MUSEU DE ZOOLOGIA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA, TAXONOMIA
ANIMAL E BIODIVERSIDADE

Bruno Zilberman

Revisão taxonômica e análise cladística do gênero *Corotoca*
Schjødt 1853 (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae,
Corotocini)

SÃO PAULO

2018

BRUNO ZILBERMAN

Revisão taxonômica e análise cladística do gênero *Corotoca*
Schjødt 1853 (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae,
Corotocini)

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Sistemática,
Taxonomia Animal e Biodiversidade do
Museu de Zoologia da Universidade de
São Paulo para a obtenção do título de
Mestre.

Orientador (a): Profa. Dra. Sônia A.
Casari

Coorientador: Prof. Dr. Edilson Caron

SÃO PAULO

2018

AVISO

Essa dissertação é parte dos requerimentos necessários à obtenção do título de mestre em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, e, como tal, não deve ser vista como uma publicação no sentido do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Desta forma, quaisquer nomes novos e combinações de espécies e gêneros, não estão disponíveis na literatura zoológica.

NOTICE

This dissertation is a partial requirement for the Master degree in Systematics, Animal Taxonomy and Biodiversity, and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature. Therefore, any new name and combination of species and genera, are not available in the zoological literature.

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Zilberman, Bruno

Revisão taxonômica e análise cladística do gênero *Corotoca*, Schiødte 1853 (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae, Corotocini) . / Bruno Zilberman; orientador Sônia Aparecida Casari e Coorientador Edilson Caron. São Paulo, 2018.

160 p.

Dissertação – Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2018.

Versão original

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof^a. Dra. Sônia Aparecida Casari
Orientadora

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, por todo amor, apoio e incentivo desde sempre; e também agradeço ao Sérgio, sempre prestativo e que também muito ajudou em minha vinda para São Paulo.

À Isabelle Amorim, minha parceira, que sempre me ajuda, com muito amor, em tudo que peço; e também, é claro, a minha sogra, Ângela Cristina, por todo suporte sempre.

Aos meus grandes amigos, Alberto e Christopher que, apesar do tempo e distância, sempre quando nos reunimos a sensação é que, durante todo esse lapso de tempo, continuávamos nos vendo dia após dia.

À Sônia Casari, minha orientadora, que, com bom humor, confiança e paciência; junto aos ensinamentos que recebi, fez com que a minha experiência na pós-graduação tenha sido a melhor que pude imaginar.

Ao Edilson Caron, meu coorientador, sempre solícito e disposto a ajudar. O fornecimento de bibliografia e ensinamentos sobre técnicas de dissecação, no início do mestrado, ajuram-me em toda a trajetória.

Ao Luiz Fontes, que desde o início se mostrou disposto a ajudar com informações importantes para este trabalho.

Ao Antônio Santos-Silva com quem, desde a época em que fazia estágio no Museu, nos caminhos São Paulo-Santos, muito aprendi sobre taxonomia; e é claro, também em relação a ajuda continuada sobre questões taxonômicas deste trabalho.

Aos meus colegas da Universidade Estadual da Paraíba, em especial à Carlos Moreno e Igor Eloi, pelos dias extremamente produtivos e proveitosos de coleta e discussões; e também as noites de monitoramento dos ninhos. Também sou muito grato à professora Maria Avany, extremamente simpática e bem humorada e que me recebeu muito bem na UEPB.

Aos curadores dos museus por disponibilizarem material útil para o trabalho.

Aos funcionários do Museu de Zoologia, que em grande parte ajudam a construir esse ambiente muito agradável de trabalhar que é o MZUSP. Agradecimento especial às bibliotecárias do museu pela incrível eficiência em resolver problemas e encontrar literatura.

À todos os amigos do MZUSP, tanto os presentes quanto os que já foram embora, que fizeram e fazem o dia a dia ser extremamente divertido e proveitoso: Álvaro, Débora, Diego, Elias, Fernanda, Francisco, Gabriel, Helena, Hingrid, Joel, Juan, Juarez, Kamila, Letizia, Livia Prado, Livia Pinheiro, Maurício, Mônica, Olivia, Priscila, Rafael, Stela, Thiago, Tiago. Agradecimento especial ao Rafael que fez com que a curva de aprendizado para os softwares utilizados nesse trabalho tenha sido muito mais tranquilas do que poderiam ser. Agradeço também a todos os outros colegas, do departamento de Entomologia ou fora dele que de alguma forma contribuíram com boas discussões em taxonomia e sistemática.

Eu agradeço, finalmente, à CAPES pelo suporte financeiro.

(...) one of the most astonishing spectacles in all natural history.

Richard Dawkins

Resumo

Corotoca Schiødte, 1853 é um gênero estritamente Neotropical de besouros termitófilos associados à cupins do gênero *Constrictotermes* Holmgren, 1910, e sua descoberta marca o primeiro registro de outros insetos vivendo associados a ninhos de cupim. Foi realizada a análise cladística e revisão taxonômica do grupo que até o início do presente trabalho contemplava cinco espécies. A análise cladística contou com 13 terminais (oito do grupo interno e cinco do grupo externo) e 67 caracteres, sendo 65 morfológicos e dois comportamentais. A busca exaustiva com pesagem igualitária resultou em uma árvore mais parcimoniosa (C=95). A topologia resgatou o gênero *Spirachtha* Schiødte, 1853 como grupo irmão de *Corotoca* com base em sete sinapomorfias, sendo uma homoplástica. O gênero *Corotoca* é monofilético e foi sustentado por seis mudanças, sendo quatro sinapomorfias únicas e duas sinapomorfias homoplásticas. São seis espécies associadas a *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901): *Corotoca araujo* Seevers, 1957, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**, *Corotoca fontesi* Zilberman, 2018, *Corotoca hitchensi* **sp. nov.**, *Corotoca melantha* Schiødte, 1853, *Corotoca phylo* Schiødte, 1853. Um novo gênero foi criado, *Cavifronexus* **gen. nov.**, para incluir duas espécies que ocorrem associadas a *Constrictotermes cavifrons* (Holmgren, 1910): uma espécie de *Corotoca* descrita para Guiana, *Cavifronexus guyanae* (Mann, 1923) **comb. nov.**; e outra para o Brasil, *Cavifronexus papaveri* **sp. nov.** Os dois gêneros e as oito espécies foram descritos ou redescritos e ilustrados e chaves de identificação foram confeccionadas. Também estão incluídas notas de comportamento e um estudo do ciclo de vida do gênero *Corotoca*.

Abstract

Corotoca Schiødte, 1853 is a strictly Neotropical genus of termitophiles beetles associated with termites of genus *Constrictotermes* Holmgren, 1910 and its discovered marks the first record of other insects associated with termites. The cladisc analysis was based on 13 terminal taxa and 67 characters, which 65 were morphological and two behavioral. The outgroups were selected based on the diversity of taxa and the availability of material for dissection. The exhaustive search with equally weighted characters found one most parcimonious tree with 95 steps. The topology recovered the genus *Spirachtha* Schiødte, 1853 as sister group of *Corotoca*, with seven changes, which six are unique synapomorphies and one homoplastic synapomorphie. The genus *Corotoca* is monophyletic and it is sustained by six changes, which four are unique synapomorphies and two homoplastic synapomorphies. There are six species associated with *Constrictotermes* cyphergaster (Silvestri, 1901): *Corotoca araujoi* Seevers, 1957, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**, *Corotoca fontesi* Zilberman, 2018, *Corotoca hitchensi* **sp. nov.**, *Corotoca melantho* Schiødte, 1853, *Corotoca phylo* Schiødte, 1853. A new genus was established, *Cavifronexus*, to include a species of *Corotoca* previous described for Guiana, and a new species, *Cavifronexus guyanae* (Mann, 1923) (**new combination**) and *Cavifronexus papaveroi* **sp. nov.** respectively. Three new species were described and the remaining species redescribed, with key and illustration for all the species of both genera presented. This work also provides behavioral notes and a study of the life cycle of the genus *Corotoca*.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	
1.1 A evolução da complexidade: de moléculas a insetos sociais.....	13
1.2 Superorganismo em seu pináculo	15
1.3 Termitófilos: invadindo a fortaleza e quebrando o código das sociedades de cupins	18
1.3.1 Terminologia e interações para os insetos sociais.....	18
1.3.2 Diversidade de termitófilos	19
1.3.3 Adaptações ao hábito termitófilo	20
1.3.4 Adaptações morfológicas	21
1.3.5 Adaptações químicas	22
1.3.6 Quem está sendo enganado?	22
2 POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO E TAXONÔMICO DA TRIBO COROTOCINI Fenyes 1918	25
2.1 Família Staphylinidae Latreille 1802	25
2.2 Subfamília Aleocharinae Fleming 1821	25
2.3 Tribo Corotocini Fenyes 1918.....	26
2.4 Subtribo Corotocina	29
3 GÊNERO <i>COROTOCA</i> SCHIØDTE 1853.....	32
3.1 Histórico do gênero <i>Corotoca</i> Schiødte 1853	32
3.2 Dados Biológicos	35
3.2.1 Viviparidade: O problema da terminologia	35
3.2.2 Aspectos gerais da viviparidade.....	37

3.2.3 Um estudo da viviparidade e biologia reprodutiva em <i>Corotoca</i>	39
3.2.4 (Lar)viviparidade em <i>Corotoca</i>	40
4 OBJETIVOS	43
5 MATERIAL E MÉTODOS	43
5.1 Coleta	43
5.2 Material examinado	43
5.3 Descrição e redescrição das espécies	44
5.4 Terminologia	44
5.5 Dissecções	44
5.6 Fotografia e ilustrações	45
5.7 Análise Cladística	45
5.8 Grupo interno	46
5.9 Grupo externo	46
5.10 Levantamento de Caracteres e construção da matriz	47
6 RESULTADOS	48
6.1 Análise Cladística	48
6.1.1 Resultado da análise filogenética	58
6.1.2 Monofiletismo de <i>Corotoca</i>	58
6.1.3 Relações internas em <i>Corotoca</i>	59
6.1.4 Grupo irmão de <i>Corotoca</i>	61
6.2 Taxonomia	62
6.2.1 Considerações taxonômicas	62
Chave de identificação para os gêneros do subgrupo “ <i>Corotocae</i> ”	63
6.2.2 Descrições e redescrções	64
<i>Corotoca</i> Schiødte, 1853	64
Chave de identificação para espécies do gênero <i>Corotoca</i> Schiødte 1853	66
<i>Corotoca melantho</i> Schiødte, 1853	67

<i>Corotoca phylo</i> Schiødte 1853.....	70
<i>Corotoca araujoi</i> SeEVERS, 1957.....	72
<i>Corotoca fontesi</i> ZILBERMAN, 2018	74
<i>Corotoca dawkinsi</i> sp. nov.	76
<i>Corotoca hitchensi</i> sp. nov.	78
<i>Cavifronexus</i> gen. nov.	80
Chave de identificação para espécies do gênero <i>Cavifronexus</i> gen. nov.	83
<i>Cavifronexus guyanae</i> (Mann, 1923) comb. nov.	83
<i>Cavifronexus papaveri</i> sp. nov.	86
7 CONCLUSÕES	89
REFERÊNCIAS.....	91
FIGURAS E TABELAS.....	100

1 INTRODUÇÃO

1.1 A evolução da complexidade: de moléculas a insetos sociais

Por mais difícil que seja a definição de “complexidade”, parece razoável afirmar, levando em consideração qualquer métrica, que a diversificação biológica ao longo da evolução acompanhou um aumento da complexidade dos sistemas vivos (Carroll, 2001). Richard Dawkins (1986) atribuiu a heterogeneidade como uma condição necessária, mas não suficiente para explicar a complexidade. Além da heterogeneidade, que o autor também chamou de “multipartibilidade”, também foi invocada a probabilidade de uma estrutura ou organismo ter um determinado arranjo de suas partes, que atribui ao conjunto alguma função. Em relação aos seres vivos, algo complexo, portanto, é qualquer coisa que apresente essa heterogeneidade, e que o arranjo de suas partes possua, nas palavras de Dawkins, uma “qualidade”, e que sua aquisição seria altamente improvável por mero acaso. Sendo assim, a asa de uma determinada ave não é complexa apenas pelo arranjo de seus componentes, mas porque aquela combinação é a que faz com que a asa possa voar. Essa condição é válida para qualquer sistema biológico.

A explicação sobre por que a seleção natural tende a gerar um aumento de complexidade pode ser resgatada nos trabalhos de Dawkins (1982, 1989) e Hull (1980, 1988). Baseado no trabalho seminal de Williams (1966), Dawkins (1982, 1989) propõe o termo genérico “replicador” para entidades que funcionam como unidades de seleção. Os genes, no caso, se incluíam no termo “replicador” e só não foi utilizado por Dawkins, porque, segundo o autor, o termo “replicador” deveria incluir os genes, mas não poderia excluir qualquer entidade do universo que se qualifique aos critérios, que seria qualquer uma que interaja com o meio, incluindo outros replicadores, de modo que cópias de si mesmo sejam feitas. Levando em conta que os replicadores interagem com o ambiente, eles produzem estratégias para otimizar sua capacidade de replicação. Essas estratégias incluem tudo aquilo que consideramos como fenótipo e que ajudam na sobrevivência do que Dawkins (1989) chama de “máquinas de sobrevivência”, cuja única função é servir de veículos para propagação dos genes.

David L. Hull (1980, 1988) cunhou um termo complementar ao “replicador” de Dawkins, que chamou de “interagente”. Um interagente é tudo aquilo produzido pelos replicadores e que interagem com o ambiente com a finalidade de garantir o sucesso das cópias dos replicadores que as produzem. O motivo de Hull (1980) escolher o termo “interagente” e não “organismo” foi semelhante às razões de Dawkins: “da mesma forma que genes não são os únicos replicadores, organismos não são os únicos interagentes”. No conceito de Hull (*l. c.*) e Dawkins (*l. c.*), a crescente complexidade produzida pela seleção natural é explicada pelo fato de que sistemas mais complexos - interagentes - são mais eficientes em garantir a perpetuação de seus genes -replicadores-. Por exemplo, um gene é mais eficiente em criar cópias de si mesmo se estiver protegido dentro de uma célula, da mesma forma que um organismo multicelular como uma esponja em geral possui uma série de vantagens em relação a um protista unicelular. O aumento da complexidade e a diferenciação de tecidos, por sua vez, fez com que grupos de eumetazoários conquistassem vantagens ao compartimentalizar funções em regiões específicas do corpo e, consequentemente, realizar certas atividades de forma mais exitosa.

O alcance de genes confinados em um organismo não se limita ao indivíduo, mas também conseguem fazer com que seu interagente reconheça outros organismos que também compartilham os mesmos genes. Dessa forma, é de “interesse” desses genes fazer com que o seu indivíduo seja altruísta com aqueles outros cujo código genético é semelhante ao seu. Esse é o conceito inicial pelo qual se explica o paradoxo do altruísmo no paradigma do “gene egoísta” popularizado por Dawkins (1989).

É uma tendência natural, portanto, a formação de comunidades de organismos cujo parentesco seja próximo. Da mesma forma que em um único organismo, quanto mais complexo e especializado for esse agregado de indivíduos, mais eficiente seria a capacidade dos genes de serem transmitidos para próxima geração. Tal como argumenta Seeley (1995), sociedades de insetos são vantajosas, pelo fato de que “os genes dentro dos organismos, residem melhor em uma sociedade integrada de organismos do que apenas dentro de um único indivíduo, por conta da superioridade na capacidade de defesa, procura de alimento, e habilidades homeostáticas de grupos funcionalmente organizados”.

No entanto, durante a evolução de pequenos agregados até grandes sociedades, um paradoxo acaba surgindo e que, em princípio, não estaria de acordo

com o axioma “genes compartilhados significa interesses compartilhados”. Esse paradoxo seria dado pela hereditariedade. Em uma árvore genealógica, o compartilhamento genético cai rapidamente a cada ramificação e isso tornaria viável agrupamentos de um número restrito de indivíduos. A estratégia encontrada para permitir a origem de sociedades compostas de uma grande quantidade de indivíduos é compartilhada por todos os organismos que tem um alto nível de socialidade: de sociedades de insetos até do rato-toupeira pelado. Nessas grandes sociedades, todos os membros são irmãos. A matemática desse fenômeno foi inicialmente tratada por J. B. S. Haldane (1924) e Ronald A. Fisher (1930) e depois popularizada e aprimorada por W. D. Hamilton (1964a, 1964b) em dois trabalhos, um teórico e o outro matemático. John Maynard Smith (1964) utilizou o termo, atualmente aceito e utilizado, “seleção de parentesco” para descrever o fenômeno.

Sendo assim, nas espécies com esse tipo de organização, há um sistema de reprodução em que uma rainha produz toda a prole, que por sua vez é praticamente toda estéril. Jonathan Haidt (2005), explicando o aparente paradoxo, salienta, então, que “se qualquer um ao seu redor é seu irmão, e a sobrevivência dos seus genes depende da sobrevivência de sua rainha, egoísmo se torna suicídio genético”. Esse nível de organização, com organismos cooperando entre si, de forma coordenada e fragmentadamente especializada, formou sociedades em um alto nível de sistematização, que se conhece como “eusocialidade”. A essa propriedade, emergente entre os níveis de organismo e ecossistema, deu-se o nome de “superorganismo” (Wheeler, 1928, Hölldobler & Wilson, 2009).

1.2 Superorganismo em seu pináculo

Edward O. Wilson (1975) define sociedade como um “grupo de indivíduos pertencentes à mesma espécie, organizados de forma cooperativa” e afirma que a “comunicação recíproca de natureza cooperativa, transcendendo mera atividade sexual, é o critério intuitivo essencial para a vida em sociedade”. Levando em consideração que sistemas sociais surgiram diversas vezes, em diferentes linhagens e com diferentes graus de especialização e complexidade, Wilson (1975) retrata que a evolução da socialidade atingiu quatro pináculos. São eles: 1) Invertebrados

coloniais; 2) Insetos sociais; 3) Vertebrados sociais; e 4) Sociedade humana. O segundo compreende em grande parte os cupins, formigas e algumas espécies de abelhas e vespas.

O fenômeno da eussocialidade é quase restrito a insetos sociais e, apesar dos himenópteros (formigas, abelhas e vespas) e cupins contemplarem apenas 2% das espécies de insetos descritas, perfazem, em florestas tropicais, mais da metade da biomassa total (Wilson, 1999). O sucesso é tamanho, que, como observaram Hölldobler e Wilson (2009), as vantagens da vida em colônias fizeram com que, em termos gerais, os insetos sociais controlassem o centro do ambiente terrestre, com uma posse de territórios maiores e duradouros de vegetação e solo, enquanto aqueles solitários dominassem as margens, ocupando galhos periféricos, superfícies foliares ou madeira morta. Parte desse sucesso se deve aos pré-requisitos ao *status* de eussocialidade, que são três: sobreposição de gerações, cuidado cooperativo com a prole e divisão de tarefas que tipicamente significa divisão reprodutiva com a maior parte dos indivíduos estéreis (Wilson, 1971, 1975).

Para que a sociedade funcione de forma eficiente, suas partes - membros da colônia - devem manter um fluxo de informação que garanta o funcionamento do todo. Isso é válido para qualquer sistema biológico, formado por unidades menores, tal como articula Seeley (1995): “A formação de uma unidade de maior nível, integrada por unidades de menor nível, sucederá apenas se a organização emergente adquirir as ‘tecnologias’ apropriadas para passagem de informação entre os seus membros”. Essas tecnologias compreendem aquilo conhecido como comunicação.

A comunicação não se trata exatamente das informações - sinais - emitidas por um indivíduo ou outro, mas sim da relação entre esses sinais e os seus receptores (Wilson, 1975). Em insetos solitários a comunicação é em grande parte restrita ao contexto reprodutivo, envolvendo uma série de sinais transferidos entre os indivíduos durante a corte. A partir do momento em que se evoluiu a socialidade, a comunicação entre os indivíduos ficou cada vez mais diversificada, chegando em seu maior grau nos insetos eusociais. A razão disso é a demanda exigida pela vida em sociedade, como a divisão de tarefas, utilização de recursos de forma colaborativa e ações coletivas de defesa (Leonhardt *et al.*, 2016).

A comunicação em insetos sociais é principalmente química. Outras vias de comunicação podem existir, mas em geral está em conjunto com os sinais químicos. Os sinais visuais são simples e esparsos e o som tem importância para um número

restrito de espécies, como o caso de abelhas sem ferrão do gênero *Melipona* e em abelhas melíferas, que desenvolveram o “*waggle dance*” (Wilson, 1971). d’Ettorre e Moore (2012) afirmaram que os insetos sociais vivem no “mundo dos feromônios”. Da mesma forma que os hormônios são responsáveis pela comunicação entre células em organismos multicelulares, garantindo a diversidade de funções de cada órgão, os feromônios são responsáveis pela comunicação entre os membros da colônia, o que também garante a divisão de tarefas atribuídas à vida em sociedade.

Wilson e Hölldobler (1990) se referem às colônias de insetos sociais como sendo “fábricas dentro de fortalezas”. A analogia da fábrica se trata da necessidade de obtenção, armazenamento e alocação eficiente de energia para “produção” de uma prole que garante o funcionamento da colônia. Essa “fábrica” acaba gerando um grande volume de recursos -prole e alimento armazenado, por exemplo- em potencial a ser explorado por outros organismos. Dessa forma, seguindo a analogia da “fortaleza”, uma série de defesas morfológicas, químicas e comportamentais evoluíram ao ponto de repelir possíveis invasores.

Dawkins (1989) comparou os mecanismos de defesa dos insetos sociais a um sistema imunológico operando em um corpo. É possível estender a analogia, e da mesma forma que um sistema imunológico apresenta falhas e permite a ação de patógenos em organismos individuais, também o é as defesas dos insetos sociais: uma variedade de linhagens de organismos se aproveitou da linha tênue entre os sistemas de comunicação entre os indivíduos das colônias e conseguiram se integrar e usufruir dos benefícios da vida em sociedade a partir das oportunidades fornecidas pelos hospedeiros (Hughes *et al.*, 2012).

1.3 Termitófilos: invadindo a fortaleza e quebrando o código das sociedades de cupins

1.3.1 Terminologia e interações para os insetos sociais

Uma certa parte dos organismos associados a insetos sociais é comumente chamada de “inquilino”. O reconhecimento de um caso de inquilinismo parte da concepção de compartilhamento do ninho, entre o hospedeiro e o organismo associado. Kistner (1969) reconhece que a definição de inquilinismo pode ser conflituosa com o que ele chama de “simbionte de insetos sociais”. O autor salienta que um predador pode não viver no ninho, mas ao mesmo tempo ter uma relação - simbiótica- com o mesmo por conta dos hábitos e história evolutiva de suas presas. Simbiontes de insetos sociais são definidos como “todos os insetos ou outros artrópodes que vivem no mesmo ninho de seus hospedeiros ou tem alguma outra relação obrigatória com eles” (Kistner, 1969). Essa definição é generalista e independe do táxon envolvido. Os simbiontes, no entanto, são chamados por diferentes termos dependendo do grupo de insetos sociais que estão associados. Aqueles associados as formigas são chamadas de mirmecófilos, as abelhas, melitófilos, e as vespas, esfecófilos (Wheeler, 1928). Os invasores dos ninhos de cupins são chamados de termitófilos (Kistner, 1979).

Em razão dos diferentes graus de adaptação que um organismo pode apresentar em relação a algum hospedeiro em sociedade de insetos, Wasmann (1894-1925), ao longo dos anos de dedicação ao estudo da mirmecofilia, produziu uma extensa literatura, em que classifica esses simbiontes em relação a sua estratégia adaptativa. A divulgação das ideias de Wasmann, publicadas originalmente em alemão, foi muito bem sucedida a partir das traduções realizadas por Wheeler (1910). As classificações abrangem uma série de relações entre os insetos sociais e outros organismos, desde predadores que atraem os insetos, passando por endo/ectoparasitismo até trofobiose. Para o presente trabalho, duas dessas classificações são interessantes de nota: “synocketes”, ou “*guests* indiferentemente tolerados”; e “symphiles”, ou “*guests* verdadeiros”.

Os organismos associados a cupins classificados como “synoketes” são aqueles que vivem no ninho, mas não estão completamente integrados à sociedade. Eles possuem adaptações que fazem com que sua presença seja tolerada pelos cupins. Wasmann (1904) sugeriu que essa categoria se referisse a organismos “miméticos que não atingiram a perfeição”. Para Kistner (1979), essa categoria é pouco útil, e salienta que a definição de Wasmann (*l. c.*) é passível de crítica, já que se pode perguntar o que é, antes de mais nada, essa “perfeição”.

A terminologia de Wasmann (*l. c.*), apesar de não apresentar, em grande parte, ambiguidade, o termo “termitófilo” pode ser difícil de interpretar dependendo do que se entende por essa denominação. Segundo Kistner (1979), “termitófilo” poderia ser definido como qualquer animal que normalmente é encontrado em ninhos de cupins. No entanto, como o próprio autor salienta, o termo é usualmente utilizado para lidar com espécies que tenham alguma relação obrigatória com a sociedade dos cupins e que pelo menos um estágio de seu ciclo de vida ocorra no ninho. Um termitófilo, portanto, é diferente do que Araújo (1970) chamou de “termitariófilo”; e, nesse último caso, o organismo pode ser encontrado no ninho, mas o está apenas usando como um abrigo e não necessariamente mostra uma integração com a estrutura social dos cupins.

1.3.2 Diversidade de termitófilos

O primeiro catálogo de artrópodes associados a cupins foi feito por Kraatz (1857), três anos após o registro dos primeiros insetos termitófilos conhecidos para ciência (Schjødte, 1853). Neste catálogo, Kraatz (*l. c.*) compilou principalmente espécies de Aleocharinae (Staphylinidae) conhecidas até a época associadas ou suspeitas de associação com cupins. Em 1894, Wasmann apresentou um catálogo mais amplo, que foi atualizado por Warren (1919) e posteriormente por Hegh (1922). Desde então, nenhum catálogo foi publicado e, tal como inferiu Kistner (1969), talvez seja devido ao grande aumento de registros de novas espécies termitófilas sendo descritas, que torna o trabalho viável apenas quando concentrados a um grupo mais restrito de espécies. Acredito que outra possível razão para o atraso de um novo catálogo seja a plasticidade do termo “termitófilo” (discutida no tópico anterior) e, mesmo quando o termo conceitualmente é tratado com objetividade, na prática pode

não ser simples acertar sobre se um organismo é termitófilo ou não. Isso requeria uma busca bibliográfica mais apurada e trabalhosa.

Na ausência de um catálogo, a lista de grupos termitófilos feita por Kistner (1969), (tabela 1), é o que há de mais atual nesse sentido.

A partir desta tabela, o autor diz que é possível concluir a origem independente do hábito termitófilo pelo menos 29 vezes. Quando se leva em conta, no entanto, a notável desproporção da diversidade de besouros termitófilos da família Staphylinidae, em que o hábito evoluiu pelo menos 12 vezes (Seevers, 1957), e também contando com o aparecimento mínimo de duas vezes em Phoridae (Diptera), Kistner (*l. c.*) concluiu que a integração aos ninhos de cupins por outros artrópodes ocorreu pelo menos 40 vezes.

Staphylinidae é uma das mais diversas famílias de Coleoptera, com mais de 60 mil espécies distribuídas em 32 subfamílias (Grebennikov & Newton, 2009, Thayer, 2016). Nesse contexto, a diversidade de termitófilos nessa família é ainda menos inclusiva: 11, das 12 vezes em que o hábito surgiu, ocorreu na subfamília Aleocharinae. Essa subfamília inclui mais de 12 mil espécies (Ashe, 2007), sendo que mais de 650 delas são termitófilas (Kanao *et al.*, 2016).

1.3.3 Adaptações ao hábito termitófilo

Táxons, mesmo que pouco relacionados filogeneticamente, quando vivem em ambientes similares, enfrentando desafios semelhantes para sobrevivência e reprodução, eventualmente a seleção natural leva essas linhagens às mesmas adaptações. George McGhee (2006) ilustra essa ubiquidade da evolução convergente utilizando rápidos nadadores aquáticos, dizendo que há apenas uma forma para “construí-los” e isso é porque golfinhos, tubarões, tunas e ictiossauros são todos “parecidos”. Os organismos que vivem associados a cupins também têm adaptações similares que surgiram independentemente ao longo da evolução desses invasores. Foram as soluções que a seleção natural encontrou para os mesmos problemas, mesmo que, como será discutido mais adiante, diferente dos corpos hidrodinâmicos dos nadadores aquáticos, não se tem certeza, muitas vezes, para o que exatamente servem essas adaptações, que em geral são químicas e morfológicas.

1.3.4 Adaptações morfológicas

Duas formas são conhecidas e associadas ao hábito termitófilo: fisogástrica e limuloide.

A fisogastria se dá pelo alargamento do abdômen, que ocorre pós-imago, e é resultante principalmente da hipertrofia do corpo gorduroso (Kistner, 1982). Essa hipertrofia apresenta variação interespecífica e de grupo para grupo. Na família Staphylinidae, essa adaptação se desenvolveu independentemente em diferentes tribos, o que também é verdade quando se considera diferentes famílias de Coleoptera, e até mesmo diferentes ordens de insetos ou classes de arthropoda.

A forma limulóide difere grandemente da fisogástrica -mimética- e é encontrada em uma série de besouros tanto associados a cupins quanto a formigas. De fato, é a forma mais antiga conhecida e há evidências desses organismos datados para o período Cretáceo, encontrados em âmbar de cerca de 99 milhões de anos (Yamamoto *et al.*, 2016). O nome deriva da aparência similar que esses organismos têm com os artrópodes quelicerados do gênero *Limulus* Linné. Segundo Kistner (1968) o termo provavelmente é demasiadamente genérico para agrupar todos esses estafilínídeos e outros insetos com uma forma que ele chama de “teardrop”. Apesar de algumas variações, como por exemplo o achatamento dorso-ventral, presente nos termitófilos e ausente na maior parte dos mirmecófilos, muitas semelhanças estão presentes nos dois grupos, como aponta Kistner (1968): 1) encurtamento e compactação da antena, algumas vezes com redução no número de antenômeros; 2) encurtamento das pernas e projeções no fêmur e tíbia, da forma que todo o apêndice consiga ser dobrado e protegido pelo corpo; 3) expansão e achatamento da coxa posterior; 4) alargamento do pronoto, de forma que o mesmo cubra a cabeça, ou a última seja modificado até o ponto em que o contorno junto ao pronoto seja indistinto; e 5) redução dos peritremas mesotorácicos. Esse conjunto de características resulta em uma forma defensiva, em que a região dorsal vira um escudo para o organismo, com a possibilidade de retração dos apêndices para baixo do corpo (Yamamoto *l.c.*)

1.3.5 Adaptações químicas

A condição do abdômen em Staphylinidae, alongado e móvel, apesar de ter sido vantajosa para a colonização de nichos e consequente evolução e diversificação do grupo, trouxe às espécies uma desvantagem particular: é largamente desprotegido, em comparação a outras famílias de Coleoptera. Segundo Dettner (1993), isso levou, independentemente, a evolução de glândulas associadas ao abdômen, presumivelmente de função defensiva. Sendo assim, a presença de glândulas defensivas no abdômen é um fenômeno comum em Staphylinidae, com variações de localidade e estrutura. Sistemas glandulares não-abdominais, apesar de menos comuns, e nem sempre associados à defesa, também estão presentes (Kölsch, 2000, Skilbeck & Anderson, 1994).

Em seus estudos e comparações sobre os sistemas glandulares em Staphylinidae de vida livre e termitófilos, Pasteels (1968a, 1968b, 1969) demonstrou que há diferenças significativas nesses dois grupos. Em *Termitella* Wasmann 1911 (Corotocini) apesar da presença do então chamado “sistema glandular primário” (presente em todos Aleocharinae), o mesmo é especializado: glândulas associadas a certas superfícies são reduzidas e outras associadas a aberturas dos escleritos aumentam em número. Além dessas modificações, um novo sistema glandular, o secundário, foi observado e está ausente nos estafilinídeos de vida livre. Essas glândulas especializadas “pós-externais” abdominais tem a função de produzir compostos atrativos para os cupins. Sistemas glandulares não-abdominais únicos também são observados em outros termitófilos, como aqueles dispostos na região dorsal da cabeça em alguns grupos de Corotocini (Jacobson *et al.*, 1986).

1.3.6 Quem está sendo enganado?

A forma do corpo limulóide não parece gerar controvérsias em relação se a mesma é mimética ou não: o consenso é que não seja. Também parece estar claro que sistemas glandulares presentes em termitófilos, mas não encontrados em espécies de vida livre, são importantes no processo de integração com a colônia (Kistner, 1968). O problema recai, no entanto, nas adaptações morfológicas de formas

fisogástricas. A ideia de mimetismo morfológico com função de enganar hospedeiros, de forma tátil, assim como predadores, visualmente, originou-se no estudo de Wasmann (1903) com mirmecófilos. Wasmann (*l. c.*) acreditava que a forma e coloração dos mirmecófilos enganaria, não apenas as formigas, mas também seus predadores. Essas questões focadas aos termitófilos tiveram início com Trägårdh (1907) que sugeriu que a semelhança entre *Termitomimus* Trägårdh, 1907 e seu hospedeiro se tratava de mimetismo funcional. A ideia inicial do autor era que a vista dorsal de *Termitomimus* se assemelha àquela dos cupins com os quais está associado. Devido as constrições do abdômen desses termitófilos, Trägårdh (*l. c.*) identificou 3 regiões que ele chamou de “pseudocaput”, “pseudothorax” e “pseudoabdomen”. Anos depois, Kistner (1968) comunicou que em um novo gênero e espécie de Corotocini, *Coatonachthodes ovambolandicus*, o grau de semelhança com os hospedeiros é ainda mais perceptível em vista dorsal. Se a hipótese for comprovada correta, talvez Dawkins (1996) esteja certo ao afirmar que o mimetismo de *Coatonachthodes* seja um dos casos mais impressionantes em toda a história natural. Cunha *et. al.* (2015), ao realizarem um trabalho de estudo morfométrico entre *Corotoca melantho* Schiodte, 1853 (na verdade, tratava-se de *Corotoca fontesi* Zilberman 2018) e o hospedeiro, constataram que não havia distinção morfométrica entre eles e entenderam essa informação como uma evidência de um mimetismo morfológico ocorrendo no termitófilo estudado. A comparação foi feita utilizando os operários, muito embora também haja casos em que o mimetismo parece ser direcionado às rainhas (Kistner, 1968). Wheeler (1918, 1923) estendeu o conceito, argumentando que a fisogastría em estafilínídeos era uma forma de imitar as rainhas e ganhar a mesma atenção dos operários.

Apesar da ideia ser empolgante, algumas considerações devem ser feitas. Wilson (1971) não foi convencido por aqueles que argumentaram sobre o mimetismo morfológico funcional em termitófilos. Ele levanta a questão que, se o mimetismo morfológico constitui um sinal visual para os hospedeiros, era de se esperar que estivesse ausente nos casos em que os animais vivessem a maior parte do tempo no subsolo. Segundo o autor, os estafilínídeos associados a cupins se enquadram nesse raciocínio, já que a maior parte deles “nem mesmo se assemelham aos cupins”. Como exemplo, Wilson (*l. c.*) cita o gênero *Termitella* Wasmann, 1911, que é uma forma comum entre os termitófilos, com médio desenvolvimento fisogástrico. Ele afirma que as modificações morfológicas do termitófilo não fazem com que o mesmo se pareça

com o hospedeiro, pelo contrário, “resulta em uma estrutura com duas faixas que diminui a semelhança, principalmente se o besouro for visto em vista lateral”.

Uma crítica ao raciocínio do Wilson, no entanto, pode ser feita da seguinte forma: o fato de para ele o termitófilo não parecer um cupim, não significa que para um cupim ou para algum predador o mesmo não se pareça. O reservatório genético do termitófilo, responsável em grande parte por permitir sua forma, teoricamente seria selecionado não pelo nosso sistema sensorial, mas sim pelos cupins e seus predadores. É necessário ressaltar que o argumento pode ser utilizado para suportar o contrário: o fato de para mim se parecer um cupim, não significa que para o cupim ou seu predador, ele se pareça.

Em um cenário hipotético em que se admita que exista um mimetismo visual, pode-se fazer a mesma pergunta que Wilson (1971) lançara para formigas: quem está sendo enganado? São duas as possibilidades: predadores ou hospedeiros. Se essas adaptações servissem para enganar os cupins, é razoável inferir, tal como Parker (2016) o fez para mirmecófilos, que seria a partir de similaridade tátil. Acredito que haja evidências, no entanto, que sugerem que termitófilos podem ter seu mimetismo direcionado a predadores. Uma das informações vem de um registro de observações de campo feitas por Akerman e Boyce (*apud* Warren, 1920). Trata-se de uma espécie termitófila, *Paracorotoca akermani* (Warren, 1914) (Corotocini) onde seu hospedeiro, *Trinervitermes trinerviformis* (Holmgren, 1913) (Blattodea, Nasutitermitinae) possui um comportamento particular quando exposto a luz: eles vibram o corpo. O ponto pertinente é que os termitófilos agem da mesma maneira, vibrando como os cupins.

Uma outra observação foi feita em *Corotoca melantho* e seu hospedeiro, *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901), pelo autor, em colaboração de Carlos Moreno e Igor Eloi (Universidade Estadual da Paraíba - UEPB): quando o cupinzeiro era exposto, a tendência era os cupins se esconderem entre as galerias. O mesmo comportamento era observado em *C. melantho*, que ficava escondido junto aos cupins (fig. 1).

Uma possibilidade a ser considerada é a de Parker (*l. c.*) para formigas, de que o mimetismo sirva tanto para o predador quanto para o hospedeiro. Nesse contexto, apesar dos exemplos citados neste tópico favorecerem o cenário de mimetismo para predadores, os mesmos não invalidam a tese de que tal mimetismo também sirva para os hospedeiros

2 POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO E TAXONÔMICO DA TRIBO COROTOCINI Fenyès 1918

2.1 Família Staphylinidae Latreille 1802

A família Staphylinidae é uma das mais diversas famílias de Coleoptera, com mais de 60 mil espécies (Grebennikov & Newton, 2009). As espécies são distribuídas em quatro grupos informais, cada qual com ampla distribuição geográfica (Lawrence & Newton, 1982; Thayer, 2016): Omaliine (~11.500 spp), Tachyporine (~17.500 spp), Oxytelina (~6.000 spp) e Staphylinine (~25.000 spp).

O grupo Tachyporine é composto por 6 subfamílias, incluindo Aleocharinae, a mais diversa, com cerca de 15 mil espécies. Excetuando Tachyporinae (~1.500 spp), as demais subfamílias são pouco diversas, variando de 2 a 60 espécies. Esse grupo existe mais como conveniência do que por ser um clado propriamente dito, como salienta Thayer (2016), já que carece de sinapomorfias e é definido principalmente pela ausência caracteres encontrados em outros grupos.

2.2 Subfamília Aleocharinae Fleming 1821

Aleocharinae é provavelmente a subfamília melhor definida dentro do grupo Tachyporine, e seu monofiletismo é corroborado tanto por dados morfológicos de adultos quanto de larvas (Hammond, 1975; Ashe, 1994; Ashe & Newton, 1993). Um dos caracteres mais marcantes reconhecidamente sinapomórfico da subfamília é a estrutura do edeago, com parâmeros extremamente grandes e multiarticulados, que estão entre os mais complexos dentro de Coleoptera, excedendo todos os outros estafilinídeos, em tamanho e complexidade (Ashe, 1994).

Nenhum estudo filogenético abrangente para a subfamília foi feito e inferências filogenéticas disponíveis partem de estudos restritos de subunidades taxonômicas. Em consequência, as classificações dentro do grupo são extremamente artificiais (Ashe, 2007).

Steidle e Dettner (1993) proveram estudos preliminares para filogenia da subfamília, baseando-se em caracteres glandulares abdominais e secreções químicas. A partir desses estudos, Aleocharinae pode ser dividido em dois grupos, formados por táxons “basais” e táxons “derivados”. Os “basais” perfazem a menor parte da subfamília, constituindo um grupo parafilético, composto por 4 subtribos: Gymnusini (2 gêneros), Deinopsini (3 gêneros), Mesoporini (8 gêneros) e Trichopseniini (15 gêneros). A maior parte da família, táxons “derivados”, são caracterizados por uma sinapormofia do adulto, presença de glândulas tergaes, e três sinapomorfias larvais (glandulares e morfológicas) (Thayer, 2016). Nesse grupo estão incluídas 44 tribos, dentre essas, Corotocini.

2.3 Tribo Corotocini Fenyes 1918

Dentre os aleocharíneos “derivados”, poucos grupos possuem hipóteses de agrupamento sólidas, sendo a maioria disposta em uma grande politomia, com pouco entendimento sobre as relações internas, mesmo que alguns desses terminais sejam razoavelmente bem estudados. Corotocini está incluído nessa politomia, com outras 43 tribos e pouco pode ser falado sobre sua posição no grupo, a não ser alguns caracteres que levaram Jacobson *et al.*, 1986 suspeitarem que Corotocini pode ser grupo irmão de Termitonannini, ambos termitófilos. Essa questão será discutida adiante no contexto de seu histórico.

A tribo Corotocini foi criada em 1918 por Fenyes, incluindo 11 gêneros agrupados por caracteres que dificilmente ilustravam uma história exclusiva de um grupo monofilético: *Abtroteles* Casey, 1889, *Corotoca* Schiødte 1853, *Dorylomimus*, Wasmann, 1902, *Idiogaster*, Wasmann, 1912, *Mimeciton* Wasmann, 1893, *Mimonilla*, Wasmann, 1913, *Perinthus* Casey, 1889, *Spirachtha* Schiødte, 1853, *Termitella* Wasmann, 1911, *Termitochara* Wasmann, 1893 e *Termitothymus* Silvestri, 1901. A tribo foi caracterizada pela presença de abdômen usualmente mais ou menos dilatado, palpo labial com 3 artículos, fórmula tarsal 4-4-4 e inquilinismo.

Bernhauer *et al.* (1926), na parte de Staphylinidae do “Coleopterum Catalogus”, criaram a tribo Hydronomini que incluía Corotocini num *status* inferior, “subtribo Corotocae”. A mudança do *status* de Corotocini não foi justificada, mas a maior parte

dos gêneros foram mantidos exceto *Mimeciton*, *Mimonilla* e *Perinthus*. Adicionalmente, incluíram outros gêneros estabelecidos antes de Fenyès (1918): *Termitoptochus* Silvestri, 1910, *Termitotima* Wasmann, 1916, *Dorylocratus*, Wasmann, 1916 e *Dorylanannus* Wasmann, 1916; ou após dele: *Termitoptocinus*, Silvestri, 1921, *Thyreoxenus*, Mann, 1923, *Eburniola*, Mann, 1923, *Paracorotoca* Warren, 1920 e *Oideprosoma* Silvestri, 1920.

Até a publicação do catálogo do Bernhauer *et al.* (*l. c.*), os caracteres utilizados para inclusão de táxons em Corotocini ou “Corotocae” continuavam ambíguos e demasiadamente inclusivos, aparentemente seguindo Fenyès (1918).

Em sua monografia sobre estafilínídeos termitófilos, Seevers (1957) deu uma importante contribuição para a taxonomia e classificação da tribo Corotocini, não considerando o táxon “Corotocae” estabelecido por Bernhauer *et al.* (*l. c.*). Para esse autor, todos os Aleocharinae com fórmula tarsal 4-4-4 não deveriam ser agrupados na mesma tribo. Seevers (*l. c.*) removeu os mirmecófilos doriófilos previamente incluídos no grupo e incluiu mais de 120 espécies de termitófilos que se encaixaram no novo conceito da tribo. São quatro os caracteres de “natureza pouco usual” sugeridos pelo autor que, juntos, corroborariam o monofiletismo do grupo: 1) Fisogastria; 2) Fusão do mento ao submento; 3) Acetábulo mesocoxal não emarginado; e 4) Antenômeros apicais com 2 ou mais sensilas. Com exceção do primeiro caráter, os outros 3 foram levantados no próprio trabalho do Seevers. O autor salienta que cada um desses caracteres pode raramente aparecer individualmente em outros Aleocharinae, mas apenas em Corotocini eles ocorrem conjuntamente. A única exceção à regra de Seevers talvez seja o gênero *Termitozophilus* Silvestri, 1901, em que o mento e submento são distintos a partir de uma sutura, mas uma espécie ainda sendo descrita pelo autor, representa uma exceção e a fusão do mento ao submento possivelmente ocorreu convergentemente entre a mesma e os outros Corotocini. Seevers propôs uma divisão dos gêneros em 5 subtribos: Timeparthenina, Termitogastrina, Abrotelina, Termitocharina e Corotocina.

Sete anos antes da publicação da monografia de Seevers (*l. c.*), o trabalho de Willi Hennig (1950) sobre os métodos cladísticos havia sido escrito. O problema é que seus escritos, originalmente em alemão, só ficariam disponíveis para maior parte dos pesquisadores de língua inglesa após a versão abreviada e revisada em inglês de 1966 feita por Reinen Zanger. A incorporação propriamente dita dos trabalhos de

Hennig na academia aconteceria nesse mesmo período por Lars Brundin (1966), com seu trabalho sobre chiromídeos. De fato, alguns pesquisadores conheceram a cladística pelo próprio trabalho de Brundin, que naquela época havia sido depositado na biblioteca do Museu Britânico. Gareth Nelson, quando teve acesso ao seu trabalho, afirmou que a sensação foi ter “descoberto a lógica pela primeira vez” (Hamilton, 2013). Sendo assim, as filogenias que foram desenvolvidas no trabalho de Seevers (1957) datam de um período pre-hennigiano e, portanto, não se adere ao rigor metodológico da sistemática filogenética, mas sim na similaridade propriamente dita que, como é sabido hoje, não constitui um bom critério para revelar a história evolutiva dos seres vivos.

A fisogastria evoluiu uma série de vezes dentre os insetos termitófilos, como já discutido neste trabalho. Todos os Corotocini possuem um certo grau de fisogastria, que chega no seu maior desenvolvimento na subtribo Corotocina. A fusão do mento ao submento, que em Aleocharinae é livre e móvel, Seevers inferiu como uma estratégia ao hábito alimentar, que nesses besouros seria passiva, vinda de seu hospedeiro. Seevers ainda cita outros exemplos de Aleocharinae termitófilos que desenvolveram uma condição similar, como em *Lauella* Mann, 1921 (Termitonannini) e *Termitobaena* Bernhauer, 1915 (Termitopaediini).

A mesocoxa livre, junto ao “prolongamento pouco usual” da coxa mediana, e seus pontos de articulação distantemente separados foi interpretado por Seevers como uma consequência ao aumento do abdômen. A subtribo Corotocina, cujo abdômen é mais desenvolvido, possui ainda adaptações adicionais em relação a posição das pernas posteriores: são muito mais afastadas, mesmo em relação a outros Corotocini.

As sensilas presentes nos antenômeros apicais são caracteres que os Corotocini compartilham apenas com a tribo Termitonannini. Seevers considerou a presença das sensilas um bom carácter diagnóstico para as tribos, já que o tipo encontrado é incomum em outros Aleocharinae.

A última revisão tribo Corotocini feita por Jacobson *et al.* (1986), dentro do paradigma da sistemática filogenética, incluiu todos os gêneros da tribo e resultou no estabelecimento de quatro novos gêneros, duas novas combinações e duas espécies novas. A classificação de Jacobson *et al.* (*l. c.*) também sofreu uma série de mudanças em relação a de Seevers (1957). A revisão resultou em dez subtribos, assim como também foram utilizadas categorias alternativas entre tribo e gênero, que

emergiram dos padrões de ramificações encontrados na análise filogenética. Uma série de novas subtribos surgiram a partir da quebra de Termitogastrina e Abrotelina, e Termitocharina não foi considerada e o seu único gênero, *Termitochara* Wasmann 1893, passou a ser *incertae sedis*. Jacobson *et al.* (l. c) adotaram os caracteres diagnósticos propostos por Seevers, mas reiteraram que por conta de os mesmos não serem exclusivos da tribo, não atestariam que a mesma seria monofilética. Deram atenção especial a presença de sensilas no último antenômero e o fato do mesmo ser exclusivamente compartilhado com Termitonaninni. Isso porque uma outra suposta sinapomorfia aparecera nos estudos de Pasteels (1969), um dos autores do então trabalho, onde um sistema glandular no tergito VII estava presente nas duas tribos, mas em nenhuma outra fora dela.

A análise filogenética de Jacobson *et al.* (1986) baseou-se em caracteres morfológicos, incluindo também informações de sistemas glandulares e marca a última grande revisão feita da tribo Corotocini.

A tribo tem distribuição pantropical, com 201 espécies, quase todas associadas a cupins da subfamília Nasutitermitinae. Apesar de algumas inferências e comparações de dados encontrados tanto no trabalho do Seevers (1957) quanto no de Jacobson *et al.* (1986), essas informações já estão desatualizadas e nenhum estudo de biogeografia cladística e de coevolução foi feito no grupo.

2.4 Subtribo Corotocina

A subtribo Corotocina foi criada por Seevers (1957) para agrupar sete gêneros de aparência particular: *Corotoca* Schiødte 1853 (cinco spp.), *Spirachtha* Schiødte, 1853 (três spp.), *Termitomimus* Tragardh, 1907 (12 spp.), *Termitoptocinus* Silvestri, 1921 (quatro spp.), *Termitopullus* Reichensperger, 1922 (cinco spp.), *Eburniola* Mann, 1923 (três spp.) e *Thyreoxenus* Mann, 1923 (11 spp.). As adaptações observadas por Seevers estão relacionadas principalmente ao abdômen e tórax. O abdômen é extraordinariamente fisogástrico, e em alguns casos apresenta pseudoapêndices; e alguns gêneros são fisotorácicos. Seevers reconheceu que o grau de fisogastria talvez seja um caráter subjetivo, já que não apenas varia interespecificamente, mas também por se tratar de um desenvolvimento pós-imago, variando

intraespecificamente, o que pode trazer uma dificuldade acertar sobre a identidade de uma espécie utilizando apenas esse caráter. No entanto, um caráter diagnóstico útil sugerido por Seevers são os prolongamentos laterais do endoesternito, possivelmente relacionado, já como comentado, ao próprio abdômen volumoso.

Em Jacobson *et al.* (1986) o ramo “Corotocina”, inclui todas as subtribos (quatro, incluindo Corotocina) com fórmula tarsal 4-4-4, paratergitos membranosos e fisogastria bem desenvolvida. Outros grupos também podem apresentar a mesma fórmula tarsal, mas os dois últimos caracteres asseguram a definição do ramo. Para a subtribo Corotocina, em adição aos caracteres já mencionados em Seevers (1957), Jacobson *et al.* (*l. c.*) observaram aqueles relacionados à estrutura da glândula da região occipital e presença de glândulas pareadas abdominais que se abrem em dutos esclerotizados no ventrito VIII e redução das peças bucais.

Um dos resultados sobre as relações internas em Corotocina e que não foram previstas na monografia de Seevers, foi a formação de um grupo monofilético incluindo *Corotoca* e *Spirachtha*. A esse ramo, Jacobson *et al.* (*l. c.*) chamaram de grupo “Corotoca” cuja sinaporfia é a presença de placas de esclerotização secundária na região occipital, onde se abrem glândulas especializadas. Nos outros gêneros da subtribo, do qual o grupo “Corotoca” é irmão, as glândulas se abrem logo na porção posterior da cabeça e não na região occipital. No presente trabalho os dados sugerem que a presença de sensilas no terceiro e penúltimo antenômero também podem ser sinapomorfias do grupo “Corotoca”.

A subtribo Corotocina atualmente é formada por 63 espécies divididas em 16 gêneros de distribuição neotropical.

Provavelmente seja possível afirmar que os Corotocina atingiram o mais alto grau de adaptação a termitofilia. Com adição à fusão do mento ao submento que, segundo Seevers (1970), foi uma adaptação à alimentação passiva em termitófilos, provavelmente o aumento do abdômen e a redução das mandíbulas sejam especializações no mesmo sentido. Nesse contexto é interessante notar que justamente nos grupos em que a fisogastria mais se desenvolveu foi naqueles em que as mandíbulas foram reduzidas. Levando em consideração que os cupins parecem “lamber” as áreas membranosas desses termitófilos, se os mesmos obtêm algum recurso a partir desse comportamento, a alimentação passiva poderia ser uma boa hipótese. Não há nenhum estudo detalhado nesse quesito, mas há hipótese de que os sistemas glandulares associados a esses organismos associados a insetos

sociais possam servir para produzir compostos de interesse nutricional aos cupins, sendo uma espécie de “suborno” para poder ficar no ninho (Hölldobler, 1970). Pode ser que o ato de lamber as partes membranosas dos besouros seja apenas um subproduto das adaptações dos besouros e realmente não têm um benefício aos cupins, que apenas imitam o comportamento que direcionam as ninfas. Partindo da premissa que o primeiro cenário esteja correto, uma outra informação que pode corroborar essa especialização em *Corotocina* é a morfologia da mandíbula de *Corotoca hitchensi* **sp. nov.**. A curvatura do ápice da mandíbula para a região externa não parece fornecer qualquer vantagem a um hábito predador, mas pelo contrário: provavelmente é um indício que a perda da funcionalidade “original” da mandíbula não seria penalizada pelo filtro da seleção natural. Essa hipótese segue a premissa de Seevers (1957) de que os termitófilos predarem os cupins não seria uma estratégia evolutiva estável e seria mais vantajoso se a alimentação fosse passiva. Cassiano Sousa Rosa (2012), no entanto, demonstrou a partir de um estudo de cadeias tróficas, utilizando isótopos de nitrogênio, que, apesar de ser improvável que *Corotoca melantho* prede seu hospedeiro, o mesmo possui um valor isotrópico muito discrepante daqueles dos operários. Esses valores deveriam ser similares, como foi encontrado em um estudo citado pelo autor, ainda não publicado, com três espécies de cupins em que o operário possuía o nível isotrópico similar ao do soldado, que são alimentados por eles. Isso sugere que talvez os termitófilos estão se alimentando de outras fontes, que o autor hipotetiza como sendo outros invasores dos ninhos.

3 GÊNERO *COROTOCA* SCHIØDTE 1853

3.1 Histórico do gênero *Corotoca* Schiødte 1853

Em 1853, Jørgen Matthias Christian Schiødte publicou um artigo na *Proceedings of the Zoological Society of London* com o intuito de comunicar o primeiro registro de animais vivendo junto a térmitas, fenômeno conhecido até então apenas para formigas. O material, Coleoptera, foi coletado pelo seu colega Johannes Theodor Reinhardt, curador do Museu *Königlichen Naturhistorischen* (hoje Museu de Zoologia da Universidade de Copenhague), enquanto visitava o Brasil, como auxiliar do paleontólogo Peter Wihelm Lund. A coleta foi feita em Minas Gerais, Lagoa Santa (Schiødte, 1853) entre 17 de fevereiro a 15 de março de 1852 e o cupim posteriormente foi determinado como *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri 1901) (Seevers 1957). Schiødte (1853, 1854) identificou o material de Coleoptera como pertencente à família Staphylinidae e ao grupo Aleocharini, o último criado por Erichson em 1837 para incluir 22 gêneros que atualmente fazem parte da subfamília Aleocharinae (Bouchard *et al.*, 2011). Schiødte comparou esses espécimes às espécies dos gêneros *Lomechusa* Gravemhorst 1806 e *Dinarda* Leach 1819, muito embora as singularidades morfológicas encontradas nesses exemplares, não foram observadas em qualquer outro táxon até então descrito. Um novo gênero, *Corotoca*, foi criado por Schiødte (1853) para incluir as duas espécies de estafilínídeos termitófilos presentes no material analisado: *Corotoca phylo* e *Corotoca melantho*. Da primeira espécie havia exemplares macho e fêmea e da última apenas fêmea.

Schiødte (1853) em seu primeiro artigo sobre *Corotoca* não forneceu uma descrição completa do gênero. Apontou apenas o que provavelmente considerou características conspícuas, em relação ao formato do abdômen e ao tamanho do corpo. Sobre o abdômen, relatou que eram “construídos de maneira extraordinária, sendo membranosos e de tamanho imenso”. Para o comprimento do corpo dos estafilínídeos termitófilos em questão, pontuou cerca de 3mm da frente ao segundo segmento abdominal. A escolha do segundo segmento para fins de medida certamente não foi arbitrária. Isso porque a partir do terceiro segmento, o abdômen é recurvado sobre a região dorsal do corpo, fazendo com que aumente a altura, mas não o comprimento. Além do abdômen membranoso, Schiødte elencou mais uma série de dados morfológicos usados como diagnose do gênero: estrutura córnea em

forma de gancho no final do lobo anterior da maxila, palpo maxilar com 3 artículos, lígula arredondada e paraglossa reduzida, tarso com 4 artículos e primeiro artículo da perna posterior alongado.

Em seus artigos subsequentes, Schiødte (1854, 1856), forneceu redescritções completas do gênero, assim também o fez Seevers (1957) e Jacobson *et al.* (1986). No entanto, nenhum outro autor posterior a Schiødte forneceu diagnoses para o grupo, podendo ser obtida apenas indiretamente pela chave de gêneros da monografia de termitófilos de Seevers (1957) e filogenia da tribo Corotocini de Jacobson *et al.* (1986).

Mann (1923) descreveu *Corotoca guyanae* a partir de sete espécimes fêmeas coletados em 1920 pelo termitólogo Alfred Emerson, em ninhos de *Constrictotermes cavifrons* (Holmgren 1910) em Kartabo, Guiana. Essa espécie foi caracterizada pela dimensão do pronoto, tamanho e forma do terceiro artículo do palpo maxilar e forma do élitro.

Depois de 34 anos Seevers (1957) em sua monografia sobre besouros termitófilos, descreveu *Corotoca araujo* a partir de espécimes coletados pelo termitólogo Renato Lion de Araujo em 1952, vivendo em ninho de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri 1901) no Rio Pardo de Minas, Minas Gerais, Brasil. Seevers (*l. c.*) caracterizou a nova espécie pelo tamanho menor, coloração distinta e ausência ou poucas cerdas nos ventritos, além da dimensão do pronoto. Na mesma monografia, redescreveu o gênero, e as três espécies anteriormente descritas, como também disponibilizou a primeira chave de identificação para todas as espécies.

Baseado em parte do material de Seevers e novos exemplares, Fontes (1977) redescreveu *C. melantho*, *C. phylo* e descreveu *C. seeversi*. Apesar das distinções de Fontes estarem biologicamente e morfologicamente corretas, o autor cometeu um equívoco de natureza taxonômica: em seu trabalho, descreveu uma espécie, *C. seeversi* que corresponde a *C. phylo* e identificou vários exemplares como essa última espécie, que na verdade tratava-se de uma espécie desconhecida. Zilberman (2018), após estudar o tipo de *C. phylo*, publicou um artigo propondo *C. seeversi* como um sinônimo júnior de *C. phylo* e descreveu uma nova espécie, *Corotoca fontesi*, baseada no material tratado por Fontes como *C. phylo*.

Fontes (*l.c.*) chamou a atenção para a forma do abdômen e ao aspecto transversal dos ventritos V-VI em *C. melantho*, algo já mencionado por Schiødte (1853, 1856), mas ignorado por outros autores. Também incluiu dados sobre a

distribuição de cerdas do mento, quetotaxia do ventrito VII, e dimensão dos lobos mediano e laterais do edeago. Além disso, demonstrou o dimorfismo sexual em relação a região mediana do ventrito III, esclerosado próximo a margem posterior (fêmea) ou todo esclerosado (macho). Em relação a *C. phylo* (atualmente *C. fontesi*), observou a distribuição das cerdas no mento, o aspecto membranoso da região lateral do abdômen, o alto grau de desenvolvimento do segmento VII e a forma dos ventritos IV-V quase quadrangular. Baseado na análise morfológica comparativa, Fontes considerou *C. seeversi* (atualmente *C. phylo*) próxima de *C. phylo* (atualmente *C. fontesi*), por apresentarem pontuações semelhantes na cabeça, 4 cerdas longas alinhadas transversalmente no vértice, abdômen membranoso lateralmente, ventritos V-VI próximos a um formato quadrado, não alcançando a região lateral do abdômen e cerdas curtas do mesmo comprimento no ventrito VII.

Zilberman (2018) reiterou as descrições de Fontes, aplicando corretamente os nomes de cada uma, assim como ampliou as descrições e resolveu confusões em relação a morfologia pendentes na literatura. No seu trabalho, o autor acrescenta novas informações acerca das diferenças entre as espécies -*C. phylo* e *C. fontesi*- a partir da forma do tergito I, quetotaxia do tergito X e forma e quetotaxia do labro. Zilberman (*l. c.*) também resolveu um problema em relação à presença ou ausência de asas membranas no gênero, até então conflituosa, mostrando que em *C. phylo*, *C. fontesi* são presentes. A presença de sensilas no terceiro e penúltimo antenômero entrou na descrição de *C. fontesi* e posteriormente se mostrou como uma possível sinapomorfia do grupo *Corotoca*. O autor acrescentou informações sobre o dimorfismo sexual em *C. fontesi*, mostrando a presença de uma mancha losangular na região mediana posterior do metaventrito e que varia quanto a pigmentação em machos e fêmeas; essa informação também se mostrou relevante para a definição de um subgrupo de *Corotoca*, em que todos compartilham essa mesma mancha. Informações sobre a ausência do esternito IX em fêmeas foi uma informação que se mostrou verdadeira para toda tribo Corotocini.

3.2 Dados Biológicos

Os dados registrados até o momento, indicam que as espécies de *Corotoca* tem como hospedeiro obrigatório, cupins do gênero *Constrictotermes* Holmgren 1910 (Termitidae), um gênero com 6 espécies descritas que ocorre na América do Sul e Central (Constantino, 2015). Na data da publicação da monografia de Seevers (1957), havia apenas três espécies, fazendo com que o autor inferisse que o pequeno tamanho do gênero havia limitado o número de inquilinos. Atualmente, é conhecido termitófilos apenas em *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri 1901) e *Constrictotermes cavifrons* (Holmgren 1910), mas pelo menos de duas a três espécies de *Corotoca* podem ocorrer em uma única colônia de *Constrictotermes sp.* Devido a dificuldade de criar termitófilos em laboratório, as inferências em relação a sua biologia acabam sendo generalizadas a partir de observações pontuais que são feitas em outras espécies de hábitos similares.

3.2.1 Viviparidade: O problema da terminologia

Hagan (1948) definiu viviparidade em insetos estritamente como o processo de “dar à luz a uma prole viva que já havia eclodido do ovo dentro do corpo da mãe”. O autor, no entanto, reconheceu o fato de que algumas espécies podem depositar ovos com embriões em diferentes estágios de desenvolvimento e lido com esse processo como um fenômeno diferente, chamado de “viviparidade”.

Hagan (1951) posteriormente classificou a viviparidade dos insetos em quatro grupos, baseado nas modificações relacionadas às estratégias utilizadas para nutrir o embrião durante seu desenvolvimento.

Ovoviviparidade: o ovo contém vitelo suficiente para nutrir o embrião até eclodir. Nenhuma estrutura especial está associada ao processo de nutrição;

Viviparidade Adenotrófica: o ovo contém vitelo suficiente para nutrir o embrião até eclodir. Estruturas especiais estão associadas ao processo de nutrição;

Viviparidade Hemocélica: o desenvolvimento do embrião ocorre na hemocèle, não nos dutos genitais. A nutrição do embrião é derivada dos tecidos maternos;

Viviparidade Pseudoplacental: o embrião obtém ao menos parte da nutrição por meio de uma pseudoplacenta.

A terminologia adotada para classificar a viviparidade é muitas vezes confusa e varia de autor para autor. Sellier (1955) sugeriu que qualquer espécie que retesse e incubasse o ovo, mesmo que por um período curto, deveria ser classificada como ovovivípara. No entanto, Weber (1953) previamente considerou a ovoviviparidade quando as larvas eclodem do ovo durante ou imediatamente depois da oviposição. Weber (*l.c.*) também seguiu a definição estrita de viviparidade de Hagan (1948), que lida apenas com espécies em que a larva, e não o ovo em qualquer circunstância é depositada.

O que deve ser observado, no entanto, é que essas classificações, como observa Bontems (1984), podem não ser úteis, dependendo do contexto. Bontems (*l.c.*) em seu *paper* sobre viviparidade em Chrysomelidae, mostrou que há espécies em que durante o período reprodutivo, é possível observar a deposição de ovos com embriões em diferentes estágios de desenvolvimento e até a larva completamente desenvolvida. Baseando-se nessas observações, o autor decide adotar a classificação de Carayon (1961), que considera viviparidade qualquer espécie em que pelo menos parte do desenvolvimento ocorre dentro do progenitor (que concorda com o conceito de viviparidade abordado aqui).

A dificuldade de classificar coisas que compõe uma fração de um gradiente é o que Dawkins (2011) chamou de “tirania da mente descontínua” e, de fato, essa dificuldade pode gerar pseudoproblemas associados às discussões infrutíferas que nos afastam do foco do que de fato é o real problema. Nossa possibilidade de diferenciar ovoviviparidade de larviviparidade é o fato de que os estágios intermediários entre os dois extremos do espectro estão faltando ou foram perdidos durante a história evolutiva. Sendo assim, quando lidamos com um *continuum*, talvez há casos em que seja importante lidar com questões sobre as implicações evolutivas e ecológicas de se manter esse gradiente, ao invés de tentar categorizar alguma coisa que talvez não seja categorizável.

Neste trabalho, primeiramente diferencia-se viviparidade de oviparidade:

Oviparidade: deposição do ovo em que o desenvolvimento do embrião ocorre completamente fora do organismo parental;

Viviparidade: deposição do ovo já incubado dentro do organismo parental (não importando o estágio de desenvolvimento do embrião) ou deposição da larva, sem o ovo, já completamente desenvolvida.

A definição de viviparidade abre, então, a possibilidade de uma subdivisão:

Ovoviviparidade: um tipo de viviparidade, em que a larva sai do ovo imediatamente ou posteriormente, seguindo da oviposição.

Larviviparidade: um tipo de viviparidade, em que a larva é depositada completamente desenvolvida, sem o ovo, ou sai do ovo durante a oviposição.

3.2.2 Aspectos gerais da viviparidade

A viviparidade é caracterizada pela retenção de ovos fertilizados no trato reprodutivo da fêmea. Nesse caso, o desenvolvimento do embrião ao invés de ocorrer no ambiente externo, ocorre dentro do abdômen da fêmea (Hagan, 1948; Clutton-Brock & Scott, 1991). O fenômeno é amplamente distribuído em vertebrados, com notável exceção das aves (Blackburn, 1986), e evoluiu independentemente em mais de 150 linhagens. Mesmo que em insetos a viviparidade seja proporcionalmente rara, o número de registros para espécies que apresentam esta condição vem crescendo e hoje engloba uma gama de grupos taxonomicamente diversos (Hagan, 1951, Meier *et al.*, 1999).

Até o momento, publicações sobre viviparidade em insetos são escassas, e os principais trabalhos são os de Hagan (1948, 1951). Em relação a Coleoptera, esse autor compilou casos de viviparidade para Micromalthidae, Staphylinidae e Chrysomelidae. Mais de 50 anos depois, o fenômeno também foi registrado para três tribos de Tenebrionidae (Tschinkel, 1978; Iwan, 2000; Dutrillax *et al.*, 2010), para Carabidae do gênero *Pseudomorpha* Kirby 1825 (Liebherr & Kavanaugh, 1985), e para Cerambycidae do gênero *Borneostyrax* Gabris 2016 (Gabris *et al.*, 2016). Glaçon-Deleurance (1963) pontuou que besouros da tribo Leptodirini (Leiodidae), grupo extremamente modificado devido ao hábito cavernícola, aparentemente deposita um único ovo já com a larva completamente desenvolvida.

Pode-se dizer que a viviparidade é uma forma de cuidado parental e, por definição, necessita da realocação de recursos do organismo parental com a prole. O conceito foi primeiramente desenvolvido por Ronald A. Fisher (1930) que entendeu que os recursos disponíveis na vida individual de um organismo é limitado e distribuído entre aqueles dedicados à reprodução e outros para o resto do organismo parental. Fisher (*l. c.*) utilizou o termo “despendido parental” (parental expenditure) referindo-se à quantidade de recursos investidos. Robert Trivers (1972) chamou o

fenômeno de “investimento parental” (parental investment) e definiu como “todo e qualquer investimento dos pais em um descendente individual, acrescentando sua chance de sobrevivência em detrimento da capacidade dos pais de investir em outra prole”. A capacidade do progenitor em produzir descendentes viáveis é equivalente em falar de sucesso reprodutivo, ou “fitness”. Levando em conta que a quantidade de recursos é limitada, como comentado acima, a quantidade relativa de investimento parental de um progenitor para cada prole (e, em consequência seu número) pode variar de acordo com o tipo de estratégia reprodutiva adotada por uma certa espécie. É possível afirmar que algumas estratégias são melhores em aumentar o sucesso reprodutivo do progenitor que outras – produzindo um número maior de descendentes capazes de sobreviver.

Já que a seleção natural nem sempre encontra a “melhor” solução para um problema, talvez seja interessante endereçar a seguinte pergunta: o relativo baixo número de ocorrências de viviparidade em insetos é um reflexo de necessidades específicas de alguns poucos grupos e essa não poderia ser uma boa estratégia para o resto, ou é uma estratégia “superior” que foi alcançada por alguns grupos e foi inalcançável ao longo da história evolutiva das outras linhagens? George C. Williams (1966) argumentou que a relativa baixa ocorrência do fenômeno em insetos é devido ao fato que essa estratégia reduziria o *fitness* da maior parte dos insetos. Então, ao invés de ser uma estratégia interessante para maior parte dos insetos, trata-se de algo com valor adaptativo apenas em circunstâncias especiais. Williams (*l. c.*) entendeu que essas circunstâncias são aquelas em que a história natural de um organismo reduz a viabilidade e efetividade de nichos protegidos para o estágio de ovo. Sendo assim, o organismo parental retém o estágio de desenvolvimento que apresentaria um risco se se procedesse fora dele. Sendo assim, no momento que a retenção dos ovos no abdômen representasse um ganho no sucesso reprodutivo que extrapolasse o *fitness* relativo de outra estratégia como a oviparidade, a seleção agiria positivamente para a condição vivípara. Williams (*l. c.*) explica inclusive que isso pode ser explicado a partir de fatores demográficos de taxas de nascimento e mortes de estágios jovens, e esse cenário que favorece a viviparidade, o autor chamou de *optimum shift towards viviparity*.

Em *Corotoca*, mesmo que inicialmente a viviparidade possa ter sido suficientemente explicada pela hipótese de Williams, em tópicos posteriores será

sugerido que a função primordial do fenômeno em *Corotoca* atualmente está relacionada à dispersão.

3.2.3 Um estudo da viviparidade e biologia reprodutiva em *Corotoca*

Até então, pouco era conhecido sobre a biologia e o ciclo de vida de *Corotoca*, tal como para maior parte da tribo, devido principalmente a dificuldade de criar esses besouros fora do ninho (Jacobson *et al.*, 1986). O que se sabe, desde a descrição original de *C. melantho* e *C. phylo* no entanto, é que o gênero apresenta a condição vivípara.

Desde o início desse projeto, durante a dissecção das fêmeas das espécies de *Corotoca*, parte do ciclo de vida começou a se esclarecer. Foi observado que uma fêmea é capaz de carregar pelo menos três ovos, um no ápice, ocupando os segmentos V-VII e outros dois na base, ocupando o segmento IV. Cada ovo carrega um embrião em diferente estágio de desenvolvimento. O primeiro embrião a se desenvolver é o do ovo localizado no ápice do abdômen. Após a deposição dessa larva, um dos embriões dos ovos basais se desenvolve em uma larva que por sua vez migra para região apical, permanecendo na mesma posição da primeira larva (figs. 251-258). Devido a posição da larva no ápice do abdômen permanecer com a região dorsal virada para região posterior, e ter encontrado um espécime de *C. melantho* com a larva presa ao abdômen pela região da cabeça, foi presumido inicialmente que a larva sairia de costas e naquele estágio (fig. 259). Informações de campos discutidas mais abaixo, mostram que essa hipótese era equivocada, e a larva é depositada em outro estágio de desenvolvimento e com a região anterior voltada para frente. Não se sabe se após a deposição da terceira larva, tem-se o fim da prole ou recomeça o ciclo.

Na mesma época em que a investigação se realizava através de dissecção de material já coletado, Mário Herculano de Oliveira e outros alunos da UEPB, em Campina Grande na Paraíba, tentavam entender por que larvas e adultos de *Corotoca* spp. apareciam na trilha de forrageio dos cupins. Nessas observações Mario e colaboradores verificaram que *Corotoca* spp. colocava a larva na trilha de forrageio, em cima dos operários de cupim. Essa observação resultou em uma *short communication*, enviada para publicação (Oliveira *et al.* 2018).

Essa observação respondia parcialmente algumas questões e levantava muitas outras. Decidi então trabalhar em parceria com outros alunos da UEPB, Carlos Moreno e Igor Eloi e com a professora Dr. Avany Bezerra Gusmão, para realizar um trabalho que visa revelar e discutir mais profundamente o ciclo de vida desses termitófilos. Os resultados e discussões a seguir são frutos dessa parceria.

3.2.4 (Lar)viviparidade em *Corotoca*

As informações de campo auxiliam a entender mais claramente o que talvez seja o real significado evolutivo da viviparidade em *Corotoca*. Observações noturnas foram feitas durante 16 a 20 de abril de 2018. Carlos Moreno e Igor Eloi também realizaram observações preliminares entre novembro de 2017 e janeiro de 2018.

Durante essas observações, verificou-se que a fêmea de *Corotoca* sp. sai do ninho junto aos cupins nas colunas de forrageio. A distância percorrida pelo besouro aparenta variar entre as espécies ou mesmo em relação ao fluxo de cupins presente na coluna (premissas que necessitam ser testadas). O que se pode afirmar, no entanto, é que se o fluxo de cupins está fraco, o besouro não aparece; se aparecer, não irá muito longe, e em seguida voltará para o ninho. Se o fluxo de cupins está intenso, a fêmea de *Corotoca* sp. pode percorrer uma distância maior, até o ponto que para e então expela a larva que estava em seu abdômen, em um estágio diferente daquela encontrada dentro do abdômen durante as dissecções. A larva fica pendurada no abdômen da fêmea até acertar a cabeça de algum operário. É possível que essa tentativa seja malsucedida e a larva simplesmente caia num galho ou qualquer outro lugar. Quando a mesma acerta a cabeça do cupim, o cupim anda até um certo momento em que a larva se desprende dele e se enterra. Tentativas de criar a larva utilizando o solo ao redor do cupinzeiro e uma larva recém expelida, mostrou que a mesma passa pelo menos dois a três dias enterrando-se e voltando para a superfície. Depois desse tempo, a larva fica enterrada e dificilmente é possível vê-la novamente. Mesmo quando ela era artificialmente desenterrada, rapidamente ela voltava para o fundo do solo. Nenhuma informação adicional foi obtida e restam uma série de questões: *Corotoca* sp. chega em que estágio ao ninho? O ato de se enterrar é para empupar? Do que a larva se alimenta?

A razão pela qual a fêmea, quando o fluxo de forrageio não é intenso, sai do cupinzeiro e volta sem mesmo ter depositado a larva continua sem resposta: pode ser que a fêmea sinta um “alarme falso”, saia para checar a temperatura ou mesmo verificar o fluxo de cupins. Por que sair apenas quando o fluxo de cupins está alto? Carlos Moreno lançou a hipótese de que a chance de o besouro ser predado durante o forrageio é menor em meio a uma grande quantidade de cupins. Se a ideia do mimetismo visual estiver certa, e de fato é defensável, a hipótese de Carlos pode ser corroborada por uma teoria mais geral de W. D. Hamilton (1970) em que em seu trabalho, teoriza sobre por que animais andam em grupos. O autor argumentou que uma das razões para os animais andarem em grupos, é a menor chance do indivíduo -que faz parte do grupo- ser predado, em detrimento do comportamento de andar sozinho. Existe uma geometria envolvida na hipótese, em que os indivíduos ao centro teriam melhor chance de escapar de uma predação do que aqueles da margem. Por mais que seja certo afirmar que, hipoteticamente, a fêmea de *Corotoca* sair com mais 9 cupins a chance de ser predada, em média, fosse maior do que se saísse com 99 cupins, a matemática não seria simples ao ponto de obtermos números como, respectivamente, $1/10$ e $1/100$. A posição do termitófilo dentre os cupins é importante. No raciocínio de Hamilton (*l. c.*) organismos dispostos à margem do grupo são mais suscetíveis a predação pelo fato de estarem mais pertos de um suposto predador. Faz sentido, ao pensar em economia de energia, que um predador vá preda a presa mais próxima a ele. Diante deste fato, uma informação interessante é provida a partir da observação de Igor Eloi: *Corotoca sp.* parece sempre ocupar o meio das colunas de forrageio, nunca caminhando pelas bordas. Se esse comportamento é resultante dessa questão geométrica da relação entre grupos e predadores é algo a ser discutido.

Outra hipótese está relacionada a deposição da larva. A fêmea de *Corotoca* coloca a larva em cima do operário de cupim, o qual será responsável por dispersar a larva até um certo ponto – o ponto em que ela se desprende do cupim e sai pelo solo, enterrando-se. Quando se tem um fluxo maior de cupins, e a fêmea se encontra no meio destes durante o forrageio, a chance de a fêmea ter sucesso na deposição da larva é maior. Também teoricamente é menor o tempo em que ela fica tentando “encaixar” a larva no dorso do operário, o que traria também uma vantagem, já que menos tempo fora do ninho significa menos tempo submetida às condições adversas de predação.

A viviparidade nesse ponto pode ser compreendida como tendo a função de assegurar o estágio larval que será depositado em um tempo específico, o de forrageio dos cupins. Qual seria a vantagem de depositar a larva fora do ninho? Não seria vantajoso utilizar a proteção do ninho, uma “fortaleza”, para desenvolver a larva? Provavelmente não. A estratégia de *Corotoca* é possivelmente a mais derivada dentre os termitófilos, e a que talvez tenha maior sucesso em aprimorar o *fitness*. A dispersão tem que ocorrer de alguma forma. Pensando no caso da fêmea de *Corotoca* se dispersar, se por acaso for predada, não apenas o organismo parental será afetado, mas também todo o *potencial de prole* que ele carrega. A estratégia, então, é a larva, uma por vez – e é por essa razão que o desenvolvimento dos embriões ocorre em tempos diferentes – ser depositada na trilha de forrageio e levada pelos cupins, para que a chance de dispersão aumente e a perda, quando ocorrer, afetar apenas um indivíduo da prole, e não toda ela. O argumento está sintetizado no esquema da figura 2. Como pontuado anteriormente, até o momento acredita-se que a fêmea tem um limite de apenas três indivíduos por prole, mas quanto maior a prole, mais forte se torna o argumento.

Teoricamente um jeito de testar o número mínimo da prole, além de três, é pela ideia de Carlos Moreno e Igor Eloi: marcando os espécimes. Apesar de ambos terem tentado marcar as fêmeas que saíram na trilha para colocar a larva, não teve nenhuma situação em que essas fêmeas foram vistas novamente. A ideia inicial era que, se uma fêmea colocasse mais de três larvas, a partir do monitoramento do mesmo ninho, ela poderia aparecer mais de três vezes para a deposição do imaturo.

4 OBJETIVOS

- Realizar a análise cladística visando testar o monofilia do gênero *Corotoca* e estabelecer a relação entre as espécies a partir de caracteres morfológicos e biológicos;
- Revisar taxonomicamente o gênero *Corotoca* e propor novas combinações, quando necessárias, a luz dos resultados da análise cladística.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Coleta

A coleta de espécimes de *Corotoca* segue o padrão para termitófilos no geral (Kistner, 1976): quebra-se o ninho e procura-se manual e ativamente pelos besouros. Esse método é invasivo, mas como sabe-se que a fêmea sai do ninho para depositar a larva, é possível coletá-la também de forma menos invasiva a partir do monitoramento do ninho. Neste trabalho coletas foram feitas na caatinga, Paraíba, em São João do Cariri, entre os dias 16 e 20 de abril de 2018 pelo fim da tarde, quebrando os ninhos e procurando ativamente pelos espécimes; e também a noite, durante o monitoramento do ninho, enquanto *Corotoca* sp. saia na coluna de forrageio.

5.2 Material examinado

A coleção da tribo Corotocini armazenada no Museu de Zoologia da USP (MZSP) conta com mais de 1.190 espécimes, sendo a maior parte preservada em álcool e compreende cerca de 32 espécies em 16 gêneros e 5 subtribos. Estão incluídos cerca de 130 espécimes de *Corotoca*, representando todas as espécies incluídas nesse trabalho. Também estão depositados no MZSP um parátipo de *C. araujo*i e holótipo e parátipos de *C. seeversi* (syn. de *C. phylo*).

O material tipo de *C. melantho* e *C. phylo* foram analisados a partir de fotografias fornecidas pelo Museu de História Natural da Dinamarca (NHMD). Os tipos

de *C. guyanae* Mann, 1923 e *C. araujo*i Seevers, 1957 foram analisados e estão depositados na coleção do Field Museum of Natural History (FMNH). Também foi estudado material da coleção da Universidade Federal do Paraná (UFPR), setor Palotina e de coletas realizadas na Paraíba, em São João do Cariri.

5.3 Descrição e redescrição das espécies

Com exceção das espécies novas, que são listadas em ordem alfabética, as demais são apresentadas na ordem temporal de descrição.

5.4 Terminologia

Os termos anatômicos utilizados seguem principalmente Blackwelder (1936). Termos relacionados à quetotaxia do mento, labro e tergitos e ventritos VIII seguem, quando possível de inferir as homologias, Sawada (1970, 1972).

5.5 Dissecções

Para o estudo morfológico, adaptou-se os métodos utilizados por Jacobson *et al.*, 1986. Os espécimes foram colocados em solução aquosa fria de Hidróxido de potássio (KOH) a 10% por cerca de 5 a 10 horas para espécimes pouco esclerotizados (subtribo Corotocina) e cerca de 24 horas para outros grupos, até que as partes moles fossem dissolvidas, permanecendo apenas a cutícula. Os espécimes clareados dessa maneira foram lavados em água e transferidos para etanol 70%, onde poderão ser armazenados quase que indefinidamente. Os espécimes foram dissecados em etanol ou glicerina com auxílio de lupa, pinças e micro alfinetes. As partes inicialmente foram montadas em lâminas semipermanentes com glicerina e depois montadas em placas de acetato com PVP ou - para partes maiores - devolvidas para o etanol 70%.

5.6 Fotografia e ilustrações

As fotografias foram feitas com câmera acoplada ao estereomicroscópio e microscópio. A câmera para o estereomicroscópio era a padrão do Discovery .V12, e para o microscópio Carl Zeiss Axioskop foi utilizada uma câmera Lucky Zoom. Imagens multi-focais foram processadas no programa Zerene Stacker, versão 1.04. A partir das fotos, ilustrações foram feitas no Adobe Photoshop CC6 e Adobe Illustrator CC6.

5.7 Análise Cladística

A análise cladística foi implementada com base em 13 táxons terminais, por meio do programa TNT, versão 1.5 (Goloboff *et al.*, 2016). Devido ao número reduzido de terminais, foi possível realizar a busca exaustiva (opção *Implicit Enumeration* do menu *Analyze*), em que há garantia de se encontrar a(s) árvore(s) mais parcimoniosa(s) a partir do conjunto de dados. A busca foi feita com a caixa *Collapse trees after search* ativada, para que o programa não criasse nós artificialmente resolvidos, com grupos não suportados por sinapomorfias.

O valor de suporte de Bremer relativo (Goloboff & Farris, 2001) foi utilizado como índice de suporte dos ramos. O índice de Bremer absoluto mede a quantidade absoluta e evidência favorável para a existência de um clado. O grande problema do índice do Bremer absoluto (Bremer, 1994), que mede a quantidade absoluta de evidência favorável para a existência de um clado, é, como mostrado por Goloboff e Farris (2001), que o mesmo não leva em consideração a quantidade relativa de evidência contraditória e a favor de um grupo. Um grupo suportado por 5 caracteres não contraditórios, para o suporte de Bremer (absoluto), é melhor suportado que um outro com 100 caracteres e 95 contraditórios. No entanto, o primeiro caso tem-se um grupo que é relativamente mais bem suportado que o segundo, que possui quase tantas evidências a favor quanto contra. O índice de suporte de Bremer relativo, portanto, leva em conta a razão entre as evidências favoráveis e as contraditórias; e neste trabalho será mostrado em porcentagem. Um suporte relativo de “80” significa que 80% das evidências sugerem um grupo como monofilético, enquanto 20% o

contradizem como parafilético. Valores precedidos por “>” indicam que o valor é possivelmente maior que o mostrado.

Na prática, os índices foram calculados no TNT a partir da busca de árvores sub-ótimas, acrescentando o número de passos, de 1 a 10. Apesar de um método manual ser possível de ser feito, o mesmo foi otimizado em linha de comando: `sub 1 hold 2000; bb=tbr fillonly; unique*`. Ao aumentar o número de passos, por exemplo para “2”, basta substituir o número depois do *sub* para 2 e o após de *hold* (número máximo de árvores sub-ótimas que serão retidas na memória com os passos extras) 4000. Assim sucessivamente, 3/6000; 4/8000; 5/10000 etc. Para mostrar os índices, clicou-se no item *Trees > Bremer supports* e para o Bremer relativo marcou-se a opção “relative supports” e “use only trees within absolute support”.

Os cladogramas foram editados nos programas Winclada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002) e Adobe Illustrator CC8.

5.8 Grupo interno

O grupo interno foi composto por oito espécies de *Corotoca*, sendo cinco espécies anteriormente já incluídas no gênero e três espécies reveladas como novas, através da revisão taxonômica.

5.9 Grupo externo

O grupo externo foi composto por cinco espécies, escolhidas a partir de dois critérios: diversidade de táxons e disponibilidade para dissecções. Dentro da subtribo Corotocina, três espécies foram estudadas: *Austrospirachtha mimetes* Watson, 1973 *Thyreoxenus pulchellus* Mann, 1923 e uma espécie do grupo irmão de *Corotoca*, *Spirachtha eurymedusa* Schiødte, 1853. Fora de Corotocina, foram analisadas uma espécie da subtribo Termitogastrina, *Xenogaster inquilina* Borgmeier, 1950; e outra de Timeparthenina, *Termitozophilus laetus* Silvestri, 1901. O método de polarização de caracteres foi feito *a posteriori*, a partir do enraizamento no terminal mais distante

(Nixon & Carpenter, 1993); no caso, em *Termitozophilus laetus* Silvestri, 1901 (Timeparthenina).

5.10 Levantamento de Caracteres e construção da matriz

Uma busca para identificação da maior quantidade de caracteres morfológicos foi feita a partir do que foi observado e obtido nas dissecções. A comparação das estruturas entre diferentes espécies, levando em conta semelhança e posição, constituíram as hipóteses de homologia primária (Pinna, 1991). Os caracteres morfológicos abrangeram todos os tagmas do corpo (cabeça, tórax e abdômen). Também foram utilizados caracteres de biologia relacionados ao hospedeiro.

A plataforma online do MorphoBank foi utilizada para plotagem e organização dos caracteres na matriz. Os dados ficam armazenados em nuvem e então podem ser baixados em arquivos formato ".tnt" para posterior análise.

6 RESULTADOS

6.1 Análise Cladística

O levantamento de caracteres resultou em uma matriz com 68 caracteres, todos obtidos principalmente a partir de observações diretas nos espécimes inteiros ou dissecados. Alguns caracteres encontrados na literatura, às vezes, podem se apresentar de forma pouco elaborada ou controversa. Quando possível, essas informações são discutidas ao longo da listagem dos caracteres.

A análise minuciosa da quetotaxia das várias partes do corpo, levou a conclusão de que as cerdas poderiam fornecer caracteres diagnósticos estáveis. Essa decisão está de acordo com Sawada (1972), o primeiro autor a fornecer uma metodologia extensiva para estudos taxonômicos em aleocharinae, onde direciona um esforço para inferir a homologia de uma série de cerdas presente em várias estruturas. Neste trabalho o estudo da quetotaxia realizado por Sawada foi utilizado base para a análise das cerdas, o que resultou na descoberta de vários grupos em posições constantes, que demonstraram ser valiosos para a análise filogenética.

Cabeça:

0. Vértice, ocorrência, sutura longitudinal, região posterior: ausente (0); presente (1) (figs. 154, 174, 182, 183, 219).

1. Vértice, abrangência, sutura região posterior: cerca da metade do comprimento (0) (figs. 154, 174, 182); cerca de todo comprimento (1) (figs. 183, 219).

2. Vértice, ocorrência, pares de cerdas na região posterior: ausente (0) (fig. 183); presente (1) (figs. 181, 182, 184).

3. Vértice, número de pares de cerdas na região posterior: um (0) (fig. 183); dois (1) (figs. 182).

4. Olhos, proporção em relação a região lateral da cabeça: ocupando mais de 2/3 da região lateral da cabeça (0) (fig. 184); ocupando menos que 2/3 da região lateral da cabeça (1) (fig. 219).

5. Antena, proporção, segundo antenômero em relação ao terceiro: mesmo comprimento (0) (fig. 186); cerca de metade do comprimento (1) (fig. 183).

6. Antena, ocorrência, sensila no terceiro antenômero: ausente (0); presente (1) (fig. 84).

7. Antena, ocorrência, sensila no décimo antenômero: ausente (0); presente (1) (fig. 85).

8. Labro, ocorrência, complexo D2-D1 de cerdas: ausente (0) (fig. 238); presente (1) (figs. 234-237).

Sawada (1898) estabeleceu que em Aleocharinae, o labro possui três pares de cerdas principais, da região anterior para posterior: D2-D1/M2-M1/P2-P1. D2-D1 está presente no grupo interno, com exceção de *C. guyanae*. Acredito que a ausência de cerdas da epifaringe, somado a ausência de D2-D1 indique que o labro de *C. guyanae* seja reduzido a partir da região anterior. Portanto, esse caráter poderia ser redigido como “redução da região anterior do labro” que o efeito seria o mesmo. Não será aqui computado para não pesar artificialmente o mesmo caráter.

9. Labro, cerdas, posição de D2 em relação ao complexo M2-M1: localizada quase ou entre M2-M1 (0) (figs. 234, 235); não localizada quase ou entre M2-M1 (1) (figs. 236, 237).

10. Maxila, proporção, terceiro palpômero maxilar em relação ao segundo: cerca de três vezes mais longo (0) (fig. 188); cerca do mesmo comprimento (1) (fig. 187); cerca da metade do comprimento (2) (fig. 189).

11. Maxila, proporção, comprimento em relação a largura do terceiro palpômero maxilar: tão longo quanto largo (0) (figs. 187, 186); pelo menos mais 1,5 vezes mais longo que largo (1) (fig. 189).

12. Maxila, desenvolvimento do quarto palpômero maxilar: reduzido (0) (figs. 187, 188); desenvolvido (1) (fig. 189).

13. Maxila, estipe, quantidade de cerdas próximas ao primeiro palpômero maxilar: uma (0) (fig. 191); duas (1) (fig. 190); mais de duas (2).

14. Mandíbula, ocorrência, dentição ausente (0); presente (1).

15. Mandíbula, forma, ápice: acuminado (0) (fig. 66); curvado para região externa (1) (Fig. 137).

16. Mento, ocorrência, cerda pré-apical: ausente (0) (figs. 192, 193, 195, 196, 197); presente (1) (figs. 194).

17. Mento, quetotaxia, posição cerda pré-apical: próxima à apical (0) (fig. 199); próxima à proximal (1) (fig. 194, 198, 199).

18. Mento, fileira de cerdas medianas: ausente (0); presente (1) (fig. 198).

19. Mento-submento, ocorrência, sutura mediana: ausente (0) (figs. 192-198); presente (1) (fig. 199).

20. Mento, região anterior, delimitação: distinta (0) (figs. 20, 192); indistinta (1) (figs. 116, 193).

21. Lábio, número, palpômeros: um (0) (fig. 162); dois (1); três (2) (figs. 19, 45, 68, 90, 115, 143).

22. Lígula, extensão: larga (0) (figs. 19, 45, 68, 90, 115, 143, 161); estreita (1).

23. Lígula, forma do ápice: com projeção mediana (0) (fig. 161); com emarginação mediana (1) (fig. 115); retilínea (2).

24. Região occipital, esclerotização secundária de duas peças membranosas: ausente (0); presente (1) (figs. 209, 201).

25. Região occipital, placas esclerotizadas, disposição: separadas da cabeça (0) (fig. 209); unidas a cabeça (1) (fig. 201).

Tórax:

26. Pronoto, ocorrência, depressão em forma de V: ausente (0); presente (1) (figs. 202, 203).

27. Pronoto, depressão na margem anterior: fraca, região anterior retilínea (0) (fig. 203); forte, região anterior côncava (fig. 202) (1).

A grau da depressão em V no pronoto em *Corotoca* gerou as informações na literatura referentes ao número de tubérculos presentes no pronoto. Na descrição original e em artigos posteriores, Schiødte (1853, 1854, 1856) considerou o pronoto de *C. melantho* como “bituberculado” e de *C. phylo* como “trituberculado”, termos que se repetiram no trabalho de Seevers (1957), que considerou no primeiro caso, que as impressões não eram suficientemente elevadas para formar uma tuberosidade mediana, diferente do último. Fontes (1977) afirmou corretamente que alguns espécimes de *C. melantho* possuem tuberosidade suficientemente elevada para essa informação taxonômica não ser suficientemente objetiva.

A tuberosidade, no entanto, é um efeito do grau da depressão em forma de V no pronoto. Devido à presença dessa depressão em todos os espécimes, os mesmos sempre serão trituberculados. Dependendo do grau de depressão, pode-se dar a impressão equivocada de ser bituberculado. O grau de depressão varia entre grupos de espécies, e aqueles em que ela é mais acentuada (o que era tradicionalmente reconhecido como trituberculado na literatura), a região anterior é côncava; enquanto no outro caso permanece retilínea.

28. Pro-, meso- e metatórax, ocorrência, fisotoraxia: ausente (0); presente (1).

A fisotoraxia ocorre apenas em alguns grupos de termitófilos. Dentro de Corotocini é vista em *Thyreoxenus* Mann 1923 e *Nigriphilus* Jacobson *et al.*, 1986 (ambos também fisogástricos). Fora da tribo, aparece também em Termitohospitini (Aleocharinae), como registra Kanao *et al.* (2016). O descuido de Kanao *et al.* (*l. c.*) talvez tenha sido em afirmar que o caso de Termitohospitini seja único dentro de Aleocharinae, o que de fato não é, como cito os gêneros no início deste parágrafo. *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** pode ter uma tendência a desenvolver a fisotoraxia, dado que os espécimes possuem uma área membranosa mais exposta quando comparado a outras espécies consideradas não fisotorácicas. Neste trabalho, no entanto, *C. dawkinsi* não é considerada fisotorácica pelo fato de que o aumento do volume não é perceptivo e não chega nem a 1/3 do que é visto em *Thyreoxenus*.

29. Pronoto, coloração: ao menos parte castanha (0) (figs. 5, 9, 12, 77, 105, 108, 132, 150, 154, 174); preta (1) (figs. 34, 38, 58, 62).

30. Pronoto, ocorrência, cerdas longas: ausentes (0); presentes (1) (figs. 184, 202, 203).

31. Pronoto, quetotaxia: um par na região látero-mediana (0) (fig. 204); um par na região látero-mediana e outro na margem lateral (1) (fig. 205); em maior quantidade (2) (fig. 206).

32. Pronoto, ocorrência, sutura longitudinal mediana: ausente (0); presente (1).

33. Pronoto, ocorrência, depressão no meio em forma de disco: presente (0); ausente (1).

34. Asas membranosas, ocorrência: presente e completa (0) (fig. 207); reduzida (1) (fig. 208).

As informações da literatura sobre a presença ou ausência de asas membranosas estão muito confusas porque esse caráter pode apresentar variações

interespecífica ou mesmo intraespecífica durante sua vida. Seevers (1867) redescreveu o gênero *Corotoca* como tendo asas vestigiais, enquanto Jacobson *et al.*, (1984) afirma que as asas estão presentes. Zilberman (2018) expôs o problema esclarecendo que algumas espécies têm asas e outras não.

35. Asas membranosas presentes, condição: durante toda a vida adulta (0); perdida durante a vida adulta (1).

Em *Termitozophilus laetus* Silvestri 1901, é possível encontrar na mesma espécie, espécimes que apresentam asas e outros sem asa. Nos espécimes ápteros, provavelmente as asas foram arrancadas (talvez seja um estorvo tê-las no ninho).

36. Élitro, forma, ângulo posterior face lateral externa: amplo (0) (figs. 210, 211); acuminado (1) (fig. 209).

Mann (1923) fez a e única citação dessa informação, onde revela que em *C. guyanae* o ângulo posterior da face lateral externa é amplo, diferente da condição conhecida para outras espécies de *Corotoca* na época, que era acuminada.

37. Élitro, posição, margem face lateral interna: oblíquo à margem da face externa (0) (figs. 209, 211); paralela à margem da face externa (1) (fig. 210).

38. Metaventrito, localização das cerdas: ao longo de todo metaventrito (0) (fig. 213); região mediana (1) (fig. 212).

39. Mesoventrito, ocorrência, cerdas região lateral: ausentes (0) (fig. 212); presentes (1) (fig. 213).

40. Endosternito, ocorrência, projeções laterais: ausentes (0) (fig. 216); presentes (1) (figs. 214, 215).

A condição típica em aleocharinae para a distância entre as articulações coxais posteriores é estarem próximas uma a outra. Além do fato das pernas posteriores serem mais alongadas em Corotocini, uma adaptação que provavelmente seguiu do aumento da fisogastria, como sugeriu Seevers (1957), em alguns grupos foi o

prolongamento do endosternito, distanciando as articulações coxais posteriores. Até o momento há evidência de que essa condição tenha surgido apenas uma vez, em *Corotocina*.

41. Endosternito, disposição, extensões laterais: retilínea (0) (fig. 215); curvilínea (1) (fig. 214).

42. Tíbia posterior, região basal, ocorrência, depressão: ausente (0) (fig. 218); presente (1) (fig. 217).

Na descrição original de *C. melantho* e *C. phylo* e em artigos posteriores, Schiødte (1853, 1854, 1856) diferenciou a tíbia posterior de *C. melantho* e *C. phylo* sendo a primeira “fusiforme” e a última “linear”. Esse tipo de distinção posteriormente aparece em Mann (1923) que salienta que em *C. guyanae* seria linear, similar a *C. phylo*.

O aspecto fusiforme na tíbia posterior em *C. melantho* é devido a uma depressão na região apical, o que pode ser facilmente visto em algumas posições e difícil de visualizar em outras.

43. Tíbia posterior, ocorrência, pente de cerdas: ausente (0); presente (1) (figs. 217, 218).

Abdômen:

44. Abdômen, área membranosa: fortemente membranoso (0); moderadamente membranoso (1).

45. Abdômen, ocorrência, forma similar a um retângulo: presente (0) (figs. 37, 76, 78); ausente (1) (figs. 4, 8, 11, 61, 104, 107, 131, 153, 173).

Apesar do aspecto, em geral, membranoso do abdômen na tribo Corotocini, a forma do mesmo é relativamente constante no seu maior grau de desenvolvimento entre os grupos ou espécies. Em *C. phylo* e *C. fontesi* a forma do abdômen similar a um retângulo não é encontrada em qualquer outra dentro da tribo. Espécimens conservados em via seca pode trazer informações equivocadas acerca da forma do

abdômen, pois o mesmo, principalmente na subtribo Corotocina, é membranoso e colapsa com facilidade. Um exemplo é o holótipo de *C. araujoi*, preservado a seco (fig. 57) e um parátipo, preservado em álcool (fig. 61).

46. Pseudoapêndices, ocorrência: ausentes (0); presentes (1) (fig. 219).

Dentro da subtribo Corotocina, há evidências de que a origem de pseudoapêndices, cuja função é discutível, é resultante de quatro eventos independentes, aparecendo em *Spirachtha*, *Austrosparachtha* Watson, 1973, *Coatonachthodes* Kistner, 1968 *Spirachthodes* Seevers, 1960. Fora da subtribo, pseudoapêndices estão presentes e menos desenvolvidos no gênero monotípico *Reginamimus* Kistner, 2000 (Timeparthenina).

47. Paratergitos, ocorrência: presentes (0); ausentes (1).

48. Tergito I, forma, margem da região mediana: plana (0); côncava (1) (figs. 22, 48, 70, 93, 118, 141, 164).

49. Tergitos IV e V, ocorrência, fusão parcial: ausente (0) (figs. 153, 173); presente (1) (figs. 4, 8, 37, 57, 61, 76, 78, 104, 107, 131).

50. Ventrito IV, dimorfismo sexual, macho, esclerotização mediana: presente (0) (fig. 249); ausente (1) (fig. 250).

Fontes (1977) foi quem descobriu o dimorfismo relatado para *C. melantho*.

51. Ventritos V, VI e VII, comprimento, cerdas: curtas, mais curtas que aquelas encontradas no ventrito IV (0) (figs. 37, 38, 76, 77); longas, cerca do mesmo comprimento daquelas encontradas no ventrito IV (1) (figs. 8, 9, 104, 105).

52. Ventritos V e VI, forma: subquadrada (0) (figs. 38, 77, 246); transversa (1) (figs. 105, 247, 248)

53. Ventrito V, ocorrência, dimorfismo sexual, presença de faixa de cerdas mediana: indistinto nos dois sexos (0); ausente no macho e presente, na fêmea (1) (figs. 247, 248).

Nesse tipo de dimorfismo sexual, a fêmea possui uma fileira de cerdas mediana (formando três no total), enquanto o macho a mesma se encontra ausente (ficando com duas no total). Apenas *C. melantho* e *C. dawkinsi* **sp. nov.** possuem esse tipo de dimorfismo sexual.

54. Ventrito VI, ocorrência, dimorfismo sexual, presença de faixa de cerdas mediana: indistinto nos dois sexos (0); ausente no macho e presente, na fêmea (1) (figs. 247, 248).

55. Tergito VIII, quetotaxia, número de cerdas: dois pares de cerdas, P2-P1 (0) (fig. 221, 231); mais de dois pares de cerdas, A2 (...) P2, P1 (1) (fig. 220); um par de cerdas de homologia não definida (2) (fig. 223).

56. Ventrito VIII, ocorrência, dutos esclerotizados: presentes (0) (fig. 177); ausentes (1).

Jacobson *et al.* (1984) descreveram um sistema glandular presente no ventrito VIII e que revelaram ser uma sinapomorfia da subtribo Corotocina. O caráter é facilmente observado após a dissecação do ventrito, sendo visível a partir de dutos esclerotizados que se abrem a partir da peça. Em algumas espécies mais derivadas, segundo Jacobson *et al.* (*l.c.*), esses dutos estão ausentes. Foi possível confirmar a presença em *Austrospirachtha mimetes* Watson 1973, mas em *Thyreoxenus pullchellus* Mann 1923 a informação não foi corroborada e os dutos estavam presentes.

57. Tergito X, forma: inteiro (0) (fig. 231); dividido formando dois lobos (1) (figs. 228-230).

Diferentemente do esternito X, o tergito X em Staphylinidae está presente em um esclerito que Blackwelder (1936) chamou de “proctiger”. É possível que em alguns

grupos haja uma divisão longitudinal resultando em dois lobos e essas diferenças são constantes em ambos sexos em espécies.

58. Tergito X dividido em lobos, quetotaxia, cerdas longas: uma cerda de cada lado (0) (fig. 229); duas cerdas em pelo menos um dos lados; se o outro lado for diferente, sempre com uma (1) (fig. 228); três cerdas em pelo menos um dos lados; se o outro lado for diferente, sempre com quatro (2) (figs. 228, 231).

59. Esternito IX (macho), forma: assimétrica, alongada (0) (fig. 227); simétrica, subtriangular (1) (figs. 30, 74, 100, 126).

O esternito IX nos machos em Staphylinidae é em geral representado por uma peça assimétrica e pouco esclerotizada. A forma simétrica desse esclerito em *Corotoca* parece ser única dentro da tribo.

60. Esternito IX, quantidade de cerdas: duas (0) (fig. 226); quatro (1) (figs. 224, 225).

61. Esternito IX, disposição, quatro cerdas: dispostas assimetricamente (0) (fig. 224); dispostas simetricamente (1) (fig. 225).

62. Edeago, forma, ápice do lobo médio: arredondada (0) (fig. 233); acuminada (1) (fig. 232).

63. Espermateca, haste, forma anelar: ausente (0) (fig. 103); presente (1) (figs. 172, 179).

64. Espermateca, desenvolvimento: desenvolvida (0); reduzida (1); ausente (2).

A ausência de espermateca em Corotocini foi observada apenas em *Spirachtha eurymedusa* Schiødt 1853 e *Austrospirachtha mimetes* Watson 1976. Em Jacobson *et al.* (1986), os autores apontam o que parece ser o esternito IX da fêmea de *Spirachtha eurymedusa* como sendo uma espermateca. A genitália da fêmea não foi estudada nesse gênero e nem em *Austrospirachtha mimetes*. Há a possibilidade de ela ser extremamente reduzida ao ponto de ter sido perdida na dissecação. Mesmo

se essa for a condição, a mesma seria diferente daquela observada para as espécies de *Corotoca* (também reduzida), porque a mesma, apesar de ser reduzida, foi encontrada.

Biologia:

65. Hospedeiro, gênero associado: *Constrictotermes* (0); *Nasutitermes* (1); *Australitermes* (2); *Cornitermes* (3).

66. Hospedeiro, espécie, gênero *Constrictotermes*: *C. cyphergaster* (0); *C. cavifrons* (1).

6.1.1 Resultado da análise filogenética

A análise filogenética partindo de 13 táxons terminais (8 do grupo interno e 5 do externo) e 67 caracteres de pesos iguais resultou em uma árvore mais parcimoniosa com 95 passos (fig. 3).

6.1.2 Monofiletismo de *Corotoca*

A árvore recupera as espécies de *Corotoca* formando um grupo monofilético, tendo como grupo irmão *Spirachtha eurymedusa*. A monofilia (**clado E**) é sustentada por sete sinapomorfias (Bremer = 78), duas das quais homoplásticas:

- Ocorrência de pares de cerdas na região posterior do vértice (**2.1**);
- Olhos ocupando mais de 2/3 da região lateral da cabeça (**4.0**)
- Segundo antenômero cerca de duas vezes mais curto que o terceiro (**5.1**);
- Terceiro palpômero maxilar tão largo quanto longo (**11.0**);
- Ausência de cerda pré-apical no mento (**16.0**);
- Depressão em forma de V no pronoto (**26.1**)
- Tíbia das pernas posteriores com pentes de cerdas longas (**43.1**).

Os caracteres 2 e 16 se apresentam como sinapomorfias homoplásticas. A ocorrência de pares de cerdas na região posterior do vértice (2) também aparece em *Termitozophilus laetus*; e cerda pré-apical no mento (16) aparece em *C. fontesi*. Em *C. araujoi* há uma reversão do caráter 2, sendo que o vértice é glabro.

6.1.3 Relações internas em *Corotoca*.

A divisão mais antiga de *Corotoca* foi baseada nos hospedeiros: espécies associadas a *Constrictotermes cavifrons*, clado F, formado por (*C. papaveri* **sp. nov.** + *C. guyanae*) (Bremer = 75), e espécies encontradas com *Constrictotermes cyphergaster*, clado G, formado pelo restante das espécies (*C. hitchensi* **sp. nov.** + *C. melantho* + *C. dawkinsi* **sp. nov.** + *C. araujoi* + *C. phylo* + *C. fontesi*) (Bremer = 80).

O **clado F** é sustentado por cinco sinapomorfias, sendo duas sinapomorfias homoplásticas:

- Terceiro palpômero maxilar cerca de três vezes mais longo que o segundo (**10.0**);
- Disposição das projeções laterais do endoesternito retilínea (**41.0**);
- Três cerdas em pelo menos um dos lados (**58.2**)
- Espermateca com haste anelar (**63.1**);
- Associação a *Constrictotermes cavifrons* (**66.1**).

A disposição retilínea das projeções laterais do endoesternito e a presença de três cerdas em pelo menos um dos lados dos lóbulos do tergito X, ambas constituem sinapomorfias homoplásticas, respectivamente, para o clado F, já que está presente em *Thyreoxenus pulchellus*; e para o clado F e J já que aparece em *C. phylo* + *C. fontesi*. Apesar dos dados apontarem à associação a *Constrictotermes cavifrons* (66) com como uma sinapomorfia não-homoplástica, talvez essa condição mude com a adição de outros táxons na análise, uma vez que *Spirachtha mirabilis* Mann 1923 e *Spirachtha schiodtei* Mann 1923, não inclusas na análise, são espécies de Guiana que ocorrem com *Constrictotermes cavifrons*.

O **clado G** (Bremer = 80) é sustentado por oito sinapomorfias, sendo duas homoplásticas:

- Dois pares de cerdas na região posterior do vértice (**3.1**);
- Ocorrência de dentição na mandíbula (**14.1**);
- Lábio com três palpômeros (**21.2**)
- Região occipital com placas esclerotizadas separadas da cabeça (**25.0**);
- Pronoto com apenas um par de cerdas na região látero-mediana (**31.0**);
- Élitro com ângulo posterior da face lateral externa acuminado (**36.1**);
- Cerdas na região mediana-posterior do metaventrito dispostas verticalmente (**38.1**);
- Fusão parcial dos tergitos IV e V (**49.1**);

O clado G apresenta uma tricotomia formada por *Corotoca hitchensi* sp. nov, clado H (*C. dawkinsi* **sp. nov.**+ *C. melantho*) e clado I (*C. araujo* + (*C. fontesi* + *C. phylo*))

A ocorrência de dentição na mandíbula (14.1) aparece em todo o grupo externo, com exceção de *Austrospirachtha mimetes* e *Spirachtha eurymedusa*; e o estado de caráter também se apresenta como ausente no clado F, tratando-se, então, de uma sinapomorfia homoplástica para o clado G. A presença de três palpômeros labiais (21) está presente em *Termitozophilus laetus* e *Xenogaster inquilina*, e, portanto, é uma sinapomorfia homoplástica no clado G.

O **clado H** (Bremer = 100) é sustentado por sete sinapomorfias, sendo uma homoplástica:

- Labro com cerda D2 localizada quase ou entre M2-M1 (**9.0**);
- Tibia posterior com depressão basal (**42.1**);
- Ventrito IV com dimorfismo sexual, esclerotizado na região mediana no macho e membranoso na fêmea (**50.0**);
- Cerdas longas nos ventritos V, VI e VII (**51.1**);
- Ventrito V com quetotaxia distinta entre os sexos (**53.1**);
- Ventrito VI com quetotaxia distinta entre os sexos (**54.1**);
- Edeago com ápice do lobo médio acuminado (**62.1**).

A localização da cerda D2 no labro, quase ou entre M2-M1 (9) é uma sinapomorfia homoplástica tanto para o clado H, como também em *Thyreoxenus pulchellus*.

O **clado I** (Bremer = 67) é suportado por três sinapomorfias, sendo uma homoplástica:

- Mento com cerda pré-apical próxima a proximal (**17.1**);
- Depressão em V no pronoto forte, região anterior emarginada (**27.1**);
- Asas membranosas ausentes (**34.1**).

A ausência de asas membranosas (34) também é encontrada em *Xenogaster inquilina*, *Thyreoxenus pulchellus* e *Austrospirachtha mimetes*, sendo, portanto, uma sinapomorfia homoplástica.

No clado I, *C. araujo* é o grupo irmão de *C. fontesi* + *C. phylo*. Essas duas últimas espécies formam um grupo monofilético, **clado J** (Bremer = 50), suportado por três sinapomorfias, sendo uma homoplástica:

- Forma do abdômen similar a um retângulo (**45.0**);
- Ventritos V e VI subquadrados (**52.0**).
- Três cerdas em pelo menos um dos lados do tergito X (**58.2**)

6.1.4 Grupo irmão de *Corotoca*

A filogenia da tribo Corotocini (Jacobson *et al.*, 1986), utilizou 50 caracteres e abrangeu 62 gêneros. Desses caracteres, 41 foram de morfologia externa e 9 baseados na morfologia de glândulas exócrinas. Nesse trabalho, os autores encontraram um clado monofilético composto por *Corotoca* + *Spirachtha*, denominado “grupo Corotoca”.

Na presente análise, a árvore recupera *Spirachtha eurymedusa* como grupo irmão de *Corotoca* (**clado D**) (Bremer = 86) com base em sete sinapomorfias, sendo uma homoplástica:

- Presença de sensila no terceiro antenômero (**6.1**);
- Presença de sensila no penúltimo antenômero (**7.1**);

- Área membranosa da região occipital com esclerotização secundária em duas placas (**24.1**);
- Asas membranosas presentes (**34.0**);
- Margem da face lateral interna do élitro oblíqua ao comprimento do mesmo (**37.0**);
- Tergito X dividido em dois lóbulos (**57.1**)
- Associação ao gênero *Constrictotermes* (**65.0**).

A presença de asas membranosas (34.0) aparece no clado D e então o caráter é revertido no clado I, em que as asas estão ausentes (34.1). No grupo externo, a distribuição do caráter também é variável, com asas presentes em *Termitozophilus laetus* e *Spirachtha eurymedusa*; e ausentes *Austrospirachtha mimetes*, *Thyreoxenus pulchellus* e *Xenogaster inquilina*. Esse caráter aparenta ser plástico, como observado pelo autor. A condição encontrada em *Thyreoxenus pulchellus* não está de acordo com a redescrição do gênero em Jacobson *et al.* (1986), tal como acontece no gênero *Corotoca*, discutido em Zilberman (2018). O mesmo também aparenta ser o caso do gênero *Termitozophilus*, que em uma nova espécie sendo descrita pelo autor, a asa está ausente.

6.2 Taxonomia

6.2.1 Considerações taxonômicas

Pelo fato de um cladograma não ser informativo sobre qual táxon deve ser criado e onde, limitando-se apenas a fornecer grupos naturais, e que teoricamente cada ramificação poderia ser um táxon nomeado -considerando todas as dificuldades que o sistema lineano de classificação proveria a tal feito- a criação de um novo gênero deve ser justificada, especialmente quando o mesmo é destacado de outras espécies com as quais forma um grupo monofilético. Neste trabalho, é proposto a criação de um gênero, *Cavifronexus* **gen. nov.**, para incluir *Corotoca guyanae* Mann 1923, ficando em nova combinação *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.** e seu grupo irmão, *Cavifronexus papaveri* **sp. nov.**

A proporção do terceiro palpômero maxilar, sendo cerca de três vezes mais largo e três vezes mais longo que o segundo, forma da margem posterior do endoesternito (retilínea) e forma do haste da espermateca (anelar) são caracteres que, somados a aspectos gerais de morfologia, como sutura em V na região posterior da cabeça, placas de esclerotizações secundárias fundidas a região posterior da cabeça, pronoto densamente coberto de cerdas, presença de cerdas longas no élitro, o qual possui ângulo posterior amplo; e forma e quetotaxia do labro, possivelmente constituem um bom argumento para a criação do gênero. Além dos argumentos morfológicos, as espécies de *Corotoca* estão associados a *Constrictotermes cyphergaster*, encontradas em Cerrado e as de *Cavifronexus* **gen. nov.**, com *Constrictotermes cavifrons*, distribuídas em ambientes de floresta.

Assim, o grupo “Corotoca” de Jacobson *et al.*, (1986), que incluía *Spirachtha* + *Corotoca* passa a incluir *Cavifronexus* **gen. nov.**. Neste trabalho cria-se o subgrupo “Corotocae”, que inclui *Cavifronexus* **gen. nov.** + *Corotoca* (clado E), corroborados por 7 sinaporfias, duas das quais homoplásticas.

Chave de identificação para os gêneros do subgrupo “Corotocae”

1. Vértice sem sutura em V na região posterior e com dois pares de cerdas (fig. 181); terceiro palpômero maxilar cerca de tão largo quanto e mais curto que o segundo (fig. 187); pronoto sem mancha preta losangular na região mediana-posterior; cerdas longas no élitro ausentes; metaventrito com mancha marrom losangular na região posterior (fig. 249-250); tergitos IV e V com longas extensões laterais, fundidas ao longo de seu comprimento; ventritos com esclerotização secundária não atingido as margens dos tergitos; associado a *Constrictotermes cyphergaster* (cerrado e caatinga).....**Corotoca** Schiødte, 1853
- 1'. Vértice com sutura em V presente na região posterior (fig. 182); terceiro palpômero maxilar cerca de três vezes mais largo e três vezes mais longo que o segundo (fig. 188); pronoto com mancha preta na região mediana-posterior (figs. 154, 174); élitro com cerdas longas (figs. 168); tergitos IV e V sem extensões laterais; mancha marrom losangular na região mediana-posterior ausente; associado a *Constrictotermes cavifrons* (floresta).....**Cavifronexus** **gen. nov.**

6.2.2 Descrições e redesccrições

Corotoca Schiødte, 1853

Corotoca Schiødte, 1853: 101; 1854: 8 (morfologia da larva e viviparidade); 1856: 171; Fenyes 1918: 21 (designou *C. melantho* como espécie-tipo); Seevers, 1957: 141 (redescrição), 38, viviparidade; Kistner, 1969: 535 (classifica *Corotoca* como larvivíparo); Jacobson *et al.*, 1986: 118 (redescrição).

Espécie-tipo: *Corotoca melantho* Schiødte, 1853 (designação posterior por Fenyes 1918).

Diagnose. Abdômen fortemente fisogástrico, cabeça transversa com olhos largos, ocupando 2/3 da região lateral da cabeça; placas esclerotizadas da região occipital separadas da cabeça. Antenômero III maior que duas vezes o comprimento do segundo, dotado de uma sensila, também presente no antenômero X. Terceiro palpômero maxilar tão largo quanto longo e levemente mais curto que o segundo; mento com duas (ap-px) a três (ap-pa-px) cerdas longas na região lateral. Pronoto com depressão em forma V e margens laterais amplas e arredondadas; élitro com ângulo anterior interno estreito e margens laterais externas oblíquas em relação ao comprimento do élitro; e com apenas cerdas curtas presentes. Ventritos abdominais de pouco a moderadamente esclerotizados, com esclerotizações secundárias; espermateca presente e reduzida.

Cabeça. Transversa, alargada atrás dos olhos, gula subtriangular, mais larga na base, fundida ao mento; vértice com dois pares de cerdas presentes em linha horizontal; forame magno ocupando mais que 1/2 da largura da cabeça, sem extensões esclerotizadas; área membranosa da região occipital com placas esclerotizadas, associadas a glândulas, distintas da região posterior da cabeça. **Antena** com 11 antenômeros; escapo alongado e côncavo em sua margem externa; antenômero II subquadrado, mais curto que duas vezes o comprimento do III; antenômeros III-X diminuindo gradualmente em comprimento; antenômeros III, X, cada com um com sensila em região apical. **Peças bucais.** Labro membranoso mais largo que longo; cerdas D2-D1/M2-M1 presentes; cerda M1 longa e o restante de comprimento

moderado. **Mandíbulas** simétricas, com margem interna com dentes curtos e largos. **Maxila** com cardo subtriangular, estipe $\frac{1}{3}$ mais longa que larga, com uma longa cerda na base, próxima ao cardo; uma a duas cerdas podem estar presentes perto do primeiro palpômero; gálea subquadrada com fileira de cerdas curtas e robustas na margem interna; lacínia estreita, tão larga quanto a gálea; superfície coberta por cerdas de comprimento moderado; palpos maxilares densamente cobertos por cerdas e com quatro palpômeros: palpômero I curto, II subcilíndrico, III suboval e IV reduzido; os três primeiros palpômeros cobertos por cerdas longas e o último por cerdas mais curtas. **Lábio**. Pré-mento subquadrado quase tão largo quanto longo, com um ou três palpômeros labiais; lígula alargada, com ápice variável, com ou sem depressão mediana leve; mento fundido ao submento, com dois a três pares de cerdas marginais.

Tórax. Protórax. Pronoto cerca de $\frac{1}{2}$ vezes mais largo que longo, com depressão em forma de V e de um a dois pares de cerdas presentes. **Mesotórax**. Mesonoto ligeiramente mais longo que o metanoto; mesoventrito sem carena e fundido ao metaventrito. **Metatórax**. Endoesternito com longo processo de articulação mediano, separando as coxas posteriores em um espaço maior que a metade da largura da margem posterior do metaventrito; mancha preta de forma losangular presente na região mediana-basal; quando presente, no macho, apenas o contorno é visível, com a região mediana mais clara; cerdas presentes em fileira vertical mediana, chegando a base do endoesternito. **Pernas**. Bem desenvolvidas; coxa anterior alongada e mediana e posterior subovaladas; fêmur cerca do mesmo comprimento da tíbia; tíbia posterior com um pente de cerdas longas na margem interna. **Escutelo** semi-fusiforme. **Élitro** cobrindo meso e metanoto, com ângulo posterior externo estreito e margem interna oblíqua ao comprimento total do élitro; superfície coberta por cerdas curtas. **Asas membranosas** presentes ou ausentes; quando presentes, de venação típica de Staphylinidae.

Abdômen fortemente membranoso, curvado no segmento IV; escleritos compostos apenas por tergitos e ventritos, com paratergitos membranosos; tergito I levemente esclerotizado, ligado ao metanoto, com a margem posterior projetada na região mediana; segmento II com apenas um tergito de margens laterais largas ou acuminadas; segmentos III-X compostos cada um por tergito e ventrito, exceto nas fêmeas em que o esternito IX está ausente; tergitos IV e V com extensões laterais longas fundidas ao longo do seu comprimento, circundando grande parte do

abdômen; tergito VII subquadrado e cerca de três vezes mais longo que o tergito VI; ventritos V-VII com esclerotização secundária de variável extensão; abdômen de forma semicircular ou próxima a um retângulo; ventrito VII perpendicular ou oblíquo ao resto do abdômen, com cerdas geralmente presente, curtas ou longas; tergito VIII com margem anterior de forte a levemente curvilínea, com extensões laterais geralmente bem pronunciadas; quatro cerdas longas primárias distribuídas em dois pares; ventrito VIII cerca de três vezes mais largo que longo, em geral coberto por seis cerdas longas distribuídas simetricamente na região anterior; esternito IX largamente membranoso, subtriangular; quatro cerdas simetricamente ou assimetricamente distribuídas anteriormente; tergito IX com três cerdas longas de cada lado; tergito X bilobado, cada lóbulo com quetotaxia variável, de duas a quatro cerdas. **Edeago** com parâmetros atingindo ou não o ápice do lobo médio. Espermateca com cápsula esclerotizada ou membranosa; haste com padrão sinuoso.

Chave de identificação para espécies do gênero **Corotoca** Schiødte 1853

1. Forma do corpo semicircular (figs. 4, 8, 61, 104, 107, 131); ventritos V e VII mais largos que longos, transversos (figs. 5, 9, 12, 62, 105, 108, 132).....2
- 1'. Forma do corpo similar a um retângulo (figs. 33, 37, 76, 78); ventritos V e VII cerca de tão largos quanto longos, similares a um quadrado (figs. 77, 34, 38).....5
2. Fêmures e tíbias medianas e posteriores de coloração preta (figs. 33, 37, 50, 51, 57 61, 63, 131, 143, 144).....3
- 2'. Fêmures e tíbias medianas e posteriores de coloração marrom (figs. 4, 8, 24, 25, 76, 78, 95, 96, 104, 107, 120, 121).....4
3. Com fileira de cerdas no vértice; antena e tarsos membranosos; coloração do pronoto marrom escura; asas membranosas presentes (Brasil: Minas Gerais), (figs. 131-133).....**Corotoca hitchensi** sp. nov.
- 3'. Sem fileira de cerdas no vértice; antena e tarsos esclerotizados; coloração do pronoto preta; asas membranosas ausentes (Brasil: Minas Gerais), (figs. 57-59, 61-63).....**Corotoca araujo**i Seevers, 1957

4. Sem área membranosa largamente exposta entre a cabeça-pronoto e o pronoto-mesonoto; um par de cerdas no pronoto (Brasil: Pernambuco, Ceará, Piauí, Minas Gerais e Brasília) (figs. 4-6, 8-13).....***Corotoca melantho*** Schiødte, 1853
- 4'. Com área membranosa exposta entre a cabeça - pronoto e pronoto- mesonoto (mais acentuado nos machos); dois pares de cerdas no pronoto (Brasil: Minas Gerais) (figs. 104-109).....***Corotoca dawkinsi* sp. nov.**
5. Coloração do pronoto, fêmures e tíbias mediana e posterior marrom; ventrito VII densamente coberto de cerdas (Brasil: Pernambuco, Ceará, Piauí, Minas Gerais e Brasília) (figs. 76-81).....***Corotoca fontesi*** Zilberman, 2018
- 5'. Coloração do pronoto, fêmures e tíbias mediana e posterior preta; cerdas do ventrito VII esparsas (Brasil: Minas Gerais) (figs. 33-35, 37-39).....***Corotoca phylo*** Schiødte, 1853

Corotoca melantho Schiødte, 1853

Corotoca melantho Schiødte, 1853: 102 (descrição original); 1854: 11, 20 (redescrição, ilustrações do imaturo figs. 10-16); 1856: 172 (redescrição do adulto, ilustrações do imaturo fig. 10-16 – mesmas ilustrações de 1854); Silvestri, 1903: 198, 213); Reichensperger, 1936:188 (imagem da larva saindo parcialmente da fêmea, fig 3); Seevers, 1957: 142-143 (redescrição.); Sands & Lamb, 1975: 194 (comparação com o tamanho da ninfa estágio 2 do hospedeiro); Fontes, 1977: 69-70 (notas e comparação com *C. phylo* -tratado como *C. seeversi*; e com *C. fontesi*, tratado como *C. phylo*, figs. 1, 4, 5, 8 e 11); Jacobson *et al.*, 1986: 118, 119, 121(fig. 59 A e B, fig 60 [A-K], fig. 61 [H-I]).

Fêmea - Comprimento 2,7~3,5 mm

Macho - Comprimento 2,1~2,5 mm

Diagnose: Abdômen fortemente fisogástrico e similar a um semicírculo em vista lateral. Ventritos bem esclerotizados. Área membranosa esbranquiçada. Cabeça, pronoto e mesotórax não afastados por áreas de membrana exposta. Porções esclerotizadas da cabeça, ventritos, pernas e antenômeros, castanho claros; vértice e ventritos VII e VIII escurecidos (exceto esclerotização secundária, que é clara); escapo antenal, fêmures e tíbias medianas e posteriores levemente escurecidos e

pronoto castanho escuro, enegrecido nos ângulos anteriores, mais claro na margem anterior e região mediana; élitros pálidos; ventritos abdominais densamente cobertos por cerdas longas (figs. 4-6, 8-13).

Cabeça (figs. 14-20, 130, 181, 192, 234). com vértice com quatro cerdas longas dispostas em uma linha transversal. Clípeo ausente. **Antena** esclerotizada. **Peças bucais Labro** moderadamente membranoso, cerca de 1,5 vezes mais largo que longo; grupo de três cerdas presente em cada lado (M2-D2-M1) e uma mais anterior (D1); acima de D2, uma cerda mais curta está presente (P2); cerda M1 longa, e o resto de comprimento moderado. **Mandíbulas** com região apical acuminada; superfície externa com uma a duas cerdas presentes. **Maxila** com estipe com uma cerda longa próximo ao primeiro palpômero. **Lábio** com lígula alargada e arredondada, com leve depressão mediana; mento com quatro cerdas longas marginais, um par apical (ap) e outro proximal (px).

Tórax (figs. 21-26). **Protórax**. Pronoto com margem anterior levemente impressa e área discal não microesculturada; uma cerda longa de cada lado, na região lateral-mediana. **Pernas** com tíbia com declive suave na base. **Asas membranosas** presentes e com venação típica de Staphylinidae.

Abdômen (figs. 27-32, 240) com segmento II dotado de tergito com margens laterais largas e ventritos V-VI alongados lateralmente, alcançando as margens laterais do abdômen; em vista lateral, abdômen com forma semicircular; ventrito VII oblíquo ao resto do abdômen, com cerdas longas distribuídas nas margens; cerdas internas, se presentes, esparsamente distribuídas; tergito VIII estreito na região anterior, com extensões laterais pronunciadas raramente presentes; ventrito VIII com seis cerdas longas distribuídas simetricamente, três de cada lado; uma ou duas cerdas adicionais na região mediana podem estar presentes; esternito IX com quatro cerdas distribuídas simetricamente na região anterior; tergito X com duas cerdas em cada lóbulo, algumas vezes apenas uma. **Edeago** com parâmeros perpendiculares ao lóbulo médio, atingindo o ápice do lobo médio. **Espermateca** com cápsula esclerotizada.

Distribuição. Brasil (Ceará, Pernambuco, Piauí, Brasília e Minas Gerais) (fig. 180).

Material examinado. LECTÓTIPO (fêmea), Brasil. Minas Gerais: Lagoa Santa, J. [Johannes] T. [Theodor] Reinhardt (NHMD), preservado seco. Brasil. Ceará: Crato, 9/XI/1975, R. [Renato] L. [Lion] Araujo, (MZSP 21188), hospedeiro: *Constrictotermes cyphergaster* (MZSP 6356), 2 fêmeas; *idem*, 10/XI/1975, *idem*, (MZSP 21189), (MZSP

6389), 17 fêmeas (2 dissecadas em lâmina) e 8 machos (3 dissecados, em álcool e genitália em glicerina); Pernambuco: Arcoverde, 16/VII/1974, *idem* (MZSP 21183), *idem* (MZSP 5496), 13 fêmeas- (3 dissecadas em lâmina) e 2 machos- (1 dissecado em lâmina); *idem*, 15/VII/1974, *idem* (MZSP 21208), *idem* (MZSP 5489), 2 fêmeas. Piauí: Francisco Santos (MZSP 21194), *idem* (MZSP 7123), 1 fêmea. Distrito Federal: Brasília [SEM INFORMAÇÃO DE DATA E COLETOR] (MZSP 21195), *idem* (MZSP 0010), 3 fêmeas; *idem*, X/1961, R. [Renato] L. [Lion] Araujo (MZSP 21200), *idem* (MZSP 0006), 1 macho; *idem*, X/1961 (MZSP 21203), *idem* (MZSP 0009), 1 fêmea (abdômen dissecado em álcool e lâmina); *idem*, XI/1970, K. [] Kitayama (MZSP 21202), *idem* (MZSP 6984), 2 fêmeas e 2 machos. Minas Gerais: Curvelo, 4/X/1956, R. [Renato] L. [Lion] Araujo (MZSP 21201), *idem* (MZSP 4466), 1 macho; *idem*, 24/VIII/1971, *idem* (MZSP 21196), *idem* (MZSP 4886), 1 fêmea; Montes Claros, 8/I/1952, *idem* (MZSP 21198), *idem* (MZSP 3417), 1 fêmea e 1 macho (dissecado em lâmina); *Idem*, 8/I/1952, *idem* (MZSP 21199), *idem* (MZSP 3416), 1 fêmea (dissecada em lâmina); Rio Pardo de Minas, 24/VIII/1971 (MZSP 21197), *idem* (MZSP 3410), 5 fêmeas(2 dissecadas em lâmina).

Comentários. *C. melantho* é o grupo irmão de *C. dawkinsi* **sp.nov.**, e os dois táxons formam um grupo monofilético suportado por sete sinapomorfias, sendo uma homoplástica, enumeradas no clado H (fig. 3).

As duas espécies se assemelham pela forma do abdômen, grau de esclerotização, quetotaxia e forma dos ventritos V, VI e VII. *C. melantho* pode ser separada pela quetotaxia do pronoto, com um par de cerdas (dois pares em *C. dawkinsi*) e também não possui membrana exposta entre cabeça-pronoto e pronoto-mesonoto. Outros caracteres que permitem separar as duas espécies, visíveis após dissecção ou com boas fotografias, é a presença em *C. melantho*, da região anterior do mento nitidamente delimitada, clipeo ausente e ventrito VIII com cerda adicional marginal ausente; Em *C. dawkinsi*, a região anterior do mento é membranosa, pronoto possui dois pares de cerdas longas e ventrito VIII possui cerda adicional marginal. Ambas as espécies apresentam dimorfismo sexual nos ventritos V e VI, em que uma fileira de cerdas medianas está presente nas fêmeas, mas ausente nos machos. A partir de dissecção de fêmeas carregando larvas, de ambas as espécies, *C. melantho* é facilmente distinguível de *C. dawkinsi* **sp.nov.** a partir do grau de esclerotização da larva de primeiro instar, moderadamente esclerotizada na primeira, enquanto quase totalmente membranosa na última (figs. 257-258).

Foi observado que as fotos do adulto disponibilizadas por Jacobson *et al.*, (1986) como *C. phylo* é na verdade *C. melantho*.

Corotoca phylo Schiødte 1853

Corotoca phylo Schiødte 1853: 102 (descrição original); 1854: 11 (redescrição); 1856:172 (redescrição.); Silvestri, 1903:198; 1946: 6, fig. 4; Hegh, 1922: 611, fig. 413; Sands & Lamb, 1975: 194 (comparação com o tamanho do operário).

Corotoca seeversi Fontes 1977 p. 71; Zilbermann, 2018 (sin.)

Fêmea - Comprimento 2,7 mm ~ 3,5 mm

Abdômen fortemente fisogástrico e similar a um retângulo em vista lateral. Ventritos bem esclerotizados. Área membranosa esbranquiçada. Cabeça, pronoto e mesotórax não afastados por áreas de membrana exposta. Porções esclerotizadas da cabeça castanho escuras; antenômeros, ventritos, pernas anteriores e tarsômeros medianos e posteriores castanho claros; ventritos VII e VIII escurecidos (exceto esclerotização secundária, que é clara); escapo antenal levemente escurecido e pronoto, fêmures e tibias medianas e posteriores pretos; élitros pálidos; ventritos abdominais densamente cobertos com cerdas longas a curtas (figs. 33-39).

Cabeça (figs. 40-46, 195, 237), com vértice com quatro cerdas longas em uma linha transversal. **Antena** esclerotizada. **Peças bucais**. **Labro** moderadamente membranoso, cerca de 1,5 vezes mais largo que longo; quatro cerdas distribuídas em cada lado (D2-D1/M2-M1); cerda M1 longa e as restantes de tamanho moderado. **Mandíbulas** com região apical acuminada; superfície externa com uma a duas cerdas presentes. **Maxila** com estipe com duas cerdas longas próximas ao primeiro palpômero. **Lábio** com lígula alargada e arredondada, com leve depressão mediana; mento com quatro cerdas marginais longas, um par apical (ap) e outro proximal (px); e duas a quatro internas, dispersas.

Tórax (figs. 47-52, 208). **Protórax**. Pronoto com margem anterior fortemente impressa; uma cerda longa de cada lado, na região lateral-mediana presente. **Pernas** com base da tibia dotada de declive abrupto. **Asas membranosas** vestigiais, com um longo esclerito lateral e nervura indistinta.

Abdômen (figs. 53-56, 242) com segmento II dotado de tergito de margens laterais amplas e ventritos V-VI subquadrados, não alcançando as margens laterais do abdômen; em vista lateral, abdômen em forma similar a um retângulo; ventrito VII perpendicular ao resto do abdômen, com cerdas curtas esparsamente distribuídas; tergito VIII levemente subquadrado, cerca de tão largo quanto longo (não considerando extensões laterais), com extensões laterais pronunciadas; quatro cerdas primárias longas distribuídas em dois pares, um de cada lado; ventrito VIII com seis cerdas longas distribuídas simetricamente, três de cada lado; uma a quatro cerdas adicionais na região mediana podem estar presentes; esternito IX com quatro cerdas distribuídas assimetricamente; tergito X com três cerdas em cada lóbulo, algumas vezes com quatro. **Espermateca** alongada, com cápsula esclerotizada.

Macho desconhecido.

Distribuição. Brasil (Minas Gerais) (fig. 180).

Material examinado. LECTÓTIPO (fêmea). Brasil. *Minas Gerais*: Lagoa Santa, J. [Johannes] T. [Theodor] Reinhardt (NHMD), preservado seco. HOLÓTIPO (fêmea) de *Corotoca seeversi* Fontes, 1977, Brasil. *Minas Gerais*: Francisco de Sá, 19/VII/1975, R. [Renato] L. [Lion] Araujo (MZSP 21187), hospedeiro: *Constrictotermes cyphergaster* (MZSP 5497); PARÁTIPOS. *idem*, 16/VII/1975, *idem*, (MZSP 5965), 2 fêmeas (1 dissecada em lâmina).

Comentários. *C. phylo* é grupo irmão de *C. fontesi* e formam um grupo monofilético definido por 3 sinapomorfias enumeradas no clado J do cladograma (fig.3). O caráter mais marcante é a forma do abdômen similar a um retângulo nas duas espécies, que não é similar a qualquer outra fora desse grupo. *C. phylo* é definido no cladograma por uma sinapomorfia homoplástica, 29.1, referente a coloração preta do pronoto.

Assemelham-se pela forma do abdômen e dos ventritos V e VI, mas são facilmente separadas pela coloração e quetotaxia. *C. phylo* possui o pronoto e os fêmures e tíbias medianas e posteriores pretos (castanho claros) e ventrito VII densamente coberto por cerdas (escassamente coberto). Outros caracteres que permitem separar as duas espécies, visíveis após dissecção ou com boas fotografias, é a presença em *C. phylo* do tergito II com margens acuminadas (largas) e três pares de cerdas, -ap, pa e px- no mento (dois pares de cerdas, -ap e px-).

Devido ao grau de similaridade, essas duas espécies são comumente confundidas na literatura, chegando ao ponto de não ser possível saber sobre qual delas se está tratando no trabalho. Em Sands e Lamb (1975), por exemplo, não é

possível saber se os autores tratam de fato de *C. phylo*; e em Seevers (1957), no entanto, sabe-se que em sua redescritção não se tratava de *C. phylo* pelas informações de quetotaxia do mento. Em Silvestri (1903) não é possível confirmar se se trata de *C. phylo* ou *C. fontesi*. Cunha *et al.*, (2015), disponibilizaram fotos que tratam de *C. fontesi* e não de *C. phylo* (ou *C. melantho*, confundido pelos autores), o que é possível de notar pela coloração.

Se não estiver disponível fotos em que seja possível distinguir pela coloração, ou em uma resolução que permita observar a quetotaxia do ventrito VII (densa em *C. fontesi* e escassa em *C. phylo*), a distinção pode ser feita apenas após a dissecação quando é possível observar (*C. fontesi* entre parênteses) a quetotaxia do mento com dois pares de cerdas marginais (três pares), tergito II com margens largas (estreitas) e cápsula da espermateca esclerotizada (membranosa).

Corotoca araujoi Seevers, 1957

Corotoca araujoi Seevers, 1957: 143 (descrição original).

Fêmea - Comprimento ~2,25 mm

Macho - Comprimento ~2 mm

Abdômen fortemente fisogástrico e similar a um semicírculo em vista lateral. Ventritos levemente esclerotizados. Área membranosa esbranquiçada. Cabeça-pronoto e pronoto-mesonoto não afastados por áreas de membrana exposta. Porções esclerotizadas da cabeça castanho claras; antenômeros, ventritos, pernas anteriores e tarsômeros medianos e posteriores castanho claros; vértice e ventritos VII e VIII escurecidos (exceto esclerotização secundária, que é clara); escapo antenal levemente escurecido e pronoto e fêmures e tibias medianas e posteriores pretos; élitros pálidos; ventritos abdominais escassamente cobertos com cerdas curtas (figs. 63-65).

Cabeça (figs. 64-68, 197). Vértice glabro. **Antena** esclerotizada. **Peças bucais**. Labro moderadamente membranoso, superfície coberta apenas com cerdas curtas. **Mandíbulas**. Região apical acuminada; superfície externa com pelo menos uma cerda presente. **Maxila** com estipe com uma cerda longa próxima ao primeiro palpômero. **Lábio** com lígula alargada e arredondada, com leve concavidade

mediana; mento com quatro cerdas longas marginais, um par apical (ap) e outro par proximal (px), e cerdas longas e uma curta internas, dispersas.

Tórax (figs. 69-70). **Protórax**. Pronoto com margem anterior fortemente impressa; superfície glabra. **Pernas** com base da tíbia dotada de declive abrupto. **Asas membranosas** vestigiais, com um longo esclerito lateral e nervura indistinta.

Abdômen (figs. 71-75, 244) com segmento II dotado de tergito com margens laterais estreitas e ventritos V-VI alongados lateralmente, alcançando as margens laterais do abdômen; em vista lateral, em forma semicircular; ventrito VII oblíquo ao resto do abdômen em geral glabro, com duas cerdas curtas dispersas na região mediana; tergito VIII levemente subquadrado, cerca de tão largo quanto longo (não considerando extensões laterais), com extensões laterais levemente pronunciadas; ventrito VIII com duas cerdas curtas localizadas na região mediana; esternito IX largamente membranoso, subtriangular; quatro cerdas assimetricamente distribuídas anteriormente; tergito X com duas cerdas longas de cada lado. **Edeago** não achatado dorso-ventralmente e com parâmeros curvados em direção ao lóbulo médio, ultrapassando ápice do mesmo.

Distribuição. Brasil (Minas Gerais) (fig. 180).

Material examinado. HOLÓTIPO (fêmea) Brasil. *Minas Gerais*: Rio Pardo de Minas, 1/X/1952, R. [Renato] L. [Lion] Araujo, (NMNH), hospedeiro: *Constrictotermes cyphergaster* (MZSP 3412), preservado a seco; PARÁTIPOS, mesmos dados do holótipo, (MZSP 21190), 1 fêmea e 1 macho (dissecado em lâmina).

Comentários. *C. araujoi* é o grupo irmão de (*C. phylo* + *C. fontesi*). Formam um grupo monofilético definido por três sinapomorfias, sendo uma homoplástica, enumeradas no Clado I do cladograma (fig.3). *C. araujoi* é definida por duas sinapomorfias homoplástica, 2.0 e 30.0, referentes, respectivamente, ao vértice glabro e ausência de cerdas no pronoto. Taxonomicamente, apesar do macho de *C. phylo* ser desconhecido, os machos de *C. araujoi* e *C. fontesi* possuem o esternito IX com as quatro cerdas dispostas assimetricamente, diferente das espécies aladas, em que as cerdas tem disposição simétrica. *C. araujoi* está definida por duas sinapomorfias homoplásticas: ausência de cerdas no vértice (2.0), ausência de cerdas longas no pronoto (30.0).

C. araujoi possui coloração similar a *C. phylo* e *C. hitchensi* mas é facilmente separada da primeira pela forma do abdômen, quetotaxia e grau de esclerotização

dos ventritos V e VI. *C. hitchensi* diferentemente de *C. araujoi*, possui antenas e tarsos esclerotizados e cerdas no vértice.

Comparando *C. araujoi* com *C. phylo*, verifica-se (*C. phylo* entre parêntesis): abdômen é semicircular (similar a um retângulo) e os ventritos V e VI são membranosos, transversos e glabros (esclerotizado, subquadrados e coberto de cerdas).

Corotoca fontesi Zilberman, 2018

Corotoca fontesi Zilbermann 2018: 548-556 (descrição original)

Fêmea - Comprimento 2,7 mm ~ 3,2 mm

Macho - Comprimento 2,4 ~ 2,6 mm

Corpo em grande parte membranoso, com abdômen fortemente fisogástrico e similar a um retângulo em vista lateral. Área membranosa esbranquiçada. Porções esclerotizadas da cabeça marrom claras; escapo antenal, marrom-amarelado, com os antenômeros restantes mais claros; pronoto marrom, enegrecido nos ângulos anteriores e margem anterior e região mediana mais claros; pernas de marrom claro a escuro; élitro castanho claro; ventritos abdominais cobertos com cerdas curtas a longas (figs. 76-81).

Cabeça (figs. 82-91, 194, 236). Vértice com quatro cerdas longas em uma linha transversal. **Antena** esclerotizada. **Peças bucais**. Labro moderadamente membranoso com quatro cerdas longas distribuídas em cada lado (D2-D1/M2-M1), cerda M1 longa e as restantes de comprimento moderado; uma cerda adicional basal (P2), curta, presente. **Mandíbulas** com região apical acuminada; superfície externa com uma a duas cerdas presentes. **Maxila** com estipe com uma cerda longa próxima ao primeiro palpômero. **Lábio** com lígula alargada e arredondada, com leve depressão mediana; mento com seis cerdas marginais longas e duas a quatro internas, dispersas; cerdas marginais distribuídas como segue: 1 par apical (ap), 1 par subapical (pa) e 1 par proximal (px).

Tórax (figs. 92-97, 208). Protórax. Pronoto com margem anterior fortemente impressa; uma cerda longa de cada lado, na região lateral, próxima ao meio; área discal microesculturada com formas semi-losangulares, cobrindo toda a superfície.

Pernas com base da tíbia dotada de declive abrupto. **Asas membranosas** vestigiais, com um longo esclerito lateral e nervura indistinta.

Abdômen (figs. 98-103, 243) com segmento II com apenas um tergito de margens laterais estreitas e depressão mediana larga e rasa e ventritos V-VI subquadrados, não alcançando as margens laterais do abdômen; em vista lateral, abdômen com forma similar de um retângulo; ventrito VII perpendicular ao resto do abdômen, com cerdas curtas densamente distribuídas; tergito VIII levemente subquadrado, cerca de tão largo quanto longo (não considerando extensões laterais), com extensões laterais pronunciadas; ventrito VIII com seis cerdas longas distribuídas simetricamente, três de cada lado; uma a quatro cerdas adicionais na região mediana podem estar presentes; esternito IX com quatro cerdas distribuídas assimetricamente; tergito X com três cerdas em cada lóbulo, algumas vezes com quatro. **Edeago** com parâmeros curvados em direção ao lóbo médio, não chegando ao ápice do mesmo, dando a impressão de ser menor em posição de repouso. **Espermateca** alongada, com cápsula membranosa.

Distribuição. Brasil (Ceará, Pernambuco, Piauí, Bahia, Brasília e Minas Gerais) (fig. 180).

Material examinado. HOLÓTIPO (fêmea), Brasil. *Distrito Federal*: Brasília (estrada Brasília-Cristalina, km 98), 30/IV/1978, C. T. e T. Kato (MZSP 21238), hospedeiro: *Constrictotermes cyphergaster* (MZSP 7589) PARÁTIPOS. Brasil. *Ceará*: Crato, 10/XI/1975, R. [Renato] L. [Lion] Araujo (MZSP 21239), *idem* (MZSP 6389), 1 fêmea e 1 macho. *idem*, 10/XI/1975, *idem* (MZSP 21213), *idem* (MZSP 6389), 5 machos e 5 fêmeas. *Pernambuco*: Arcoverde, 16/VII/1974, R. [Renato] L. [Lion] Araujo (MZSP 21185), hospedeiro: *Constrictotermes cyphergaster* (MZSP 5496), 5 machos (1 dissecado) e 3 fêmeas (2 dissecadas); *idem*, 15/VII/1974, *idem* (MZSP 21217), *idem* (MZSP 5489), 1 macho (dissecado). *Piauí*: Francisco Santos, 7/VII/1976, *idem* (MZSP 21194), *idem* (MZSP 7123), 2 fêmeas. *Bahia*: Senhor do Bonfim, 21/VII/1974, *idem* (MZSP 21216), *idem* (MZSP 5537), 1 fêmea. *Distrito Federal*: Brasília (MZSP 21220), X/1961, *idem* (MZSP 0009), 3 fêmeas e 1 macho; *idem*, 23/III/1977, *idem* (MZSP 21221), *idem* (MZSP 0006), 1 macho e 1 fêmea; *idem*, XI/1970, K. Kitayama (MZSP 21204), *idem* (MZSP 6984), 4 fêmeas (1 dissecada em lâmina).

Comentários. *C. fontesi* é grupo irmão de *C. phylo* e ambos formam um grupo monofilético suportado por três sinapomorfias, uma homoplásticas, enumeradas no

Clado J do cladograma (fig.3). *C. fontesi* é definida no cladograma por uma sinapomorfia homoplástica, 16.1, referente a presença de certa pré-apical no mento. Essas duas espécies são similares pela forma do abdômen e dos ventritos V e VI, mas podem ser facilmente separadas pela cor do pronoto, e dos fêmures e tíbias posteriores, que são castanho claros em *C. fontesi* pretos em *C. phylo*.

Corotoca dawkinsi sp. nov.

Fêmea - Comprimento 2,5~3,5 mm

Macho - Comprimento 2,1~2,3 mm

Abdômen fortemente fisogástrico e similar a um semicírculo em vista lateral. Ventritos bem esclerotizados. Área membranosa esbranquiçada. Cabeça, pronoto e mesotórax não afastadas por áreas de membrana exposta. Porções esclerotizadas da cabeça, ventritos, pernas e antenômeros castanho claros; vértice e ventritos VII e VIII escurecidos (exceto esclerotização secundária, que é clara); escapo antenal, fêmures e tíbias medianas e posteriores levemente escurecidos e pronoto castanho escuro, enegrecido nos ângulos anteriores, mais claro na margem anterior e região mediana; élitros pálidos; ventritos abdominais densamente cobertos por cerdas longas (figs. 104-109)

Cabeça (figs. 110-116, 193, 235) com vértice com quatro cerdas longas em uma linha transversal. **Antena** esclerotizada. **Peças bucais**. Labro moderadamente membranoso e cerca de duas vezes mais largo que longo; grupo de três cerdas presentes em cada lado (M2-D2-M1) e uma mais anterior (D1); acima de D1, uma cerda pode estar presente (P2); cerda M1 longa e demais de tamanho moderado. **Mandíbulas** com região apical acuminada; superfície externa com duas cerdas presentes. **Maxila** com estipe com uma cerda de comprimento moderado perto do primeiro palpômero. **Lábio** com lígula alargada e arredondada, com leve concavidade mediana; mento com delimitação indistinta e quatro cerdas marginais longas; um par apical (ap) e outro proximal (px).

Tórax (figs. 117-122). **Protórax**. Pronoto com margem anterior levemente impressa e um par de cerdas longas na região mediana-lateral e outro na lateral. **Pernas** com base da tíbia dotada de declive suave. **Asas membranosas** presentes e com venação típica de Staphylinidae.

Abdômen (figs. 123-128, 239) com segmento II dotado de tergito com margens laterais largas e ventritos V-VI alongados lateralmente, alcançando as margens laterais do abdômen; em vista lateral, abdômen com forma semicircular; ventrito VII oblíquo ao resto do abdômen, com cerdas longas distribuídas nas margens; cerdas internas, se presentes, esparsamente distribuídas; tergito VIII estreito na região anterior, com extensões laterais pronunciadas raramente presentes; ventrito VIII com seis cerdas longas distribuídas simetricamente, três de cada lado; uma ou duas cerdas adicionais na região mediana podem estar presentes; esternito IX com quatro cerdas distribuídas simetricamente na região anterior; tergito X com duas cerdas em cada lóbulo, algumas vezes apenas uma. **Edeago** com parâmeros perpendiculares ao lobo médio, atingindo seu ápice. **Espermateca** alongada, com cápsula esclerotizada.

Distribuição. Brasil (Minas Gerais) (fig. 180).

Material tipo. HOLÓTIPO (fêmea). Brasil., *Minas Gerais*: Sete Lagoas, 23/V/2011, C. [Cassiano] S. [Sousa] Rosa (ID AM11), hospedeiro: *Constrictotermes cyphergaster*. PARÁTIPOS. *Idem*, (ID AM11), 1 macho dissecado; *Idem*, 25/V/2011, *idem* (ID AM134), 4 fêmeas e 3 machos; *idem*, (ID AM118), 6 fêmeas e 4 machos; *idem*, (ID AM59), 3 fêmeas e 1 macho dissecados.

Etimologia. O nome é em homenagem a Richard Dawkins, pela sua enorme contribuição para a divulgação da ciência.

Comentários. *C. dawkinsi* **sp. nov.** é grupo irmão de *C. melanthero*, formando um grupo monofilético suportado por sete sinapomorfias, sendo uma homoplástica, enumeradas no Clado H do cladograma (fig. 3). *C. dawkinsi* **sp. nov.** é definida no cladograma por duas sinapomorfias, 20.1 e 31.1, referentes, respectivamente, a delimitação indistinta do mento e presença de dois pares de cerdas no pronoto.

As duas espécies são semelhantes em relação a forma do abdômen, grau de esclerotização e dimorfismo sexual dos ventritos V e VII. *C. dawkinsi* pode ser facilmente separada pela quetotaxia do pronoto, que possui dois pares de cerdas longas, ao invés de um, e pela delimitação membranosa na região anterior do mento. Essa espécie difere de todas as demais do gênero pela forma particular do labro, que é cerca de duas vezes mais largo que longo e arredondado em suas margens laterais. Ambas as espécies apresentam dimorfismo sexual nos ventritos V e VI, em que uma fileira de cerdas medianas está presente nas fêmeas, mas ausente nos machos.

Corotoca hitchensi sp. nov.

Fêmea - Comprimento ~2,3 mm

Abdômen fortemente fisogástrico e similar a um semicírculo em vista lateral. Ventritos levemente esclerotizados. Área membranosa esbranquiçada. Cabeça, pronoto e mesotórax não afastados por áreas de membrana exposta. Porções esclerotizadas da cabeça castanho claras; antena e tarsômeros membranosos; ventritos e regiões esclerotizadas das pernas anteriores castanho claros; pronoto castanho escuro; ventritos VII e VIII escurecidos (exceto esclerotização secundária, que é clara); fêmures e tibia medianas e posteriores pretas; élitros pálidos; ventritos abdominais escassamente por cerdas longas a curtas (figs. 136-138).

Cabeça (figs. 134-139) com vértice com quatro cerdas longas em uma linha transversal. **Antena** membranosa. **Peças bucais**. Labro fortemente membranoso, cerca de 1,5 vezes mais largo que longo e superfície coberta por cerdas longas; pelo menos D2-D1 e M1 presentes. **Mandíbulas** com região apical curva para fora; margem externa com pelo menos uma cerda presente. **Maxila** com estipe sem cerdas próximas ao primeiro palpômero. **Lábio** com lígula alargada e margem anterior retilínea; mento fundido ao submento, com quatro cerdas marginais longas, um par apical (ap) e outro proximal (px);

Tórax (figs. 140-145). **Protórax**. Pronoto com margem anterior levemente impressa; uma cerda longa de cada lado, na região lateral-mediana presente. **Pernas** com base da tíbia dotada de declive abrupto. **Asas membranosas** presentes e com venação típica de Staphylinidae.

Abdômen (figs. 146-148, 241) com segmento II com tergito com margens laterais estreitas; ventritos V-VI alongados lateralmente, alcançando as margens laterais do abdômen; em vista lateral, abdômen com forma semicircular; ventrito VII oblíquo ao resto do abdômen, com cerdas curtas esparsamente distribuídas; tergito VIII estreito na região anterior; ventrito VIII com dois pares de cerdas longas, um par de cada lado; tergito X com cada lobo dotado de duas cerdas longas.

Macho desconhecido

Distribuição. Brasil: (Minas Gerais) (fig. 180)

Material tipo. HOLÓTIPO (fêmea). Brasil., *Minas Gerais*: Paraopeba, 15/XI/1979, Sergio Teixeira da Silva (MZSP 21181), hospedeiro: *Constrictotermes cyphergaster* (MZSP 3412).

Etimologia. O nome é em homenagem a Christopher Hitchens, grande intelectual que dedicou sua vida à defesa da razão e liberdade.

Comentários. *C. hitchensi* **sp. nov.** forma uma tricotomia, juntamente com (*C. melantho* + *C. dawkinsi* **sp. nov.**) e (*C. phylo* + *C. fontesi*), definida por oito sinapomorfias, duas homoplásticas, enumeradas no Clado G do cladograma (fig. 3). Essa espécie está definida por duas autaporfias: Mandíbula com ápice curvado para região externa (15.1), lígula com margem retilínea (23.2).

C. hitchensi **sp. nov.** é similar a *C. araujo* quanto à coloração dos fêmures e tíbias medianos e posteriores, escleritos fracamente esclerotizados e número reduzido de cerdas nos ventritos, mas é diferenciada pela presença de cerdas no vértice e pronoto, coloração do pronoto e do vértice marrom clara e presença de asas membranosas.

Apenas um espécime foi estudado. O indivíduo foi anteriormente identificado como *C. araujo*, provavelmente devido a grande similaridade. Após dissecação, uma análise mais criteriosa revelou que a semelhança era apenas superficial e a mesma era uma espécie nova, mais próxima de *C. melantho* e *C. dawkinsi* do que de *C. araujo* (Clado G).

C. hitchensi é a única exceção no gênero em relação a quetotaxia do vértice e pronoto e proporção do terceiro palpômero é *C. hitchensi* **sp. nov.**, em que as cerdas são reduzidas em número e o terceiro palpômero é mais longo que largo. Nessa espécie, o vértice e o pronoto são glabros. Filogeneticamente trata-se de uma espécie de *Corotoca*, com posição corroborada pelas sinaporfias de proporção do segundo antenômero em relação ao terceiro (duas vezes mais curto), desenvolvimento do quarto palpômero maxilar (reduzido), depressão em forma de V no pronoto e presença de pente de cerdas nas tíbias posteriores. Como apenas o holótipo estava disponível e a espécie ser menos esclerotizadas que as outras, as generalizações podem se mostrar incorretas posteriormente, quando mais material estiver disponível.

Cavifronexus **gen. nov.**

Corotoca Schiodte 1853 (*pars*)

Espécie-tipo: *Corotoca guyanae* Mann, 1923.

Diagnose. Abdômen fortemente fisogástrico, cabeça transversa com olhos largos, ocupando 2/3 da região lateral; placas esclerotizadas da região membranosa região occipital, fundidas a região posterior da cabeça. Antenômero III menor que duas vezes o comprimento do terceiro, dotado de uma sensila, também presente no antenômero X; antenômero X menor que a metade do comprimento do antenômero XI. Terceiro palpômero maxilar tão largo quanto longo e duas vezes mais longo e três vezes mais largo que o segundo; mento com três cerdas (ap-pa-px) longas na região lateral. Pronoto com depressão em forma V; élitro com ângulo anterior da margem interna estreito e margens laterais externas oblíquas em relação ao comprimento do élitro; coberto por cerdas longas. Ventritos com esclerotizações secundárias presentes ou ausentes; espermateca presente e reduzida com haste de forma anelar ou semi-anelar.

Cabeça. Transversa, alargada atrás dos olhos, gula subtriangular, mais larga na base, fundida ao mento; vértice com um par de cerdas presente na região posterior; forâmen magno ocupando mais que $\frac{1}{2}$ da largura da cabeça, sem extensões esclerotizadas; região occipital com placas esclerotizadas, associadas a glândulas, fundidas a região posterior da cabeça. **Antena** com 11 antenômeros; escapo alongado e côncavo em sua margem externa; antenômero II subquadrado, menor que duas vezes o comprimento do III; antenômeros III-X diminuindo gradualmente em comprimento; antenômeros III, X, cada um com uma sensila na região apical. **Peças bucais.** Labro moderadamente membranoso, semicircular, quase tão largo quanto longo; cerdas M2-M1/P2-P1 presentes; cerdas longas, M1 levemente mais longa que as demais. **Mandíbulas.** Simétricas sem dentes e ápice acuminado. **Maxila** com cardo subtriangular, estipe $\frac{1}{3}$ mais longa que larga, com uma cerda longa na base, próxima ao cardo e uma cerda longa perto do primeiro palpômero; gálea subquadrada com fileira de cerdas curtas e robustas na margem interna; lacínia estreita, tão larga quanto a gálea; superfície coberta por cerdas de comprimento moderado; palpos maxilares densamente cobertos por cerdas e com

quatro palpômeros: palpômero I curto, II subcilindrico, III suboval e IV reduzido; os três primeiros palpômeros cobertos por cerdas longas e o último por cerdas mais curtas. **Lábio.** Pré-mento cerca de duas vezes mais largo que longo, com palpos labiais distintos, alongados e coberto de cerdas longas e curtas; lígula alargada e arredondada, com protuberância curva no ápice; mento fundido ao submento, com várias cerdas cobrindo a superfície; seis cerdas marginais principais estão presentes e distribuídas como segue: um par apical (ap), um mediano (pa) e outro proximal (px); internamente sete cerdas de tamanho médio estão presentes, sendo três delas dispostas simetricamente na região mediana.

Tórax. Protórax. Pronoto um pouco mais largo que longo; margem anterior emarginada e margens laterais acuminadas; mancha preta subtriangular presente na região mediana-posterior; superfície coberta de cerdas longas. **Mesotórax.** Mesonoto ligeiramente mais longo que o metanoto, com duas cerdas medianas simetricamente distribuídas, cercadas de outras cerdas mais curtas, irregularmente arranjasde. Mesoventrito sem carena e fundido ao metaventrito, com duas cerdas longas em cada lado, localizadas logo atrás das cavidades coxais; região mediana densamente coberta por cerdas longas. **Metatórax.** Metaventrito: endoesternito com longo processo de articulação mediano, com articulação de postura retilínea, separando as coxas posteriores em um espaço maior que a metade da largura da margem posterior do metaventrito; coloração uniforme e cerdas distribuídas por toda região posterior. **Pernas.** Bem desenvolvidas; coxa anterior alongada e mediana e posterior subovaladas; fêmur cerca do mesmo comprimento da tíbia; tíbia posterior alongada, base com declive abrupto e com um pente de cerdas longas na margem interna. **Escutelo** semi-fusiforme, 1,5 vezes mais largo que longo. **Élitro** cobrindo meso e metanoto, com ângulo posterior externo amplo e margem interna oblíqua em relação à margem externa; superfície moderadamente coberta por cerdas longas. **Asas membranosas** presentes e com venação típica de Staphylinidae.

Abdômen largamente membranoso, curvado no segmento IV; escleritos compostos apenas por tergitos e ventritos, sendo os últimos com longas esclerotizações laterais que podem chegar até o tergito. Tergito I esclerotizado, ligado ao metanoto, com margem posterior projetada na região mediana; segmento II com apenas um tergito de margens laterais estreitas; segmentos III-X compostos cada um por tergito e ventrito, excetuando o esternito IX que, pelo menos nas fêmeas, está ausente; tergitos IV e V com extensões laterais livres e não fusionadas ao longo do

seu comprimento; tergito VII subquadrado e fortemente esclerotizado, cerca de três vezes mais longo que o tergito VI; ventritos IV-VII dispostos em faixas esclerotizadas, castanho escuras no centro, e extensões laterais, se presentes, amarelo-claras e chegando as margens dos tergitos; em vista lateral, com forma semicircular; ventrito VII oblíquo ao resto do abdômen; tergito VIII levemente subquadrado, estreitando-se na base com extensões laterais ausentes; cerdas p2-p1 presentes e a2 de presença variável; ventrito VIII um pouco mais de duas vezes mais largo que longo, coberto com cerca de nove cerdas longas, sendo dois pares anteriores e os restantes dispersos pelas regiões mediana e posterior; tergitos IX e X bilobado, cada lobo dotado de três cerdas longas. **Espermateca** com cápsula esclerotizada e cerca de 3/5 mais longa que larga; haste com padrão anelar.

Etimologia. O nome *Cavifronexus* é em alusão a associação das espécies a *Constrictotermes cavifrons* Holmgren 1910.

Discussão. *Cavifronexus* **gen. nov.** forma um grupo monofilético com *Corotoca*, sustentado por sete mudanças, cinco das quais sinapomorfias únicas (Clado E): olhos ocupando cerca de 2/3 da região lateral da cabeça (4.0), segundo antenômero cerca da metade do comprimento do terceiro (5.0), terceiro palpômero maxilar tão largo quanto longo (11.0), ocorrência de depressão em forma de V no pronoto (26.1) e ocorrência de pente de cerdas na tíbia posterior (43.1). *Cavifronexus* **gen. nov.** (*Cavifronexus guyanae* **comb. nov.** + *Cavifronexus papaveroi* **sp. nov.**) é sustentado por cinco mudanças, três das quais não-homoplásticas (Clado F): terceiro palpômero maxilar alargado, cerca de três vezes mais longo (10.0), espermateca com haste de formato anelar ou semi-anelar (63.1) e associação a hospedeiro *Constrictotermes cavifrons* (66.1). Essas sinapomorfias de *Cavifronexus*, somadas a presença de sutura em V na região posterior da cabeça, placas esclerotizadas da região occipital fundidas a cabeça, pronoto densamente coberto de cerdas, élitros com cerdas longas, forma e quetotaxia do labro constituem características não encontradas em *Corotoca* que distinguem essas espécies ao ponto de, para o autor, justificar a criação de um gênero novo.

Chave de identificação para espécies do gênero ***Cavifronexus* gen. nov.**

1. Coloração da cabeça e pronoto marrom escura; ventritos IV-VII com esclerotizações secundárias laterais (Guiana: Kartabo e Brasil: Amazonas) (figs. 149-151, 153-155).....***Cavifronexus guyanae* (Mann, 1923) comb. nov.**
- 1'. Coloração da cabeça e pronoto marrom clara; ventritos IV-VII sem esclerotizações secundárias laterais (Brasil: Amazonas) (figs. 173-175).....***Cavifronexus papaveroi* sp. nov.**

Cavifronexus guyanae (Mann, 1923) **comb. nov.**

Corotoca guyanae Mann, 1923: 327 (descrição original: 327-329); Seevers, 1957 : 144 (redescrição.).

Fêmea - Comprimento ~2,7 mm

Abdômen fortemente fisogástrico, com ventritos em faixas, dotados de esclerotizações secundárias laterais podendo chegar até as margens dos tergitos; em vista lateral similar a um semicírculo. Área membranosa esbranquiçada. Porções esclerotizadas da cabeça marrom escuras; antenômeros amarelo-claros, com o ápice levemente mais claros; pronoto marrom claro; pernas marrom claras; élitro pálido; ventritos abdominais densamente cobertos por cerdas longas (figs. 159-161).

Cabeça (figs. 156-162, 198, 201, 238). Transversa, alargada atrás dos olhos, gula subtriangular, mais larga na base, fundida ao mento; forâmen magno ocupando $\frac{2}{3}$ da largura da cabeça; vértice com sutura longitudinal, mais alargada na base, encurtando-se até a região mediana da cabeça; duas cerdas estão presentes, de cada lado do vértice na região posterior. **Antena** com 11 antenômeros; escapo alongado e côncavo em sua margem externa; antenômero II subquadrado; antenômeros III-X diminuindo gradualmente em tamanho; antenômeros III, e X, cada um com uma sensila na região apical; último antenômero maior que duas vezes o comprimento do penúltimo. **Peças bucais**. Labro membranoso, bordas anterior e posterior e arredondadas, tomando uma forma próxima a um círculo, cerca de tão largo quanto longo; dois pares de cerdas longas presentes em cada lado, um mais

anterior (M2-M1) e outro posterior (P2-P1); principais cerdas da região anterior (D2-D1) e um conjunto de cerdas mais curtas na região médio-anterior ausentes.

Mandíbulas. Simétricas, sem dentes e com ápice retilíneo. **Maxila** com cardo subtriangular; estipe $\frac{1}{3}$ mais longa que larga, com uma longa cerda na base, próxima ao cardo e outra próxima ao primeiro palpômero; gálea alongada, com cerdas curtas na base, próximas ao estipe, e uma fileira de cerdas medianas moderadamente longas e robustas na margem interna; lacínia estreita, tão larga quanto a gálea; superfície coberta por cerdas longas; palpos maxilares densamente coberto por cerdas e com quatro palpômeros: palpômero I curto, II subcilíndrico, III suboval e IV reduzido; terceiro palpômero duas vezes mais longo e três vezes mais largo que o segundo; os três primeiros palpômeros cobertos por cerdas longas e o último por cerdas mais curtas. **Lábio.** Pré-mento cerca de duas vezes mais largo que longo, com palpos labiais distintos, alongados e cobertos de cerdas longas e curtas; lígula alargada e arredondada, com protuberância curva no ápice; mento fundido ao submento, com várias cerdas cobrindo a superfície; seis cerdas marginais principais estão presentes e distribuídas como segue: um par apical (ap), um mediano (pa) e outro proximal (px); internamente sete cerdas de tamanho médio estão presentes, sendo três delas dispostas simetricamente na região mediana.

Tórax (figs. 163-168). **Protórax.** Pronoto um pouco mais largo que longo; margem anterior emarginada e margens laterais acuminadas; mancha preta subtriangular presente na região mediana-posterior; superfície coberta de cerdas longas. **Mesotórax.** Mesonoto ligeiramente mais longo que o metanoto, com duas cerdas medianas simetricamente distribuídas, cercadas de outras cerdas mais curtas, irregularmente arranjadas. Mesoventrito sem carena e fundido ao metaventrito, com duas cerdas longas em cada lado, localizadas logo atrás das cavidades coxais; região mediana coberta densamente por cerdas longas. **Metatórax.** Metaventrito: endoesternito com longo processo de articulação mediano, com articulação de postura retilínea, separando as coxas posteriores em um espaço maior que a metade da largura da margem posterior do metaventrito; coloração uniforme e cerdas distribuídas por toda região posterior. **Pernas.** Bem desenvolvidas; coxa anterior alongada e mediana e posterior subovaladas; fêmur cerca do mesmo comprimento da tíbia; tíbia posterior alongada, com base com declive abrupto e com um pente de cerdas longas na margem interna. **Escutelo** semi-fusiforme, 1,5 vezes mais largo que longo. **Élitro** cobrindo meso- e metanoto, com ângulo posterior

externo amplo e margem interna oblíqua em relação à margem externa; superfície moderadamente coberta por cerdas longas. **Asas membranosas** presentes e com venação típica de Staphylinidae

Abdômen (figs. 169-172, 245) largamente membranoso, curvado no segmento IV; escleritos compostos apenas por tergitos e ventritos, sendo os últimos com longas esclerotizações laterais que podem chegar até o tergito. Tergito I esclerotizado, ligado ao metanoto, com a margem posterior projetada na região mediana; segmento II com apenas um tergito com margens laterais estreitas; segmentos III-X compostos cada um por tergito e ventrito, excetuando o esternito IX que, pelo menos nas fêmeas, está ausente; tergitos IV e V sem extensões laterais longas, livres ao longo do seu comprimento, não circundando o abdômen; tergito VII subquadrado e fortemente esclerotizado, cerca de três vezes mais longo que o tergito VI; ventritos IV-VII dispostos em faixas esclerotizadas, marrom escuras no centro, com extensões laterais amarelo-claras; em vista lateral, com forma semicircular; ventrito VII perpendicular ao resto do abdômen, com cerdas longas distribuídas em duas fileiras; cerdas estão presentes nas esclerotizações laterais de todos os ventritos, de comprimento médio, reduzindo em comprimento até próximo aos tergitos; tergito VIII levemente subquadrado, estreitando-se na base com extensões laterais ausentes; seis cerdas primárias longas distribuídas em três pares (a2, p2-p1); ventrito VIII um pouco mais de duas vezes mais largo que longo, coberto com cerca de nove cerdas longas, sendo dois pares anteriores e as restantes dispersas pela região mediana e posterior; tergito IX e X bilobados com cada lobo dotado de três cerdas longas e extremidades fortemente esclerotizadas. **Espermateca** com cápsula esclerotizada e cerca de 3/5 mais longa que larga; haste com padrão anelar verdadeiro.

Macho desconhecido.

Distribuição. Brasil (Amazonas) e Guiana (Kartabo) (fig. 180).

Material examinado. PARÁTIPO (fêmea) *Corotoca guyanae* Mann 1923: Guiana, *Cuyuni-Mazaruni*: Kartabo (NMNH), hospedeiro: *Constrictotermes cavifrons*, preservado a seco. Brasil: Amazonas: Manaus (Reserva Florestal Adolpho Ducke), 20/VI/1980, Avias, Penny e Nelson Papavero (MZSP 21181), hospedeiro: *Constrictotermes cavifrons* (MZSP 3412), 3 fêmeas (1 dissecada em lâmina).

Comentários. No cladograma (fig. 3) *C. guyanae* não possui qualquer autapomorfia, mas pode ser facilmente reconhecida pela coloração escurecida da cabeça e pronoto e presença de esclerotizações secundárias laterais nos ventritos.

Cavifronexus papaveroi sp. nov.

Fêmea - Comprimento ~2,6 mm

Corpo fortemente membranoso e fisogástrico, com ventritos em faixas sem esclerotizações secundárias; abdômen fisogástrico, em vista lateral similar a um semicírculo, porém pouco redobrado, sem nenhum aparato de suporte visível, fazendo com que os tergitos fiquem quase que totalmente visíveis em vista dorsal. Área membranosa esbranquiçada. Porções esclerotizadas da cabeça, pronoto e pernas marrom claras; élitro pálido; antenômeros amarelo-claros, com o ápice levemente mais claro; cerdas nos ventritos abdominais escassas (figs. 173-175).

Cabeça. Transversa, alargada atrás dos olhos, gula subtriangular, mais larga na base, fundida ao mento; vértice com sutura longitudinal na base, mais alargada, encurtando-se até a região mediana da cabeça. **Antena** com 11 antenômeros; escapo alongado e côncavo em sua margem externa; antenômero II subquadrado; antenômeros III-X diminuindo gradualmente em tamanho; último antenômero maior que duas vezes o comprimento do penúltimo. **Peças bucais.** **Mandíbulas.** Simétricas, sem dentes e ápice retilíneo. **Maxila** com cardo semitriangular; estipe $\frac{1}{3}$ mais longa que larga; gálea alongada e lacínia estreita, tão larga quanto a gálea; palpos maxilares densamente coberto por cerdas e com quatro palpômeros: palpômero I curto, II subcilíndrico, III suboval e IV reduzido; terceiro palpômero duas vezes mais longo e três vezes mais largo que o segundo.

Tórax. Protórax. Pronoto um pouco mais largo que longo e margem anterior emarginada; mancha preta subtriangular presente na região mediana-posterior. **Mesotórax.** Mesonoto ligeiramente mais longo que o metanoto. Mesoventrito sem carena e fundido ao metaventrito, com duas cerdas longas em cada lado, localizadas logo atrás das cavidades coxais. **Metatórax.** Metaventrito: endoesternito com longo processo de articulação mediano, de articulação de postura retilínea, separando as pernas coxas posteriores em um espaço maior que a metade da largura da margem posterior do metaventrito e coloração uniforme. **Pernas.** Bem desenvolvidas; coxa anterior alongada e mediana e posterior subovaladas; fêmur cerca do mesmo comprimento da tíbia; tíbia posterior alongada, com base com declive abrupto e com um pente de cerdas longas na margem interna. **Escutelo** semi-fusiforme, 1,5 vezes mais largo que longo. **Élitro** cobrindo meso e metanoto, com ângulo posterior externo

amplo e margem interna oblíqua em relação à margem externa; superfície moderadamente coberta por cerdas longas . **Asas membranosas** presentes.

Abdômen (figs. 176-179) em grande parte membranoso, curvado no segmento IV; escleritos compostos apenas por tergitos e ventritos, com paratergitos membranosos. Tergito I esclerotizado, ligado ao metanoto, a margem posterior projetada na região mediana; segmento II com apenas um tergito com margens laterais estreitas; segmentos III-X compostos cada um por tergito e ventrito, excetuando o esternito IX que, pelo menos nas fêmeas, está ausente; tergitos IV e V sem extensões laterais longas, livres ao longo do seu comprimento, não circundando o abdômen; tergito VII subquadrado e fortemente esclerotizado, cerca de três vezes mais longo que o tergito VI; ventritos IV-VII dispostos em faixas esclerotizadas, marrom escuras no centro, sem esclerotizações secundárias; em vista lateral, com forma semicircular; ventrito VII perpendicular ao resto do abdômen, com cerdas longas distribuídas em duas fileiras; cerdas estão presentes nas esclerotizações laterais de todos os ventritos, de tamanho médio, reduzindo em comprimento até próximo aos tergitos; tergito VIII levemente subquadrado, estreitando-se na base com extensões laterais ausentes; duas cerdas primárias longas distribuídas em dois pares (p2-p1); ventrito VIII um pouco mais de duas vezes mais largo que longo, coberto por seis cerdas longas, em três pares anteriores; cerdas menores localizadas logo abaixo dos pares medianos; tergito IX e X bilobados com cada lóbulo dotado de três cerdas longas e extremidades levemente esclerotizadas . **Espermateca** com cápsula esclerotizada e cerca de 3/5 mais longa que larga; haste com padrão semianelar.

Distribuição. Brasil (Amazonas) (fig. 180).

Materia-tipo. HOLÓTIPO (fêmea). Brasil. *Amazonas*: Manaus (Reserva Florestal Adolpho Ducke), 20/VI/1980, Avias, Penny e Nelson Papavero (MZSP 21181), hospedeiro: *Constrictotermes cavifrons* (MZSP 3412), em álcool, com últimos segmentos abdominais dissecados e montados em lâmina.

Etimologia. Em homenagem a Nelson Papavero, grande biólogo brasileiro e quem coletou o espécimen aqui estudado.

Comentários. *C. papaveroi* **sp. nov.** não apresenta autopomorfias pelo cladograma., mas pode ser facilmente reconhecida pela coloração clara da cabeça e pronoto e ausência de esclerotizações secundárias laterais nos ventritos. A quetotaxia do mento não foi possível observar devido ao fato de se ter apenas um espécime e apenas os últimos segmentos foram retirados. No entanto, o mento parece ter uma quantidade

muito menor de cerdas que *C. guyanae*; O pronoto também parece ter menos cerdas, e carecer daquelas posteriores encontradas na última.

7 CONCLUSÕES

A partir dos resultados da análise cladística (fig. 3) e do estudo taxonômico, conclui-se:

- O gênero *Corotoca* é monofilético formado por 6 espécies;
- *Corotoca guyanae* e *C. papaveroi* **sp. nov.**, formam um grupo monofilético e foram separadas em um gênero novo, *Cavifronexus*, por não compartilharem uma série de sinapomorfias com as espécies de *Corotoca*, e também habitarem floresta (e não cerrado ou caatinga) e estarem associadas a um hospedeiro diferente, *Constrictotermes cavifrons*;
- A perda da asa ocorreu mais de uma vez em Corotocina;
- O grupo “Corotoca” sugerido por Jacobson *et al.* (1986) formado por *Spirachtha* + *Corotoca*, e agora incluindo *Cavifronexus* *gen. nov.* é monofilético;
- Estudos de quetotaxia foram úteis para informação filogenética ou refinamento do conhecimento taxonômicos em *Corotoca* e é possível que estudos futuros mostrem o mesmo para a subtribo Corotocina;
- Foi estabelecido o grupo informal “Corotocae” para incluir *Corotoca* e *Cavifronexus* *gen. nov.*, cujas espécies estão listadas abaixo:
Corotoca Schiodte 1853
Corotoca araujoi Seevers, 1957
Corotoca dawkinsi **sp. nov.**
Corotoca fontesi Zilberman 2018
Corotoca hitchensi **sp. nov.**
Corotoca melanthero Schiodte 1853
Corotoca phylo Schiodte 1853 (syn: *C. seeversi* Fontes 1977)

Cavifronexus **gen. nov.**

Cavifronexus guyanae (Mann 1923) **comb. nov.**

Cavifronexus papaveroi **sp. nov.**

REFERÊNCIAS

- Araujo, R.L. 1970. Termites of the neotropical region. *In*: Krishna, K., Weesner, F.M. (Eds). *Biology of Termites*. New York, Academic Press. v.2, p. 527–571.
- Ashe, J.S. 1994. Evolution of aedeagal parameres of aleocharine staphylinids (Coleoptera : Staphylinidae: Aleocharinae). *Canadian Entomologist*, 126: 475–491.
- Ashe, J.S. 2007. *Aleocharinae. Version 25 April 2007*. The Tree of Life Web Project [WWW document]. <http://tolweb.Org/Aleocharinae/9777/2007.04.25> accessed on 10 January 2018.
- Ashe, J.S.; Newton Jr., A.F. 1993. Larvae of Trichophya and phylogeny of the tachyporine group of subfamilies (Coleoptera: Staphylinidae) with a review, new species and characterization of the Trichophyinae. *Systematic Entomology*, 18: 267–286.
- Bernhauer, M.; Scheerpeltz, O.; Schubert, K. 1926. Staphylinidae VI. *In*: Schenkling, S. (Ed.). *Coleopterorum Catalogus*. Berlin, Junk. p. 499–988.
- Blackburn, D.; Evans, H. 1986. Why are there no Viviparous Birds?. *The American Naturalist*, 128(2): 165–190.
- Blackwelder, R.E. 1936. Morphology of the coleopterous family Staphylinidae. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 94(13): 1–102.
- Bontems, C. 1984. La viviparité chez les Chrysomelinae (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 89: 973–981.
- Bouchard, P.; Bousquet, Y.; Davies, A.E.; Alonso-Zarazaga, M.A.; Lawrence, J.F.; Lyal, C.H.C.; Newton, A.F.; Reid, C.A.M.; Schmitt, M.; Ślipiński, S.A.; Smith, A.B.T. 2011. Family-Group Names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 88: 1–972.
- Carayon, J. 1962. La viviparité chez les Hétéroptères. *In*: Internationaler Kongress für Entomologie, Wien, 11^o. *Verhandlungen*. Wien, 1963. v.1, p.711–714.
- Carroll, S.B. 2001. Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. *Nature*, 409: 1102–1109.
- Clutton-Brock, T.; Scott, D. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton, Princeton University Press. 352p.
- Cosntantino, R. 2015. Genus *Constrictotermes* Holmgren 1910. *In*: Termite

Database. Disponível em: <http://164.41.140.9/catal/> Acesso em 26 mai 2018.

- Cunha, H.F.; Lima, J.S.; Souza, L.F.; 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.
- d’Ettorre, P.; Moore, A.J. 2008. Chemical communication and the coordination of social interactions in insects. In: d’Ettorre P.; Hughes, D.P. (Eds). *Sociobiology of communication: an interdisciplinary perspective*. Oxford, Oxford University Press. p. 81-96.
- Hegh, E. 1922. “*Les Termites*.” Brussels, Imprimerie Industrielle et Financière. 36p.
- Hughes, D. P.; Brodeur, J.; Thomas, F. 2012. *Host manipulation by parasites*. Oxford, Oxford University Press. 224p.
- Dawkins, R. 1982. *The extended phenotype: the gene as the unit of selection*. Oxford, Oxford University Press. 295p.
- Dawkins, R. 1989. *The Selfish gene*. Oxford, Oxford University Press. 224p.
- Dawkins, R. 1986. *The blind watchmaker*. New York, W. W. Norton. 332 p.
- Dawkins, R. 1997. *Climbing Mount Improbable*. New York, W. W. Norton. 352p.
- Dawkins, R. 2011. The tyranny of the discontinuous mind. *NewStatesman*, 19 december 2011. Available <https://www.newstatesman.com/blogs/the-staggers/2011/12/issue-essay-line-dawkins> Accessed 10 Oct. 2017.
- De Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367–394.
- Dettner, P. 1993. Defensive Secretions and Exocrine Glands in Free-Living Staphylinid Beetles – Their Bearing on Phylogeny (Coleoptera: Staphylinidae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 21(1): 143–162.
- Gabriš, R.; Kundrata, R.; Trnka, F. 2016. Review of *Dolichostyrax* Aurivillius (Cerambycidae, Lamiinae) in Borneo, with descriptions of three new genera and the first case of (ovo)viviparity in the long-horned beetles. *ZooKeys*, 587: 49–75.
- Glaçon-Deleurance, S. 1963. Recherches sur les Coléoptères troglobies de la sous-famille

- des Bathysciinae. *Annales des Sciences Naturelles*, 12(5): 1–172.
- Dutrillaux, A.; Pluost-Sigwalt, D.; Dutrillaux, B. 2010. (Ovo-)viviparity in the darkling beetle, *Alegoria castelnaui* (Tenebrioninae: Ulomini), from Guadeloupe. *European Journal of Entomology*, 107(4): 481–485.
- Erichson, W. F. 1837. *Die Käfer der Mark Brandenburg*. Berlin, F. H. Morin. v.1, 740p.
- Fenyés, A. 1918. Coleoptera: Family Staphylinidae, subfam. Aleocharinae. In: Wystsman, P. *Genera Insectorum*. Bruxelles, V. Verteneuil & L. Desmet . pt. 173A, 110p.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford, Clarendon Press. 318p.
- Fontes, L.R. 1977. Notes on the termitophilous genus *Corotoca*, with a new species from Brazil (Coleoptera, Staphylinidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 21(3/4), 69–74.
- Grebennikov, V.V.; Newton, A.F. 2009. Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetle should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 106: 275-301.
- Haidt, J. *The happiness hypothesis: finding modern truth in ancient Wisdom*. New York, Basic Books. 297p.
- Hagan, H. 1948. A brief analysis of viviparity in insects. *Journal of the New York Entomological Society*, 56(1): 63-68.
- Hagan, H. R. 1951. *Embryology of the viviparous insects*. New York, Ronald Press. 472p.
- Haldane, J.B.S. 1924. A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society*, 23: 19-41.
- Hamilton, W.D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16.
- Hamilton, W.D. 1964b. The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 17-52.
- Hamilton, W.D. 1970. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295-311.
- Hammond, P.M. The phylogeny of remarkable new genus and species of gymnosine

- staphylinid (Coleoptera) from the Auckland Islands. *Journal of Entomology*, 44: 153-173.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag. 350p.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Illinois University Press. 263p.
- Hinton, H.E.; Mackerras, I.M. 1970. Reproduction and metamorphosis. In: CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization). *The Insects of Australia: a textbook for students and research workers*. Melbourne University Press. v.1, p.83-106.
- Hölldobler, B. Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris. (Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 66(2): 215-250.
- Hölldobler, B.; Wilson E.O. 1990. *The Ants*. Cambridge, Belknap Press. 732p.
- Hölldobler, B.; Wilson E.O. 2009. *The superorganism: the beauty, and strangeness of insect societies*. New York, W. W. Norton & Company.
- Hughes, D. P.; Brodeur, J.; Thomas, F. 2012. *Host Manipulation by Parasites*. Oxford, Oxford University Press.
- Hull, D.L. 1980. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 311-332.
- Hull, D.L. 1988. Interactors versus vehicles. In: Plotkin, H.C. (Ed.). *The Role of Behavior in Evolution*. Cambridge, MIT Press. p.19-50.
- Iwan, D. 2000. Oviviviparity in tenebrionid beetles of the melanocratoid Platynotina (Coleoptera: Tenebrionidae: Platynotini) from Madagascar, with notes on the viviparous beetles. *Annales Zoologici*, 50(1): 15-25.
- Jacobson, H.R., D.H. Kistner, J.M. Pasteels. 1986. Generic revision, phylogenetic classification, and phylogeny of the termitophilous tribe Corotocini (Coleoptera: Staphylinidae). *Sociobiology*, 12: 1–245.
- Kanao, T., Eldredge, K. & Maruyama, M. 2016. A defensive body plan was pre-adaptive for termitophily in the rove beetle tribe Termitohospitini (Staphylinidae: Aleocharinae).

- Kemmer, N. V. A. 1925. Javanische Termitophilen I. *Schizelythron javanicum* n. g., n. sp., eine neue physogastre Staphylinide von einem neuen, nicht zu den Aleochariden gehörigen Typus, nebst biologischen Bemerkungen über *Jacobsonella termitobia* Silv. *Entomologisk Tidskrift*, 46(2): 107-126.
- Kistner, D. H. 1968. Revision of the African species of the termitophilous tribe Corotocini (Coleoptera: Staphylinidae). I. A new genus and species from Ovamboland and its zoogeographic significance. *Journal of the New York Entomological Society*, 76(3): 213-221.
- Kistner, D.H. 1969. The biology of termitophiles. In: Krishna, K., Weesner, M (Eds.). *Biology of Termites*. New York, Academic Press. p. 525-557.
- Kistner, D. H. 1979. Social and evolutionary significance of social insect symbionts. In: Hermann, H.R. (Ed.). *Social insects*. New York, Academic Press. v.1, p. 339-413.
- Kistner, D. H. 1982. The Social Insects' Bestiary. In: Hermann, H.R. (Ed.). *Social insects*. New York, Academic Press. v.3, p. 2–221.
- Kölsch, G. 2000. The ultrastructure of glands and the production and function of the secretion in the adhesive capture apparatus of *Stenus* species (Coleoptera: Staphylinidae). *Canadian Journal of Zoology*, 78: 465–475.
- Kraatz, G. 1857. Beiträge zur Kenntnis der Termitophilen. *Linnaea Entomologist*, 11: 44-56.
- Leonhardt, S.D.; Menzel, F.; Nehring, V.; Schmitt, T. 2016. Ecology and evolution of communication in social insects. *Cell*, 164 (6): 1277–1287.
- Liebherr, J.; Kavanaugh, D. 1985. Ovoviviparity in carabid beetles of the genus *Pseudomorpha* (Insecta: Coleoptera). *Journal of Natural History*, 19(6): 1079–1086.
- Meier, R.; Kotrba, M.; Ferrar, P. 1999. Ovoviviparity and viviparity in the Diptera. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 74(3): 199–258.
- Mann, W.M. .1923. New genera and species of termitophilous Coleoptera from Northern South America. *Zoologica*, New York, 3 (17): 323–366.
- McGHEE, G. 2006. *The Geometry of evolution: adaptative landscapes and theoretical*

- morphospaces*. Cambridge, Cambridge University Press. 212p.
- Nixon, K. C. ; Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413–426.
- Nixon, K. C. 2002. *WinClada, version 1.00.08*. Published by the author. Ithaca, New York.
- Oliveira, M. H.; Vieira, R. V. S.; Moreira, I. E.; Pires-Silva, C. M.; Lima, H. V. G.; Andrade, M. R. L.; Bezerra-Gusmão, M. A. (in press). “The way of reproduction”: foraging trails of *Constrictotermes cyphergaster* as maternity for Staphylinidae beetles. **Sociobiology**.
- Pasteels, J. M. 1968a. Le système glandulaire tégumentaire des Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) et son évolution chez les espèces termitophiles du genre *Termitella*. *Archives de Biologie*, 79: 381–469.
- Pasteels, J. M. 1968b. Les glands tégumentaires des staphylins termitophiles (Coleoptera). II. Les genres *Termitellodes*, *Termella*, et *Nasutitella* (Aleocharinae, Corotocini, Termitogastrina). *Insectes Sociaux*, 15: 337–358.
- Pasteels, J. M. 1969. Les glands tégumentaires des staphylins termitophiles (Coleoptera). III. Les Aleocharinae des genres *Termitopullus* (Corotocini, Corotocina), *Perinthodes*, *Catalina* (Termitonanni, Perinthina), *Termitusa* (Termitohospitini, Termitusina). *Insectes Sociaux*, 15: 337-358.
- Reichensperger, A. 1936. Ergebnisse neuerer Forschungen an Ameisen- und Termitengasten. *Arbeiten über physiologische und angewandte Entomologie aus Berlin-Dahlem*, 3(3): 186–192.
- Rieppel, O. 2013. The Early Cladogenesis of Cladistics. In: Hamilton, A. (Ed). *The Evolution of phylogenetic systematics*. California, University of California Press. p.126–141.
- Sands, W.A.; Lamb, R.W .1975. The systematic position of *Kaudernitermes* gen. n. (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae) and its relevance to host relationships of termitophilous staphylinid beetles. *Journal of Chemical Ecology Series B – Taxonomy & Systematic*, 44: 189–200.
- Sawada, K. 1970. Aleocharinae (Staphylinidae, Coleoptera) of the IBP-Station in the Shiga Heights, Central Japan (I). *Bulletin of the National Science Museum*, 13 (1): 21–64.
- Sawada, K. 1972. Methodological research in the taxonomy of Aleocharinae. *Contributions from the Biological Laboratory Kyoto University*, 24 (1): 31–59.

- Schiødte, J.M.C. 1853. On some Staphylinidae, found in the nests of termites. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 21: 101–103.
- Schiødte, J.M.C. 1854. *Corotoca og Spirachtha Staphyliner, som føde levende Unger, og ere Huusdyr hos en Termit*. Copenhagen, Luno. 19p.
- Schiødte, J.M.C. 1856. Observations sur des Staphylinins vivipares qui habitent chez les termites a la manière des animaux domestiques. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 4(5): 169–183.
- Seeley, T. D. 1995. *The Wisdom of the Hive: the social physiology of honey bee colonies*. Massachusetts, Harvard University Press. 295p.
- Seevers, C.H. 1957. A monograph on the termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). *Fieldiana Zoology*, 40: 1–334.
- Sellier, R. 1955. La viviparite chez les insectes. *Année Biologique*, 31: 525–545.
- Silvestri, F. 1903. Contribuzione ala conoscenza dei Termitidi e termitofili dell'America meridionale. *Redia*, 1: 1–234.
- Silvestri, F. 1946. Contribuzione alla conescenza dei Coleotteri Corotocini (Staphylinidae, Aleocharinae) termitofili dell'America meridionale. *Atti della Accademia nazionale dei Lincei, Classe di Scienze, Fisiche, Matematiche e Naturali*, 1(8):1–21.
- Skilbeck, C.A.; Anderson, M. 1994. The fine structure of glandular units on the antennae of two species of the parasitoid *Aleochara* (Coleoptera: Staphylinidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 23(4): 319–328.
- Smith, J.M. Group Selection and Kin Selection. *Nature*, 201: 1145–1147.
- Steidle, J. L. M.; Dettner, K. 1993. Chemistry and morphology of the tergal gland of freeliving Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae). *Systematic Entomology*, 18: 149–168.
- Thayer, M. K. 2016. Staphylinidae (excl. Scydmaeninae). In: Beutel, R.G.; Leschen, R.A.B. (Eds.) *Handbook of Zoology*. 2 ed. Berlin, Walter de Gruyter. p. 394–442.
- Trägårdh, I. 1907. Description of Termitomimus, a new genus of termitophilous physogastric Aleocharini with notes on its anatomy. *Zoologiska Studier*, 9(13): 515–559.
- Trivers, R. L. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In: Campbell, B (Ed.) *Sexual*

- Selection and the Descent of Man*. Chicago, Aldine Publishing Company. p.136–207.
- Tschinkel, W. 1978. Ovoviviparity in some tenebrionid beetles. *The Coleopterists Bulletin*, 32(4): 315–317.
- Warren, E. 1919. Termites and termitophiles. *South African Journal of Science*, 16:93-112.
- Warren, E. 1920. Observations on the Comparative Anatomy of the Termitophilous Aleocharine *Paracorotoca akermani* (Warren). *Annals of the Natal Museum*, 4: 297–366.
- Wasmann, E. 1894. *Kritisches Verzeichniss der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden*. Berlin, Felix L. Dames. 231p.
- Wasmann, E. 1897. Zur Biologie der Lomechusa-Gruppe. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 275-277.
- Wasmann, E. 1903a. Zu Mimicrytypus der Dorylinengaste. *Zoologica*, 26: 1-133.
- Wasmann, E. 1903b. Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen und Termitengasten. *Biologisches Centralblatt*, 23: 63-72; 195-207; 232-248; 261-276; 298-310.
- Wasmann, E. 1904. Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirthe am oberen Congo, nach den Sammlungen und Beobachtungen von P. Herm. Kohl, C.SS. C. bearbeitet. *Zoologische Jahrbücher, Supplementheft*, 7: 611-682.
- Wasmann, E. 1925. *Die Ameisenmimikry. Ein exakter Beitrag zum Mimikryproblem und zur Theorie der Anpassung*. Berlin, Gebrüder Borntraeger. 164p.
- Weber, H. 1953. *Lehrbuch der Entomologie*. Jena, Gustav Fischer Verlag, 726p.
- Wheeler, W.M. 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. New York, Columbia University Press. 663p.
- Wheeler, W.M. 1928. *The social insects, their origin and evolution*. New York, Harcourt Brace, 250p.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Harvard University Press. 548p.

Wilson E. O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, Harvard University Press. 679p.

Wilson E. O. 1999. *The diversity of life*. New York, W. W. Norton. 424p.

Yamamoto, S.; Maruyama, M.; Parker, J. Evidence for social parasitism of early insect societies by Cretaceous rove beetles. *Nature Communications*, 7(13658): 1-9.

Zilberman, B. 2018. New species and synonymy in the genus *Corotoca* Schiødte, 1853 (Coleoptera, Aleocharinae, Corotocini). *Zootaxa*, 4434(3): 547-560.

FIGURAS E TABELAS

TABELA 1. Dados de Kistner (1976) sobre a diversidade de termitófilos.

Classe	Ordem	Famílias
<i>Crustacea</i>	Isopoda	
<i>Diplopoda</i>		
<i>Arachnida</i>	Acarina	
	Araneida	
	Chelonethida	
	Solpugida	
<i>Insecta</i>	Coleoptera	Brentidae, Cantharidae, Carabidae, Cetonidae, Chrysomelidae, Cossiphodidae, Curculionidae, Erotylidae, Histeridae, Lathridiidae, Lymexylidae, Melandryidae, Pselaphidae, Ptiliidae, Rhysopausidae, Scaphidiidae, Scarabaeidae, Scydmaenidae, Silphidae, Staphylinidae, Tenebrionidae
	Collembola	
	Diptera	Phoridae, Syrphidae
	Heteroptera	
	Homoptera	Cossidae, Jassidae
	Hymenoptera	Formicidae
	Lepidoptera	Tiniidae
	Thysanura	

TABELA 2. Matriz com 67 caracteres e 13 táxons terminais.

Espécies	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Termitozophillus_laetus</i>	0	-	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	2
<i>Corotoca_melantho</i>	0	-	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Corotoca_dawkinsi_sp._nov.</i>	0	-	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	1	2
<i>Corotoca_phylo</i>	0	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	2
<i>Corotoca_fontesi</i>	0	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	2
<i>Corotoca_araujoi</i>	0	-	0	-	0	1	1	1	?	?	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	2
<i>Corotoca_hitchensi_sp._nov</i>	0	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	0	-	0	0	0	2
<i>Corotoca_guyanae</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	1	?	0	0
<i>Corotoca_papaveroi_sp._nov.</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	?	?	0	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Spirachtha_eurymedusa</i>	1	1	0	-	1	0	1	1	?	?	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Austrospirachtha_mimetes</i>	0	-	0	-	1	0	0	0	?	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Thyreoxenus_pulchellus</i>	0	-	0	-	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Xenogaster_inquilina</i>	0	-	0	-	1	0	0	0	?	?	2	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	2

TABELA 2. Continuação.

Espécies	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
<i>Termitozophillus_laetus</i>	1	1	0	-	0	-	0	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	-	0	0	1
<i>Corotoca_melantho</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Corotoca_dawkinsi_sp._nov.</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Corotoca_phylo</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	-	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Corotoca_fontesi</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	-	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Corotoca_araujoi</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	1	-	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Corotoca_hitchensi_sp._nov</i>	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Corotoca_guyanae</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Corotoca_papaveroi_sp._nov</i>	?	?	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	?	?	1	0	0	?	0
<i>Spirachtha_eurymedusa</i>	?	?	1	1	0	-	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Austrospirachtha_mimetes</i>	?	?	0	-	0	-	0	0	1	2	0	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Thyreoxenus_pulchellus</i>	?	?	0	-	0	-	1	1	1	2	1	1	1	-	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Xenogaster_inquilina</i>	1	1	0	-	0	-	0	0	1	2	0	0	1	-	0	1	0	0	0	-	0	0	1

TABELA 2. Continuação.

Espécies	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66
<i>Termitozophillus_laetus</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	-	0	0	-	0	0	0	1	-
<i>Corotoca_melantho</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Corotoca_dawkinsi_sp._nov.</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Corotoca_phylo</i>	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	0	0	1	2	?	?	?	?	0	1	0	0
<i>Corotoca_fontesi</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Corotoca_araujoi</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	0	0
<i>Corotoca_hitchensi_sp._nov</i>	1	0	1	1	1	?	0	1	?	?	0	0	1	?	?	?	?	?	0	1	0	0
<i>Corotoca_guyanae</i>	1	0	1	1	0	?	0	1	?	?	1	0	1	2	?	?	?	?	1	1	0	1
<i>Corotoca_papaveroi_sp._nov.</i>	1	0	1	1	0	?	0	1	?	?	0	0	1	2	?	?	?	?	1	1	0	1
<i>Spirachtha_eurymedusa</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	?	?	?	-	2	0	0
<i>Austrospirachtha_mimetes</i>	1	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	1	0	-	?	?	?	?	?	2	1	-
<i>Thyreoxenus_pulchellus</i>	1	0	1	1	0	?	0	1	?	?	1	0	0	-	?	?	?	?	0	0	1	-
<i>Xenogaster_inquilina</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	?	?	1	1	0	-	?	?	?	?	0	0	1	-

1

FIGURA 1. Ninho de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri 1971) com espécime de *Corotoca melantho* Schiødte 1853 indicado por seta (Foto de Carlos Moreno).

A

B

FIGURA 2. Esquema ilustrando parte do ciclo de vida de *Corotoca sp.* O esquema a esquerda (A) demonstra caso hipotético de dispersão feita pelo adulto, enquanto o da direita (B) ilustra a hipótese defendida neste trabalho, de dispersão principalmente pelo imaturo.

3

FIGURA 3. Cladograma resultante da análise cladística (67 caracteres, 13 terminais, 95 passos; ic = 0.789, ir = 0.836). Letras indicam os clados, círculos brancos sinapomorfias homoplásticas e pretos sinapomorfias únicas.

FIGURAS 4-7. *Corotoca melantho* Schiödte 1853, holótipo fêmea (preservado seco).
Habitus: 4, lateral; 5, dorsal; 6, ventral; 7, etiquetas (Fotos de Igor Orlov).

FIGURAS 8-13. *Corotoca melantho* Schiødte 1853 (preservado em álcool). *Habitus*. Fêmea: 8, lateral; 9, dorsal; 10, ventral. Macho: 11, lateral; 12, dorsal; 13, ventral. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 14-32. *Corotoca melantho* Schiødte 1853: 14, cabeça (ventral); 15, antena; 16, labro; 17, mandíbulas (esquerda, direita); 18, maxila; 19, pré-mento; 20, pós-mento; 21, meso-metatórax (ventral); 22, meso-metanoto; 23-25, pernas (anterior, mediana, posterior); 26, élitro; 27, tergito VIII; 28, esternito VIII; 29, tergitos IX e X; 30, esternito IX; 31, edeago; 32, espermateca. Escalas = 0,1, exceto figs. 16, 19, 21-25 = 0,5 e 15, 32= 0,05 mm figs = 0,5 mm.

FIGURAS 33 - 36. *Corotoca phylo* Schiødte 1853, holótipo fêmea (preservado seco).
Habitus: 33, lateral; 34, dorsal; 35, ventral. 36, etiquetas (Fotos de Igor Orlov).

FIGURAS 37 - 39. *Corotoca phylo* Schiødte 1853 (=holótipo de *C. seeversi* Fontes, 1977) - (preservado em álcool). *Habitus*. Fêmea: 37, lateral; 38, dorsal; 39, ventral. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 40 - 56. *Corotoca phylo* Schiødte 1853. Fêmea: 40, cabeça (ventral); 41, antena; 42, labro; 43, mandíbulas (esquerda, direita); 44, maxila; 45, pré-mento; 46, mento; 47, meso-metatórax (ventral); 48, meso-metanoto; 49-51, pernas (anterior, mediana, posterior); 52, élitro; 53, tergito VIII; 54, esternito VIII; 55, tergitos IX e X; 56, espermateca. Escalas = 0,5 mm, exceto figs 41, 43-45, 52, 55 = 0,1 mm, 42, 56 = 0,05 mm, 53 = 0,3 mm, 54 = 0,2 mm.

FIGURAS 57-60. *Corotoca araujoii* Seevers 1957, holótipo fêmea (preservado seco).

Habitus: 57, lateral; 58, dorsal; 59, ventral. 60, etiquetas.

FIGURAS 61-63. *Corotoca araujoii* Seevers 1957, parátipo fêmea (preservado em álcool).
Habitus: 61, lateral; 62, dorsal; 63, ventral. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 64-75. *Corotoca araujoii* Seevers 1957. Macho: 64, cabeça (ventral); 65, antena; 66, mandíbulas (esquerda, direita); 67, maxila; 68, pré-mento; 69, meso-metatórax (ventral); 70, meso-metanoto; 71, tergito VIII; 72, esternito VIII; 73, tergitos IX e X; 74, esternito IX; 75, edeago (dorsal). Escalas = 0,1 mm, exceto figs. 64, 69-70 = 0,5 mm.

FIGURAS 76-77. *Corotoca fontesi* Zilberman 2018, holótipo fêmea (preservado em álcool).
Habitus: 76, lateral; 77, dorsal. Escalas = 0,5 mm.

78

79

FIGURAS 78-79. *Corotoca fontesi* Zilberman 2018, parátipo macho (preservado em álcool).

Habitus: 78, lateral; 79, dorsal. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 80-81. *Corotoca fontesi* Zilberman 2018. *Habitus* (ventral): 80, holótipo fêmea; 81, parátipo macho. Escala = 0,5 mm

FIGURAS 82-91. *Corotoca fontesi* Zilberman 2018. 82, cabeça (ventral); 83, antena; 84-86, sensilas nos antenômeros III, X e XI; 87, labro; 88, mandíbulas (esquerda e direita); 89, maxila; 90, pré-mento; 91, pós-mento. Escalas: 0,1 mm, exceto fig. 87 = 0,05m.

FIGURAS 92-103. *Corotoca fontesi* Zilberman 2018. 92, meso-metatórax (ventral); 93, meso-metanoto; 94-96, pernas (anterior, mediana, posterior); 97, élitro; 98, tergito VIII; 99, esternito VIII; 100, esternito IX; 101, tergitos IX e X; 102, edeago (dorsal); 103, espermateca. Escalas = 0,1 mm exceto figs 93-96 =0,5 mm, 103 = 0,05 mm.

FIGURAS 104-109. *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** (preservado em álcool). *Habitus*. Holótipo fêmea: 104, lateral; 105, dorsal; 106, ventral. Parátipo macho: 107, lateral; 108, dorsal; 109, ventral. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 110-116. *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** 110, cabeça (ventral); 111, antena; 112, mandíbulas (esquerda, direita); 113, labro; 114, maxila; 115, pré-mento; 116, pós-mento. Escalas = 0,1 mm, exceto figs. 111= 0,5 mm, 113, 116 = 0,05 mm.

FIGURAS 117-128. *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** 117, meso-metatórax (ventral); 118, meso-metanoto; 119-121, pernas (anterior, mediana, posterior); 122, élitro; 123, tergito VIII; 124, esternito VIII; 125, tergitos IX e X; 126, esternito IX; 127, edeago (dorsal). Fêmea: 128, espermateca. Escalas = 0,1 mm, exceto figs. 119-122 = 0,5 mm, 123 = 0,05 mm.

FIGURAS 129-130. Cabeça (frontal): 129, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**; 130, *Corotoca melantho* Schiødte 1853.

FIGURAS 131-133. *Corotoca hitchensi* **sp. nov.**, holótipo fêmea (preservado em álcool).
Habitus: 131, lateral; 132, dorsal; 133, ventral. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 134-148. *Corotoca hitchensi* **sp. nov.** Fêmea: 134, cabeça (ventral); 135, antena; 136, labro; 137, mandíbulas (esquerda, direita); 138, maxila; 139, pré-mento; 140, meso-metatórax (ventral); 141, meso-metanoto; 142-144, pernas (anterior, mediana, posterior); 145, élitro; 146, tergito VIII; 147, esternito VIII; 148, espermateca. Escalas = 0.1 mm exceto figs 141-144= 0,5 mm e 139, 148 = 0,05 mm.

FIGURAS 149-152. *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**, parátipo fêmea (preservado seco). *Habitus*: 149, lateral; 150, dorsal; 151, ventral. 152, etiquetas.

FIGURAS 153-155. *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.** (preservado em álcool) fêmea. *Habitus*: 153, lateral; 154, dorsal; 155, ventral. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 156-162. *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.** Fêmea: 156, cabeça (ventral); 157, antena; 158, labro; 159, mandíbula (esquerda); 160, maxila; 161, 162, pré-mento (setas indicando projeção arredondada da lígula e único palpômero labial). Escalas = 0,1 mm; exceto figs.158-159 = 0,05 mm, 156-157= 0,5 mm.

FIGURAS 163-172. *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.** Fêmea: 163, meso-metatórax (ventral); 164, meso-metanoto; 165-167, pernas (anterior, mediana, posterior); 168, élitro; 169, tergito VIII; 170, esternito VIII; 171, tergitos IX e X; 172, espermateca. Escalas = 0.1 mm exceto figs 163-164 = 0,3 mm; 165-167= 0,5 mm, 172 = 0,05 mm.

FIGURAS 173-179. *Cavifronexus papaveri* **sp. nov.**, holótipo fêmea . *Habitus*: 173, lateral; 174, dorsal; 175, ventral; 176, tergito VIII; 177, esternito VIII; 178, tergitos IX e X; 179, espermateca. Escalas = 0,1 mm exceto fig. 179 = 0,05 mm, 173-175 Escalas = 0,5 mm.

FIGURA 180. Mapa com distribuição de espécies de *Corotoca* e *Cavifronexus*.

181

182

183

184

FIGURAS 181-184. Cabeça (dorsal): 181, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 182, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**; 183, *Spirachtha eurymedusa* Schiødte 1853. 184. Cabeça e protórax (lateral): *Corotoca fontesi* Zilberman 2018. Escalas = 0.5 mm, exceto 183 = 0,2 mm.

FIGURAS 185-186. Antenômeros II e III: 185, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**; 186, *Xenogaster inquilina* Borgmeier 1950. Escalas: 185=0,25 mm e 186=0,1mm.

187

188

189

FIGURAS 187-189. Três últimos palpômeros maxilares: 187, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**; 188, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**; 189, *Xenogaster inquilina* Borgmeier 1950. Escalas: 0,05 mm.

190

191

FIGURAS 190-191. Esquema da quetotaxia da estipe: 190, *Corotoca phylo* Schiødte 1853; 191, *Corotoca melantho* Schiødte 1853.

192

193

FIGURAS 192-193. Quetotaxia do pós-mento: 192, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 193, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** Escalas = 0,05 mm.

194

195

FIGURAS 194-195. Quetotaxia do pós-mento: 194, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018; 195, *Corotoca phylo* Schiødte 1853. Escalas= 0,05 mm.

FIGURAS 196-197. Quetotaxia do pós-mento: 196, *Corotoca hitchensi* **sp. nov.**; 197, *Corotoca araujoi* Seevers 1957. Escalas = 0,05 mm.

198

FIGURAS 198. Quetotaxia do pós-mento: 198, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.** Escala: 0,05 mm.

199

FIGURAS 199. Quetotaxia do mento-submento: 199, *Termitozophilus laetus* Silvestri 1901.
Escala: 0,05 mm.

FIGURAS 200-201. Placas esclerotizadas da região membranosa occipital (setas apontam para a região posterior da cabeça): 200, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**; 201, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**. Escalas= 0,1 mm.

FIGURAS 202-203. Pronoto: 202, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018; 203, *Corotoca melantho* Schiødte 1853.

FIGURAS 204-208. Esquema da quetotaxia do pronoto: 204, *Corotoca melantho*, Schiødte 1853; 205, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**; 206, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.** Asas membranasas: 207, *Corotoca melantho*, Schiødte 1853; 208, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018. Escalas: 0,5 mm.

212

213

FIGURAS 209-213. Élitros (setas curtas apontam o ângulo posterior da face lateral interna; setas longas a margem externa): 209, *Corotoca melantho*, Schiødte 1853; 210, *Termitozophilus laetus* Silvestri 1901; 211, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**. Esquema do meso-metasterno: 211, *Corotoca melantho*, Schiødte 1853; 212, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**. Escalas = 0,1 mm, exceto fig. 211 = 0,5 mm.

FIGURAS 214-218. Endoesternito: 214, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 215, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**; 216, *Xenogaster inquilina* Borgmeier 1950. Tibia posterior: 217, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**; 218, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018.

FIGURA 219. *Spirachtha eurymedusa* Schiødte 1853, fêmea. *Habitus*: 219, dorsal. Escala = 0,5 mm.

220

221

222

223

FIGURAS 220-223. Esquema da quetotaxia do tergito VIII: 220, *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.**; 221, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 222, *Cavifronexus papaveri* **sp. nov.**; 223, *Spirachtha eurymedusa* Schiødte 1853.

224

225

227

226

FIGURAS 224-227. Quetotaxia da região distal do esternito IX (macho): 224, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018; 225 *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 226, 227, *Termitozophilus laetus* Silvestri 1901. Escala = 0,1 mm.

FIGURA 228-231. Esquema do tergito X. 228, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018; 229, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 230, *Spirachtha eurymedusa* Schiødte 1853; 231, *Termitozophilus laetus* Silvestri 1901.

FIGURAS 232-233. Ápice do lobo médio: 232, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 233, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018. Escalas: 0,05 mm.

234

235

FIGURAS 234-235. Labro: 234, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 235, *Corotoca dawkinsi* sp. nov. Escalas: 0,05 mm.

236

237

FIGURAS 236-237. Labro: 236, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018; 237, *Corotoca phylo* Schiødte 1853. Escalas: 0,05 mm.

238

FIGURA 238. Labro: *Cavifronexus guyanae* (Mann 1923) **comb. nov.** Escala: 0,05 mm.

239

240

241

242

243

244

245

FIGURAS 239-245. Esquema do tergito II: 239, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.**; 240, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 242, *Corotoca hitchensi* **sp. nov.**; 251, *Corotoca phylo* Schiødte 1853; 242, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018; 244, *Corotoca araujoii* Seevers 1957; 245, *Cavifronexus guyanae* **comb. nov.** (Mann 1923).

FIGURAS 246-248. Esquema do abdômen (dorsal). Setas vermelhas indicam dimorfismo sexual. 246, *Corotoca fontesi* Zilberman 2018; 247, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** (macho); 248, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** (fêmea). V, VI = ventritos.

FIGURA 249-250. *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** *Habitus* ventral: 249, macho; 250, fêmea. Seta maior indica dimorfismo sexual na mancha no metaventríto e menor do ventríto IV. Escala: 0,5 mm.

FIGURAS 251-253. *Corotoca phylo* Schiødte 1853, fêmea (=parátipo de *Corotoca seeversi* Fontes 1977, sinônimo de *Corotoca phylo*). 251, *habitus* lateral; 252, corte transversal na curvatura do abdômen com dois ovos expostos, cada qual com um embrião em diferente estágio de desenvolvimento; 253, corte transversal do abdômen a partir do segmento IV com larva exposta. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 254-256. *Corotoca melantho* Schiødte, 1853, fêmea: 254, vista lateral do abdômen; 255, ovos no segmento IV, cada qual carregando um embrião em diferente estágio de desenvolvimento; 256, larva encontrada na região apical do abdômen. Escalas = 0,5 mm.

FIGURAS 257-258. Larva encontrada no abdômen. 257, *Corotoca melantho* Schiødte 1853; 258, *Corotoca dawkinsi* **sp. nov.** Escalas = 0,1 mm.

FIGURA 259. *Corotoca melantho* Schiødte 1853, fêmea. Condição encontrada em espécimen fixado com larva ligada ao abdômen. Escala 0,5 mm.