



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
CAMPUS I - CAMPINA GRANDE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DERICK LIRA BEZERRA DE MELO

**MIMETISMO VISUAL ENTRE TERMITÓFILOS E HOSPEDEIRO: UM CASO
IMPERFEITO?**

CAMPINA GRANDE
2022

DERICK LIRA BEZERRA DE MELO

MIMETISMO VISUAL ENTRE TERMITÓFILOS E HOSPEDEIRO: UM CASO IMPERFEITO?

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado de Departamento de Biologia da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Maria Avany Bezerra Gusmão

**CAMPINA GRANDE
2022**

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

M258m Melo, Derick Lira Bezerra de.
Mimetismo visual entre termitófilos e hospedeiro
[manuscrito] : um caso imperfeito? / Derick Lira Bezerra de
Melo. - 2022.
15 p. : il. colorido.

Digitado.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências
Biológicas) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de
Ciências Biológicas e da Saúde , 2022.

"Orientação : Prof. Dr. Maria Avany Bezerra Gusmão ,
Departamento de Biologia - CCBS."

1. Constrictotermes cyphergaster. 2. Corotoca spp. 3.
Mimetismo imperfeito. I. Título

21. ed. CDD 595.736

DERICK LIRA BEZERRA DE MELO

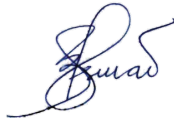
MIMETISMO VISUAL ENTRE TERMITÓFILOS E HOSPEDEIRO: UM CASO IMPERFEITO?

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado de Departamento de Biologia da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Ecologia

Aprovado em: 11/07/2022.

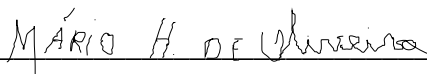
BANCA EXAMINADORA



Dra. Maria Avany Bezerra Gusmão (Orientadora)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Dr. Sérgio de Faria Lopes
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Me. Mário Herculano de Oliveira
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

SUMÁRIO

RESUMO	4
ABSTRACT	5
1 INTRODUÇÃO	6
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	7
2.1 Local de amostragem	7
2.2 Espécies modelo	8
2.3 Semelhança visual	8
2.4 Análise estatística	9
3 RESULTADOS.....	9
4 DISCUSSÃO	10
5 CONCLUSÃO	11
REFERÊNCIAS	11

MIMETISMO VISUAL ENTRE TERMITÓFILOS E HOSPEDEIRO: UM CASO IMPERFEITO?

Derick Lira Bezerra de Melo¹

Maria Avany Bezerra Gusmão²

RESUMO

O mimetismo é uma estratégia adaptativa, desenvolvida pelos organismos, que os possibilita se assemelharem a outros e obterem vantagens. Os besouros *Corotoca* spp fazem parte desse grupo de animais miméticos. Esses insetos conseguiram ultrapassar as barreiras defensivas dos ninhos dos cupins *Constrictotermes cyphergaster*, integrando-se às suas colônias sem serem percebidos como intrusos. Esses besouros simulam alguns comportamentos e a comunicação química de seus anfitriões, além de possuírem um perfil de hidrocarbonetos cuticulares bastante semelhante ao dos cupins. Essas características viabilizaram o seu modo de vida infiltrado. Entretanto, não se sabe se essas são as únicas táticas assumidas pelos besouros que garantem o seu estilo de vida. Nesse contexto, investigou-se a possível existência de outro tipo de mimetismo: o visual. Este perfil foi averiguado a partir da similaridade de coloração entre esses besouros e seus hospedeiros, analisando-se imagens da superfície dorsal dos insetos. Os dados foram obtidos através do software de processamento de imagens ImageJ. Os nossos resultados permitiram aceitar nossa hipótese. Admitimos haver uma certa similaridade visual entre os besouros e cupins em um contexto ecológico, quando há grande abundância de indivíduos, embora haja diferenças estatísticas significativas entre os grupos analisados. Desta forma, acreditamos que o cenário mais plausível para descrever essa relação é a mímica imperfeita, quando os organismos mímicos não convergem suas características fenotípicas com tanta precisão. Estados miméticos imperfeitos são frequentemente suficientes para defesa dos organismos. Logo, é possível que apenas a semelhança superficial desses besouros represente uma estratégia evolutiva estável que garantiu o sucesso desses invasores.

Palavras-chave: *Constrictotermes cyphergaster*. *Corotoca* spp. Mimetismo imperfeito.

¹ Departamento de Biologia, Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande - PB, Brasil. E-mail: derick.melo@aluno.uepb.edu.br

² Departamento de Biologia, Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande - PB, Brasil. E-mail: bezerra.avany@servidor.uepb.edu.br

VISUAL MIMICRY BETWEEN TERMITOPHILES AND HOST: AN IMPERFECT CASE?

ABSTRACT

Mimicry is an adaptive strategy, developed by organisms, that enables them to resemble others and gain advantages. *Corotoca* spp beetles are part of this group of mimetic animals. These insects managed to overcome the defensive barriers of *Constrictotermes cyphergaster* termite nests, integrating into their colonies without being perceived as intruders. These beetles simulate some behaviors and chemical communication of their hosts, and have a profile of cuticular hydrocarbons very similar to that of termites. These characteristics made their infiltrating way of life possible. However, it is not known whether these are the only tactics assumed by the beetles that ensure their lifestyle. In this context, the possible existence of another type of mimicry was investigated: the visual one. This profile was ascertained from the similarity of coloration between these beetles and their hosts, by analyzing images of the dorsal surface of the insects. The data were obtained using ImageJ image processing software. The results allowed us to accept our hypothesis. We admit that there is a certain visual similarity between the beetles and termites in an ecological context, when there is a great abundance of individuals, although there are significant statistical differences between the groups analyzed. Thus, we believe that the most plausible scenario to describe this relationship is imperfect mimicry, when mimic organisms do not converge their phenotypic characteristics so precisely. Imperfect mimetic states are often sufficient for the defense of organisms. Therefore, it is possible that only the superficial similarity of these beetles represents a stable evolutionary strategy that ensured the success of these invaders.

Keywords: *Constrictotermes cyphergaster*. *Corotoca* spp. Imperfect mimicry.

1 INTRODUÇÃO

Os cupins fazem parte de um restrito grupo denominado de insetos eussociais, junto com as abelhas, formigas e algumas espécies de vespas. Esse grupo é representado por organismos que apresentam extensa divisão de tarefas, sobreposição de gerações e o cuidado parental com a prole (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). São indivíduos que demonstram forte cooperação e altruísmo com os seus pares. Essas características são quase limitadas aos insetos sociais, embora a sociabilidade tenha se desenvolvido em certos níveis em outras poucas linhas evolutivas de animais (WILSON, 1975). Esses insetos formam colônias e podem viver em ninhos que são construídos geralmente com materiais externos, partículas de solo e madeira, fezes e saliva dos construtores (ABE, 1987). A arquitetura de seus ninhos proporciona um microambiente regulado, com condições de temperatura e umidade bem definidas (CHOUVENC et al., 2013), promovendo a primeira linha de defesa da colônia, que provê proteção contra o ambiente externo, invasores e predadores (NOIROT; DARLINGTON, 2000). Este conjunto de fatores denota o isolamento do meio interno e concede condições favoráveis para a vida da colônia, um ambiente que também atrai o interesse de outros insetos que desejam usufruir dos benefícios de viver em sociedade (KISTNER, 1979).

Diferentes espécies de cupins, ou até mesmo outras ordens de insetos, podem viver dentro de um mesmo ninho, convivendo diretamente com o hospedeiro ou habitando áreas periféricas, evitando o contato (KISTNER, 1979). Alguns são atraídos pela disponibilidade de presas (SCHÖNING; MOFFETT, 2007), outros procuram abrigo contra impactos ambientais (MONTEIRO et al., 2017). Ainda existem aqueles que são estritamente especializados em viver com cupins, recebendo alimentos de seus hospedeiros (SEEVERS, 1957). Esses últimos, que vivem em associação dependente com os ninhos de cupins são conhecidos como termitófilos (KISTNER, 1990).

Uma considerável diversidade taxonômica de insetos tem sido relatada como termitófila em algum sentido (KISTNER, 1982). Alguns besouros compreendem insetos desta categoria, já que parecem viver em uma associação de parasitismo social com os cupins (KISTNER, 1968). Embora estes intrusos sejam saqueadores ou alimentados diretamente pelos cupins, seu custo para a aptidão da colônia parece ser insignificante (CRISTALDO et al., 2012). Portanto, supõe-se que essa interação esteja mais próxima ao comensalismo. Os besouros Staphylinidae são especialmente famosos por se adaptarem a viver nesse tipo de associação, estando esses insetos afiliados às colônias de cupins há pelo menos 99 milhões de anos (CAI et al., 2017). Pertencentes a essa família, os besouros *Corotoca* (Aleocharinae; Corotocini) são encontrados apenas em associação com os cupins *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Termitidae: Nasutitermitinae) (ZILBERMAN, 2020), e são totalmente dependentes de suas colônias (MATHEWS, 1977).

Esses besouros conseguiram ultrapassar as barreiras defensivas dos cupins, possibilitando-os viverem em colônias configuradas como verdadeiras “fortalezas” sem serem percebidos como intrusos. Como a maioria dos cupins são cegos, os *Corotoca* spp devem contar com outros mecanismos que não dependam da visão para evitar rejeição dentro do ninho. Hoje, sabe-se que a paródia da comunicação química (WILSON, 1971), simulação comportamental (KISTNER, 1979), e a adoção de um perfil similar de hidrocarbonetos cuticulares (ROSA et al., 2018) são algumas das estratégias de inserção desses besouros, que viabilizaram o modo de vida infiltrado nos ninhos de cupins. Além disso, os *Corotoca* spp apresentam um *bauplan* fisogástrico devido à ampliação de suas partes membranosas abdominais. Supõe-se que essa adaptação os torne morfologicamente parecidos com seu hospedeiro, e seja possivelmente direcionada a otimização de suas interações dentro da colônia (SEEVERS, 1957). Para Cunha et al. (2015), esses besouros e os operários de *C. cyphergaster* são estatisticamente indistinguíveis em relação a sua morfologia. Logo, acredita-se que, embora não sem críticas

(WILSON, 1971), a fisogastria seja uma adaptação funcional à mímica Wasmanniana (KISTNER, 1968), destinada a copiar, a grosso modo, a estrutura de um cupim.

Kistner (1968) levantou a hipótese de que os besouros Staphylinidae (Corotocini) seriam estruturalmente adaptados à similaridade com os operários dos cupins. Esta proposta foi reafirmada mais tarde por Sands e Lamb (1975). Além dessa possível semelhança estrutural, outra característica que também pode ser associada ao modo de vida dos termitófilos é sua semelhança de tonalidade com seus anfitriões. Sabendo que os cupins majoritariamente não dependem da visão, Wilson (1971) refletiu que a adoção da semelhança visual para o hábito termitófilo possivelmente estaria direcionada à defesa contra predadores externos. Kistner (1968) observou que, ao examinar a aparência geral dos besouros *Coatonachthodes*, os cupins raramente são vistos de outros ângulos além do ortogonal, portanto, uma possível mímica se assemelharia a um cupim apenas visto de cima.

Em alguns casos, o mimetismo pode ser entendido como uma estratégia defensiva desenvolvida pelas espécies para se proteger de potenciais predadores (STUBBS, 1976). Organismos miméticos que simulam precisamente o seu modelo tendem a estar melhor protegidos (MAPPE; ALATALO, 1997; DITTRICH et al., 1993). Desta forma, faz sentido supor que esta estratégia seja funcional para os besouros *Corotoca* spp, já que esses insetos pode ser vistos em eventos migratórios da colônia (EMERSON, 1935) e participam da trilha de forrageio de *C. cyphergaster* para dispersarem suas larvas e concluírem seus ciclos reprodutivos (OLIVEIRA et al., 2018). O seu hospedeiro possui o hábito de realizar suas atividades de forrageio em trilhas noturnas ao ar livre (MOURA et al., 2006) e, assim, essas necessidades de deslocamento e reprodução resultam em momentos de potencial desproteção dos besouros quando estão fora da colônia. Esses besouros comumente se deslocam no centro dos grupos de operários (MOREIRA et al., 2019), logo, o mimetismo os mantém camuflados em meio às trilhas de cupins, não os destacando para os predadores e diminuindo potencialmente as chances de serem identificados.

Dada a incerteza quanto à mera existência dessa semelhança no aspecto exterior entre esses besouros e os cupins, objetivamos investigar a existência de um possível mimetismo visual adotado pelos besouros *Corotoca* spp para a casta de cupins operários de *C. cyphergaster*. Para fins deste estudo, adotamos o termo “mimetismo visual” para fazer referência apenas à similaridade na coloração desses insetos. A hipótese testada foi a de que existe correspondência de cor entre os termitófilos e seus hospedeiros operários.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Local de amostragem

Os exemplares, hospedeiros e termitófilos, foram coletados na Estação Experimental de São João do Cariri (EESJC), localizada no município de São João do Cariri, Paraíba, Brasil (-7° 23' S/-36° 31' W). A EESJC está sob a administração do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba. Sob a classificação de Köppen (KOTTEK et al., 2006), a área tem clima Bsh (estepe quente e seco). A altitude varia de 400 a 700 metros, e a precipitação média anual é de 400 mm, com temperatura média de 25 °C (CAMARGO-SCHUBERT, 2017). A vegetação dessa área de Caatinga é predominantemente arbustiva arbórea aberta, com prevalência de algumas espécies vegetais de Apocynaceae, Burseraceae, Cactaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae e Leguminosae (BARBOSA, 2007).

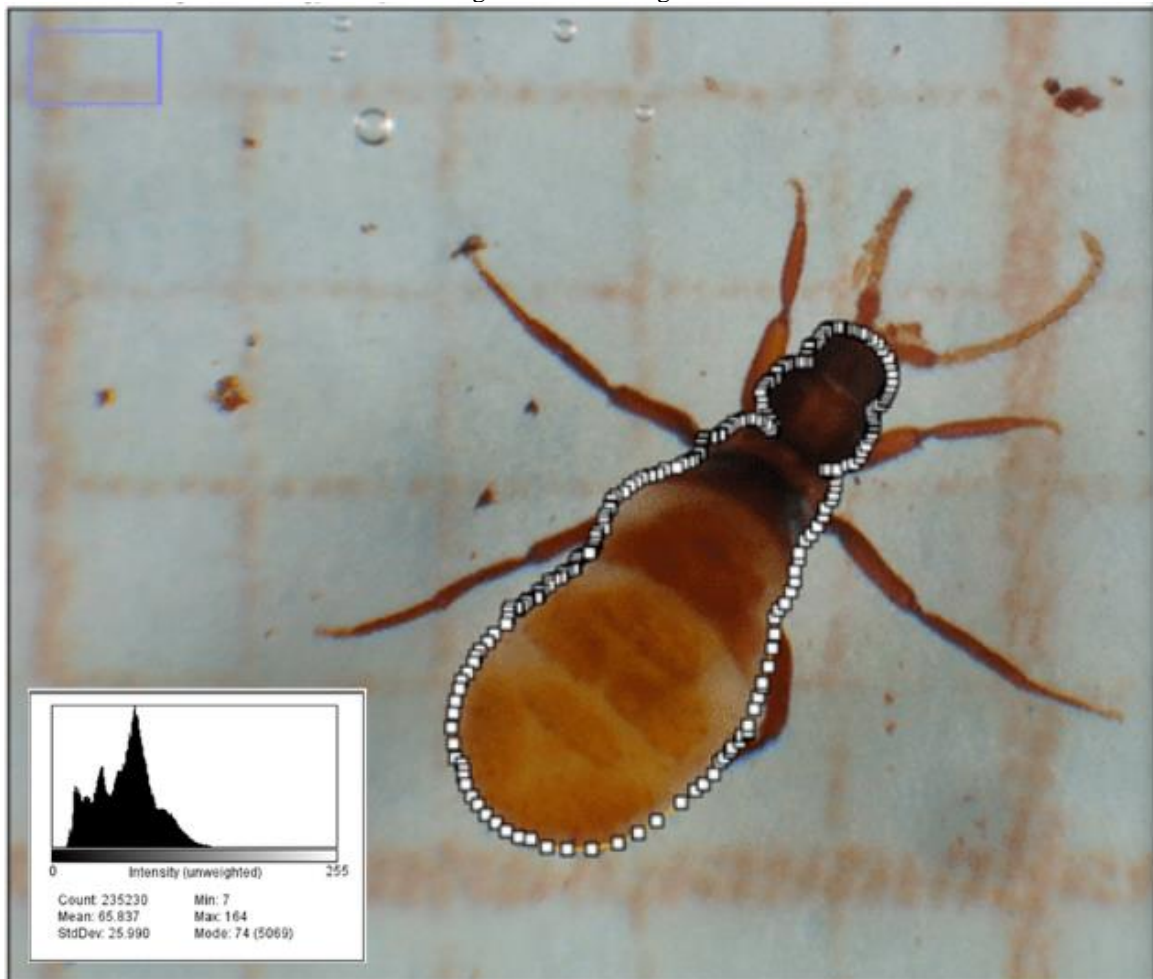
2.2 Espécies modelo

Constrictotermes cyphergaster é o principal construtor de ninhos arbóreos visíveis na região do Cariri (~59 ninhos/ha) do estado da Paraíba, Nordeste do Brasil (VASCONCELLOS et al., 2007). Seus ninhos, de comportamento policálico nos domínios arbustivos da Caatinga (BEZERRA-GUSMÃO et al., 2009), podem funcionar como habitat para vertebrados (VASCONCELOS et al., 2015) e invertebrados (CUNHA; BRANDÃO, 2001). Entre os invertebrados, destacam-se os besouros *Corotoca* spp. Esse gênero inclui atualmente seis espécies, e está registrado tanto na Argentina como no Brasil (ZILBERMAN, 2020). Na EESJC os ninhos de *C. cyphergaster* abrigam duas espécies desses besouros (*C. fontesi* Zilberman, 2019 e *C. melantho* Schiødte, 1883), ambas examinadas neste estudo. Os insetos foram amostrados a partir de um total de cinco ninhos coletados, com volumes variando de 8,78 a 55,22 L. Nessas colônias, coletamos 317 indivíduos. 108 eram besouros (56 *C. fontesi* e 52 *C. melantho*) e 209 operários adultos do cupim.

2.3 Semelhança visual

Como nossa hipótese assume que a mímica visual desempenharia um papel defensivo contra predadores que poderiam atacar os insetos por cima, os dados cromáticos foram coletados a partir de fotografias da superfície dorsal dos organismos (Figura 1).

Figura 1 – Modelo de prancha representativa para o uso do software ImageJ, em que é estimada a média da coloração através da distribuição da frequência das cores dos pixels, da região delimitada manualmente na imagem em um histograma.



Fonte: Elaborado pelo autor.

A área do corpo foi delimitada manualmente e incluiu os tagmas cabeça, tórax e abdômen, excluindo-se os apêndices corporais. O valor da cor foi estimado como a frequência média dos pixels na região selecionada no software ImageJ, um programa público destinado ao processamento de imagens, a fim de produzir uma única unidade observacional por espécime.

Todas as amostras foram fotografadas com uma câmera LuckyZoom® 2592x1944 Resolution, acoplada à ocular de um estereomicroscópio sob as mesmas condições de iluminação. Uma placa de Petri de vidro cristalino foi colocada em cima de uma folha de papel milimetrado e foi preenchida com uma mistura de álcool 70% e desinfetante (gel) para fixar as amostras imersas na posição desejada.

2.4 Análise estatística

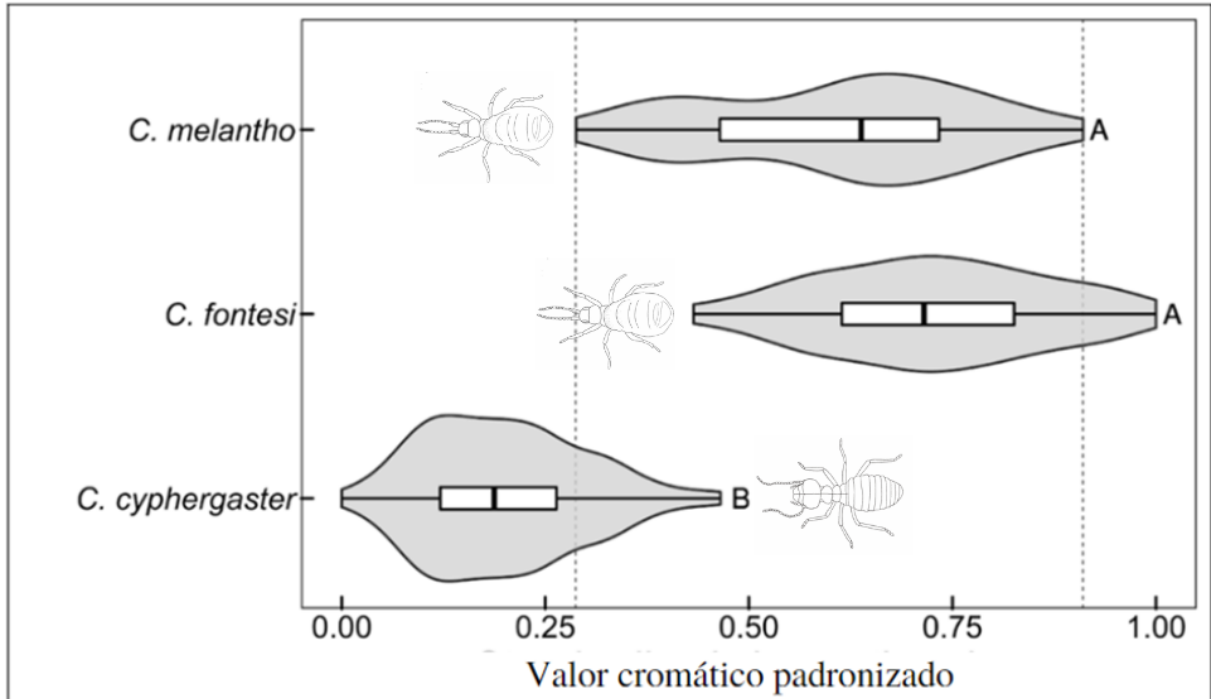
Para analisar os dados cromáticos, padronizamos os valores da média da frequência de tonalidades no corpo entre 0 e 1 com a função *deconstand* do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2013), e construímos um modelo linear generalizado sob distribuição de erro binomial. O modelo determinou as diferenças entre as espécies sobre os valores de tonalidade padronizados. Os resíduos do modelo foram analisados e, posteriormente, corrigidos em função da subdispersão, ajustando para uma distribuição Quasi-Binomial.

Como usamos o valor médio da tonalidade como uma estimativa cromática, a quantificação pode sofrer influência probabilística de acordo com o tamanho do organismo fotografado. Respondemos a esta expectativa enviesada fornecendo a área do corpo como uma pesagem a priori para o modelo. Como transformamos os dados para uma distribuição binomial aproximada, os pesos também foram limitados entre 0 e 1. O modelo foi testado usando Análise de Desvio (ANODEV), com teste F. Como passo final, realizamos uma comparação pós-hoc em pares com o teste Dunn. Todas as análises assumiram um nível de significância de 0,05 e foram realizadas no software R 4.0.4 (R Core Team, 2021).

3 RESULTADOS

A análise cromática revelou que existem diferenças estatísticas para as estimativas de tonalidade entre os dois grupos estudados, besouros e cupins ($F_{[2, 313]}=581,710$; $P<0,001$). Em geral, os cupins operários totalmente desenvolvidos (adultos) exibem uma tonalidade inclinada para os tons mais escuros do espectro ($0,198 \pm 0,097$) (média \pm desvio padrão) do que os termitófilos. Vimos também que *C. fontesi* ($0,724 \pm 0,138$) demonstra-se mais pálido do que *C. melantho* ($0,609 \pm 0,158$), mas não diferem entre si (*C. fontesi* - *C. melantho*: $Z= 1,337$; $P= 0,271$). Ambos os termitófilos diferem significativamente de seus operários anfitriões (*C. cyphergaster* - *C. fontesi*: $Z= -12,170$; $P <0,001$) e (*C. cyphergaster* - *C. melantho*: $Z= -10,154$; $P <0,001$) (Figura 2).

Figura 2 – Representação gráfica da comparação par a par entre os modelos termitófilos (A) *Corotoca* (Staphylinidae) e o hospedeiro (B) *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae). A área entre as linhas tracejadas representa uma região de tonalidade comum entre as espécies.



Fonte: Elaborado pelo autor.

4 DISCUSSÃO

Considerando que os besouros permanecem sempre no centro dos grupos de forrageamento quando se locomovem entre seus hospedeiros (MOREIRA et al., 2019), pensamos que sua cor possa ter algum valor críptico, ajustando-se ao fluxo de cupins em vez de enfatizar a sua presença. Assim, hipotetizamos que a coloração geral dos operários de *C. cyphergaster* representava um modelo plausível a ser correspondido por mimíca visual, denotando uma tática de cobertura para mitigar o perigo ao sair da colônia. No entanto, nosso teste rejeitou esta hipótese, pois a coloração entre os besouros e cupins não é estatisticamente similar ($P < 0,05$).

Todavia, uma análise mais atenciosa da distribuição dos dados demonstra uma área de concordância (Fig. 2), uma interseção, em que modelos e miméticos são cromaticamente indistinguíveis. Assim, o cenário mais plausível que pode descrever essa relação é a mimíca imperfeita (SHERRATT, 2002), quando os organismos miméticos não convergem suas características fenotípicas com tanta precisão. Este não é o primeiro caso de seleção para mimícas imperfeitas de cupins. Como mostrado por Hölldobler e Wilson (1992), os principais operários de *Pheidole nasutoides* (Formicidae: Myrmicinae) assemelham-se a um soldado cupim em padrão de cor (cabeça escura e corpo amarelo pálido), e até se movem como soldados cupins quando perturbados. Para os besouros *Corotoca*, observa-se um padrão semelhante de cabeça bem pigmentada e corpo mais pálido, embora não tenham um padrão de tonalidade estatisticamente fiel.

O fato de os *Corotoca* ajustarem uma etapa de sua reprodução à intensidade máxima do rastro de seu hospedeiro (MOREIRA et al., 2019), juntamente com seu pequeno tamanho, também podem garantir uma boa cobertura, mesmo que não sejam mimícas precisas. A grande abundância de organismos nas trilhas nos permite pensar que os predadores potenciais provavelmente não discriminam entre modelos e miméticos, levando a uma seleção relaxada

desse fenótipo (PENNEY et al., 2012; SHERRATT, 2002). Além disso, a mera semelhança visual de um organismo com formigas ou cupins pode ser de grande vantagem porque alguns predadores mostram aversão a esses insetos sociais (NELSON; JACKSON, 2006). Sugere-se que os mecanismos de defesa dos cupins, além da abundância, devem ser considerados entre os fatores que irão regular seu consumo por predadores. Cupins da subfamília Nasutitermitinae, como *C. cyphergaster*, demonstram ter baixas taxas de consumo por predadores com diferentes capacidades sensoriais e de forrageio (COSTA et al., 2008; SOUZA et al., 2019), em virtude de seu modo de defesa química que os tornam intragáveis. Neste contexto, os fenótipos mímicos mais grosseiros podem passar facilmente despercebidos e estão levemente sujeitos a chances de serem atacados entre esses modelos (KIKUCHI; PFENNIG, 2013). Esta característica também se torna vantajosa por contemplar uma ampla gama de predadores, abrangendo tanto especialistas quanto generalistas (PEKÁR et al., 2011), reiterando a mimica imperfeita como uma estratégia altamente funcional.

Contrastando as necessidades vitais dos termitófilos com as suposições de que eles sejam organismos miméticos, assumimos que, de fato, esses insetos não dependem muito da semelhança exata com seu hospedeiro. Neste estudo, esta interpretação vem da análise deste aspecto isoladamente. A escolha do momento certo para sair da colônia (OLIVEIRA et al., 2018), o seu comprimento corporal reduzido e a adoção de uma imitação mais generalista se mostram como estratégias defensivas vantajosas para os termitófilos dentro desse contexto em que estão inseridos. O conjunto desses fatores os fornece um bom disfarce. Com isso, a constatação da existência de um certo mimetismo visual se consolida com as hipóteses levantadas por Kistner (1968) e por Sands e Lamb (1975), quando ambos afirmaram haver similaridades visuais entre termitófilos e operários de seu anfitrião.

5 CONCLUSÃO

A verificação do possível efeito mimético de *C. melantho* e *C. fontesi* em relação ao seu hospedeiro *C. cyphergaster* nos permitiu a aceitação da nossa hipótese apenas dentro do contexto ecológico em que os modelos estão inseridos. Embora constatada uma certa similaridade visual entre os termitófilos e os cupins, os resultados mostram que o mimetismo da coloração adotado por esses besouros não é tão preciso quanto se imaginou, quando o analisamos de forma isolada e sob condições experimentais controladas.

Os resultados desta pesquisa abrem possibilidades para avançar na discussão sobre interações entre cupins e seus termitófilos, como os *Corotoca* spp. Busca-se entender como fatores ambientais atuam no controle e seleção desses organismos dentro e fora das colônias. Além disso, este estudo auxilia no entendimento dos comportamentos e estratégias evolutivas adotadas por essas espécies que vivem em associação ao mundo dos cupins, visando explicar o sucesso ecológico desses animais.

REFERÊNCIAS

- ABE, T. Evolution of life types in termites. **Evolution and coadaptation in biotic communities**, 1987.
- BARBOSA, M. R. Vegetação e flora no Cariri Paraibano. **Oecologia brasiliensis**, v. 11, n. 3, p. 313–322, 2007.
- BEZERRA-GUSMÃO, M. A.; KOGISO, K. A.; HONORATO, T. O.; DE MELO, T. X.; BARBOSA, J. R. C.; BANDEIRA, A. G. Polycalic nest systems and levels of aggression of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in the semi-arid region of Brazil. **Sociobiology**, 2009.

- CAI, C.; HUANG, D.; NEWTON, A.F.; , ELDREDGE, K. T.; ENGEL, M. S. Early evolution of specialized termitophily in Cretaceous rove beetles. **Current Biology**, v. 27, n. 8, p. 1229-1235, 2017.
- CHARLES NOIROT; DARLINGTON, J. P. E. C. **Termites : Evolution , Sociality , Symbioses ;Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence**. p. 21–139.
- CHOUVENC, T.; EFSTATHION, C. A.; ELLIOTT, M. L.; SU, N. Y. Extended disease resistance emerging from the faecal nest of a subterranean termite. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1770, 2013.
- COSTA, G. C.; COLLI, G. R.; CONSTANTINO, R. Can lizard richness be driven by termite diversity? Insights from the Brazilian Cerrado. **Canadian Journal of Zoology**, v. 86, n. 1, p. 1-9, 2008.
- CRISTALDO, P. F.; ROSA, C. S.; FLORENCIO, D. F.; MARINS, A.; DESOUSA, O. Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). **Insectes sociaux**, v. 59, n. 4, p. 541–548, 2012.
- CUNHA, H. F.; BRANDÃO, D. Invertebrates associated with the neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 37, n. 3, p. 593–600, 2001.
- CUNHA, H. F.; LIMA, J. S.; DE SOUZA, L. F.; DOS SANTOS, L. G. A.; NABOUT, J. C. No morphometric distinction between the host *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri)(Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae) and its obligatory termitophile *Corotoca melantho* Schiødte (Coleoptera: Staphylinidae). **Sociobiology**, v. 62, n. 1, p. 65–69, 2015.
- EMERSON, A. E. Termitophile distribution and quantitative characters as indicators of physiological speciation in British Guiana termites (Isoptera). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 28, n. 3, p. 369-395, 1935.
- VASCONCELOS, M. F.; HOFFMANN, D.; ARAÚJO, M. C.; VASCONCELOS, P. N. Bird-termite interactions in Brazil: A review with perspectives for future studies. **Biota Neotropica**, v. 15, 2015.
- DIAL, R. J.; ELLWOOD, M. D. F.; TURNER, E. C.; FOSTER, W. A. Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical Rain forest 1. **Biotropica**, v. 38, n. 5, p. 643–652, 2006.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. Pheidole nasutoides, a new species of Costa Rican ant that apparently mimics termites. **Psyche**, v. 99, n. 1, p. 15–22, 1992.
- KIKUCHI, D. W.; PFENNIG, D. W. Imperfect mimicry and the limits of natural selection. **The Quarterly review of biology**, v. 88, n. 4, p. 297–315, 2013.
- KISTNER, D. H. 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**, p. 213–221, 1968.
- KISTNER, D. H. Social and evolutionary significance of social insect symbionts. **Social insects**, v. 1, p. 339–413, 1979.
- KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World map of the

Köppen-Geiger climate classification updated. 2006.

MAPPES, J.; ALATALO, R. V. Batesian mimicry and signal accuracy. **Evolution**, p. 2050–2053, 1997.

MATHEWS, A. G. A. **Studies on Termites from the Mato Grosso State, Brazil**. 267 p.

MOURA, F. M.; VASCONCELLOS, A.; DE ARAÚJO, V. F. P.; BANDEIRA, A. G. Feeding habit of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) in an area of Caatinga, Northeast Brazil. **Sociobiology**, v. 48, n. 1, p. 21–26, 2006.

MOREIRA, I. E.; PIRES-SILVA, C. M.; RIBEIRO, K. G.; ZILBERMAN, B.; BEZERRA-GUSMÃO, M. A. Run to the nest: A parody on the iron maiden song by *Corotoca* spp. (Coleoptera, Staphylinidae). **Papeis Avulsos de Zoologia**, 2019.

NELSON, X. J.; JACKSON, R. R. Vision-based innate aversion to ants and ant mimics. **Behavioral Ecology**, v. 17, n. 4, p. 676–681, 2006.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; WAGNER, H.; OTHERS. Community ecology package. **R package version**, v. 2, n. 0, p. 321–326, 2013.

OLIVEIRA, M. H.; DA SILVA VIEIRA, R. V.; MOREIRA, I. E.; PIRES-SILVA, C. M.; DE LIMA, H. V. G.; DE LIMA ANDRADE, M. R.; BEZERRA-GUSMÃO, M. A. “The road to reproduction”: foraging trails of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae) as maternities for Staphylinidae beetles. **Sociobiology**, v. 65, n. 3, p. 531–533, 2018.

PEKÁR, S.; JARAB, M.; FROMHAGE, L.; HERBERSTEIN, M. E. Is the evolution of inaccurate mimicry a result of selection by a suite of predators? A case study using myrmecomorphic spiders. **The American Naturalist**, v. 178, n. 1, p. 124–134, 2011.

PENNEY, H. D.; HASSALL, C.; SKEVINGTON, J. H.; ABBOTT, K. R.; SHERRATT, T. N. A comparative analysis of the evolution of imperfect mimicry. **Nature**, v. 483, n. 7390, p. 461–464, 2012.

ROSA, C. S.; CRISTALDO, P. F.; FLORENCIO, D. F.; MARINS, A.; LIMA, E. R.; DESOUSA, O. On the chemical disguise of a physogastric termitophilous rove beetle. **Sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 38–47, 2018.

SANDS, W. A.; LAMB, R. W. The systematic position of *Kaudernitermes* gen. n. (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae) and its relevance to host relationships of termitophilous staphylinid beetles. **Journal of Entomology Series B, Taxonomy**, v. 44, n. 2, p. 189–200, 1975.

SOUZA, H. B. A.; VIEIRA, W. L. S.; COSTA, G. C.; VASCONCELLOS, A. Defense mechanisms of termites affect their consumption rate by lizards. **Amphibia-Reptilia**, v. 40, n. 3, p. 395–400, 2019.

SCHÖNING, C.; MOFFETT, M. W. Driver ants invading a termite nest: why do the most catholic predators of all seldom take this abundant prey?. **Biotropica**, v. 39, n. 5, p. 663–667, 2007.

SEEVERS, C. H. A monograph on the termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). **Fieldiana, Zoology**, v. 40, p. 1–334, 1957.

SHERRATT, T. N. The evolution of imperfect mimicry. **Behavioral Ecology**, v. 13, n. 6, p.

821–826, 2002.

STUBBS, M. Defence in animals. **JSTOR**, 1976.

WINAND DITTRICH, F. G.; GREEN, P.; MCGREGOR, P.; GREWCOCK, D. Imperfect mimicry: a pigeon's perspective. 1993.

WILSON, E. O. Some central problems of sociobiology. **Social Science Information**, v. 14, n. 6, p. 5–18, 1975.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: Origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 2005.

WILSON, E. O.; OTHERS. **The insect societies**. [s.l.] Cambridge, Massachusetts, USA, Harvard University Press, 1971.

ZILBERMAN, B. Phylogenetic analysis of the genus *Corotoca*, with description of a new genus and species from Brazil (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae). **Insect Systematics & Evolution**, v. 52, n. 2, p. 201–245, 2020.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Fabiana e Wladimir, e aos meus familiares, Flaviana, Fabrício, Josi, Matheus, Izabella e Sophia, por todo o suporte e apoio durante toda a minha vida.

A meu companheiro de vida, Mateus, por estar sempre comigo nesta caminhada, dando-me amparo independente de qualquer situação.

À minha professora orientadora, Maria Avany Bezerra Gusmão, que me concedeu a oportunidade de estágio e realização, não só deste, mas de muitos outros trabalhos. Agradeço pela confiança, parceria, por todos os conselhos, orientações e pela dedicação em sempre me mostrar o melhor caminho a ser seguido na minha formação acadêmica.

Aos meus amigos e colegas de trabalho, Socorro, Marllon, Mário, Carlos e, especialmente, ao Igor, por todo o auxílio na construção e desenvolvimento deste trabalho.

À Universidade Estadual da Paraíba e aos professores do Curso de Graduação em Ciências Biológicas da UEPB, que contribuíram para a minha formação enquanto profissional.

Aos meus amigos e colegas de curso, por toda paciência e companheirismo durante todo esse período.

E a todas as pessoas que de alguma forma auxiliaram na realização desta conquista.

Gratidão a todos vocês.