coleoptera: Staphylinidae) and *Reticulitermes flavipes* (Kollar)(Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, **2** (2), 189-192
- Howard, R. W. (1978). Proctodeal feeding by termitophilous Staphylinidae associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Science*, **201**(4355), 541-543.

- Howard, R. W. (1979). Mating Behavior of *Trichopsenius frosti*: Physogastric *Reticulitermes flavipes* Queens Serve as Sexual Aggregation Centers. *Annals of the Entomological Society of America*, **72**(1), 127-129.
- Howard, R. W., McDaniel C. A. and Blomquist G. J. (1980). Chemical Mimicry as an Integrating Mechanism: Cuticular Hydrocarbons of a Termitophile and Its Host. *Science*, **210**(4468), 431-433
- Grassé, P. P., & Poisson, R. A. (1940). Recherches sur les Insectes termitophiles. I. Une nouvelle espèce de *Termitodiscus* (Coleoptera Staphylinidae) et son éthologie. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **45**(8), 82-90.
- Kistner, D. (1969) The biology of termitophiles (chap. XVII). *Biology of Termites*, Vol. II (ed. by K. Krishna and F. M. Weessner), pp. 525–557. Academic Press, New York, New York.
- Kistner, D. H., & Pasteels, J. M. (1969). A new tribe, genus, and species of termitophilous Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae) from south-west Africa with a description of its integumentary glands. *Annals of the Entomological Society of America*, **62**(5), 1189-1202.
- Kistner, D. H. (1973). The termitophilous Staphylinidae associated with *Grallatotermes* in Africa; their taxonomy, behavior, and a survey of their glands of external secretion. *Annals of the Entomological Society of America*, **66**(1), 197-222.
- Kistner, D. H. and Jacobson H. R. (1976). New Species and New Records of Termitophilous Species from Central America and Mexico with Descriptions of Behavior, Related Glands and Ultrastructure (Coleoptera: Staphylinidae). *Sociobiology*, **2**(1), 1-76
- Kistner, D. H. (1979). Social and evolutionary significance of social insect symbionts. *Social insects*, **1**, 339-413.

- Kistner, D. (1982) The social insects' bestiary (chap. 1). *Social Insects*, Vol. **III** (ed. by H. Hermann), pp. 1–245. Academic Press, New York, New York.
- Kistner, D. H. (2004). Revision of the subtribe Perinthina with behavioral notes and an analysis of the evolution of the genera (Coleoptera: Staphylinidae, Aleocharinae, Termitonanni). *Sociobiology*, **1**(43), 1-146
- Miramontes, O., & DeSouza, O. (1996). The nonlinear dynamics of survival and social facilitation in termites. *Journal of Theoretical biology*, **181**(4), 373-380.
- Mizumoto, N., & Dobata, S. (2019). Adaptive switch to sexually dimorphic movements by partner-seeking termites. *Science Advances*, **5**(6), 1-9.
- Newton, A. F., Thayer, M. K., James S. Ashe, J. S. and Chandler, D. S. (2001) Staphylinidae (chap. 22). *American Beetles*, Vol. **I** (ed. by Arnett, R. H. Jr. and Michael C. Thomas) pp. 272– 418. CRC press, LLC
- Pasteels, J. M. (1969). Les glandes tégumentaires des staphylins termitophiles: III.— Les aleocharinae des genres *Termitopullus* (Corotocini, Corotocina), *Perinthodes*, *Catalina* (Termitonannini, Perinthina), *Termitusa* (Termitohospitini, Termitusina). *Insectes sociaux*, **16**, 1- 26.
- Pisno, R. M., Salazar, K., Lino-Neto, J., Serrão, J. E., & DeSouza, O. (2019). Termitariophily: expanding the concept of termitophily in a physogastric rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae). *Ecological Entomology*, **44**(3), 305-314.
- Rayner, J. G., Sturiale, S. L., & Bailey, N. W. (2022). The persistence and evolutionary consequences of vestigial behaviours. *Biological Reviews*, **97**(4), 1389-1407.
- Rosa, C. S., Cristaldo, P. F., Florencio, D. F., Marins, A., Lima, E. R., & DeSouza, O. (2018). On the chemical disguise of a physogastric termitophilous rove beetle. *Sociobiology*, **65**(1), 38-47.

- Seevers, C.H. (1957) A monograph on the termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). *Fieldiana, Zoology*, **40**, 1–334.
- Yamamoto, S., Maruyama, M., & Parker, J. (2016). Evidence for social parasitism of early insect societies by Cretaceous rove beetles. *Nature Communications*, **7**(1), 1-9.
- Zilberman, B., Pires-Silva, C. M., Moreira, I. E., Pisco, R. M., & Bezerra-Gusmão, M. A. (2019). State of knowledge of viviparity in Staphylinidae and the evolutionary significance of this phenomenon in *Corotoca* Schiødte, 1853. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 59, 1-10

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os cupins são capazes de modificar o ambiente circundante à sua área de vida, criando assim, as bases para o estabelecimento de diversas outras espécies (Redford, 1984; Bonachela et al., 2015), motivo pelo qual são considerados engenheiros de ecossistemas (Dangerfield et al., 1998; Pardeshi & Prusty, 2010). Tal característica tem grande impacto no contexto ecológico. Entretanto, uma face ainda não explorada são os impactos evolutivos das atividades dos cupins.

Os cupins são capazes de construir um ambiente repleto de recursos e com condições ambientais controladas e uniformes (Korb, 2011), o que atrai uma grande diversidade de organismos (Costa et al., 2009). No entanto, o estabelecimento obrigatório de uma espécie invasora nos ninhos de cupins só é possível através de uma longa trilha evolutiva (Seevers, 1957). Considerando os mecanismos utilizados por insetos sociais para afastar organismos invasores (Prestwich, 1984), bem como todos os processos resultantes das atividades dos cupins no ambiente podemos concluir que a maior força seletiva neste processo (invasão à coabitação) são os próprios cupins.

A pressão sobre uma espécie como resultado das mudanças ambientais promovidas por outra não é novidade. Kettlewell (1973) observou que o melanismo em mariposas em ambientes urbanos era resultado das atividades humanas, que ofereceram uma vantagem para estas, que conseguiam melhor camuflagem em ambientes poluídos. De forma semelhante, a estrutura social dos cupins gera pressões das quais os resultados são as espécies termitófilas atuais. Vale ressaltar que invasões a ninhos de cupins já ocorriam no período Cretácio (~99 ma) (Cai et al., 2017; Yamamoto et al., 2017).

Uma evidência que fortalece a hipótese de que os cupins agem como uma força seletiva é o número de convergências evolutivas exclusivas para a termitofilia (cap. 1). A forma fisogástrica que convergiu em moscas e besouros termitófilos (Kistner, 1969) é o melhor exemplo. O plano corporal limulóide também convergiu em moscas e besouros termitófilos (Kistner, 1969) e besouros mirmecófilos (Kistner, 1979). Contudo, o achatamento dorsoventral para este plano corporal é uma característica exclusiva dos termitófilos, que possivelmente facilita o deslocamento dentro das colônias de cupins (cap. 3). Outras características foram cooptadas para a termitofilia, como a capacidade dos ácaros astigmatas de retardar o

desenvolvimento, aguardando por condições adequadas, como ocorreu no gênero *Australhypopus* (Pisno et al., 2023) (cap. 2).

Todas estas evidências indicam que os cupins são uma verdadeira força seletiva, capaz de modificar o ambiente no contexto ecológico e espécies no contexto evolutivo. Por este prisma, os cupins poderiam ser considerados, além de engenheiros de ecossistemas, engenheiros de biodiversidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bonachela, J. A., Pringle, R. M., Sheffer, E., Coverdale, T. C., Guyton, J. A., Caylor, K. K., Levin, S. A., and Tarnita, C. E. (2015). Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change. *Science*, 347(6222):651–655.
- Cai, C., Huang, D., Newton, A. F., Eldredge, K. T., & Engel, M. S. (2017). Early evolution of specialized termitophily in Cretaceous rove beetles. *Current Biology*, 27(8), 1229-1235.
- Costa, D. A., de Carvalho, R. A., de Lima Filho, G. F., Brandao, D., et al. (2009). Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, mineiros, goiás, brazil. *Sociobiology*, 53(2):443.
- Dangerfield, J. M., McCarthy, T. S., and Ellery, W. N. (1998). The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology*, 14(4):507–520.
- Kettlewell, B. (1973). *Evolution of melanism: The study of a recurring necessity*, Clarendon Press.
- Kistner, D. H. (1969). *The biology of termitophiles*. In *Biology of termites*, pages 525–557. Elsevier.

- Kistner, D. H. (1979). *Social and evolutionary significance of social insect symbionts*. In Hermann, H. R., editor, *Social Insects*, volume I, chapter 8, pages 339–413. Academic Press, New York.
- Korb, J. (2011). *Termite Mound Architecture, from Function to Construction*, pages 349–373. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Pardeshi, M. and Prusty, B. A. K. (2010). Termites as ecosystem engineers and potentials for soil restoration. *Current Science*, 99(11).
- Pisno, R. M., Ferreira, D. V., Ferla, J. J., and Serrão, J. E. (2023). Mite–termite interaction: does termite mortality mediate mite density? *Insectes Sociaux*, 70(2):243–249.
- Prestwich, G. (1984). Defense mechanisms of termites. *Annual Review of Entomology*, 29(1):201–232.
- Redford, K. H. (1984). The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, pages 112–119.
- Seevers, C. H. (1957). A monograph on the termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). *Fieldiana, Zoology*, 40:1–334.
- Yamamoto, S., Maruyama, M., & Parker, J. (2016). Evidence for social parasitism of early insect societies by Cretaceous rove beetles. *Nature Communications*, 7(1), 1-9.