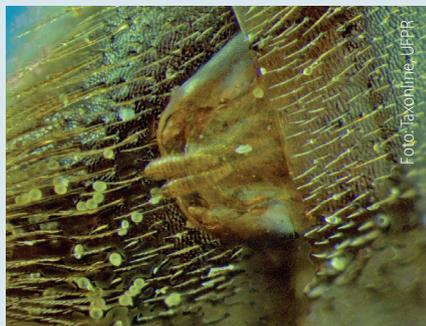


CAPÍTULO 30

STREPSIPTERA KIRBY, 1813



Abelha estilopizada



Fêmea de Stylopidae liberando duas larvas triangulares



Stylopidae, macho

Jeyaraney Kathirithamby Oxford University, Oxford, Inglaterra.  <https://orcid.org/0000-0001-9907-4779>

Etimologia. Do grego *strepsis* = espiralado; *pteron* = asa. Refere-se aos machos de vida livre que, quando em voo, dão a impressão de que as asas posteriores exibem um movimento em espiral.

Diagnose. Os Strepsiptera são parasitoides entomófagos, com machos adultos de vida livre e fêmeas endoparasitoides (exceto na subordem Mengenillidia). Os machos possuem olhos grandes, com aspecto morulado, antenas flabeladas, asas anteriores reduzidas e asas posteriores grandes. As fêmeas de Mengenillidae são de vida livre, ao passo que aquelas da subordem Stylopidae são neotênicas e endoparasitoides, com o corpo saciforme, exceto pelo cefalotórax que fica exposto (Kathirithamby 2018).

Introdução. Os estrepisípteros são endoparasitoides obrigatórios com distribuição cosmopolita. Parasitam insetos pertencentes a sete ordens e 34 famílias. Os hospedeiros pertencem a Zygentoma, Blattaria (baratas), Mantodea, Orthoptera, Hemiptera, Diptera e Hymenoptera. Há cerca de 640 espécies descritas para a fauna mundial, com 35 delas (Tab. 30.1) presentes no Brasil (Hoffmann 1914; Brèthes 1923; Kogan 1958, 2012; Oliveira & Kogan 1959, 1960, 1962, 1963; Kogan & Oliveira 1966; Luna de Carvalho 1973, 1978; Trois 1982a,b, 1984a,b, 1988; Oliveira *et al.* 2020). Estudos recentes indicam que devam existir muitas espécies crípticas, o que implicaria em uma estimativa realista com cerca do dobro do número de espécies. As seguintes famílias fósseis são reconhecidas: Protoxenidae, Phthanoxenidae, Cretostylopidae e Mengenidae. Informações adicionais podem ser obtidas na página eletrônica indicada em Kathirithamby (2019).

Morfologia (adultos). Machos (Figs 30.1-3) com antena flabelada (Fig. 30.4). Olhos compostos (Fig. 30.3) com 15-150 omatídios separados pela cutícula ou cerdas. Aparato bucal composto por mandíbulas laminares (Fig. 30.2-3) (ausentes na família Corioxenidae) e pelas maxilas. As mandíbulas nos estrepisípteros fósseis são robustas e bem grandes (Pohl *et al.* 2005; Grimaldi *et al.* 2005). A cabeça é conectada a um protórax curto e inconspícuo. O mesotórax porta asas anteriores reduzidas (Figs 30.5), análogas aos halteres de Diptera (Kathirithamby 1989; Pix *et al.* 1993). Metatórax muito grande, às vezes 10 vezes maior que o mesotórax, comportando os músculos assíncronos de voo (Smith & Kathirithamby 1984) e com um par de grandes asas posteriores de venação reduzida (Figs 30.6). Nas pernas anteriores e médias, o trocanter encontra-se fundido ao fêmur, enquanto nas pernas posteriores, as coxas estão fundidas ao anepisterno e anepímero (Kinzelbach 1971; Grimaldi *et al.* 2005; Pohl & Beutel 2005) (Figs 30.7-9). Tarsos com 2-5 tarsômeros. Espécies com tarsos pentâmeros possuem garras; espécies com tarsos tetrâmeros, trímeros ou dímeros, não possuem garras. Abdômen com dez segmentos, o segmento X projetando-se sobre o edeago, este desprovido de parâmeros.

Todas as fêmeas de Strepsiptera são neotênicas e vivíparas (Figs 30.10-11). Na família Mengenillidae, as fêmeas são de vida livre e possuem uma cabeça diferenciada do tórax, com olhos e antenas, além de pernas e orifício genital, porém são ápteras. Fêmeas da subordem Stylopidae não exibem quaisquer características de um inseto adulto (Figs 30.10-11) e exceto pelo cefalotórax exposto (Fig. 30.11), são internamente como um “saco de ovos”. O esperma é inserido pelo macho na abertura de um canal no cefalotórax que é também usado para a saída das larvas de 1º instar (planídias). Essa abertura se conecta com o canal situado na superfície ventral do corpo. O canal possui dutos genitais (variáveis em número de acordo com a família) que se conectam com a hemolinfa

Como citar: Kathirithamby, J. 2024. Cap. 30, Strepsiptera Kirby, 1813, pp. 568-574. In: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. <https://doi.org/10.61818/56330464c30>



Figuras 30.1-3. Strepsiptera machos. 1-2, Myrmecolacidae, vd e vf; 3, *Caenocholax* sp., detalhe do olho.

da fêmea, onde os oócitos flutuam livremente. A fertilização se dá através de inseminação hemocélica e a reprodução é por viviparidade hemocélica.

Imaturos. A larva de 1º instar em Strepsiptera é uma planíδια de vida livre e corresponde ao estágio que procura o hospedeiro. A superfície ventral de seu corpo é distintamente serreada, supostamente para se prender no hospedeiro. A região ventral da cabeça é recoberta por microtríquias com margens serreadas e franjadas. Os esternos intercoxais também possuem margens posteriores serreadas (Pohl & Beutel 2004). A cabeça possui mandíbulas, maxilas e lábio. As pernas são delgadas, com os tarsos possuindo um artícolo, desprovido de garras, e modificados ventralmente como almofadas adesivas. Os tarsos do protórax e do mesotórax são semelhantes entre si e diferentes daqueles do metatórax.

Ao penetrar no hospedeiro, a planíδια sofre muda para uma larva ápoda de 2º instar. Os sexos não são distintos nessa fase. No 3º instar, os machos possuem três pares de falsas pernas e uma cabeça globosa, ao passo que as fêmeas têm a região anterior arredondada e um abdômen afilado. No final do 4º instar, a cabeça globosa tanto do macho quanto da fêmea desenvolve mandíbulas que são usadas para expor a região anterior do corpo através da cutícula do hospedeiro. Em Stylopídia, após a extrusão, a região anterior do macho sofre esclerosação e forma a capa pupal (cefaloteca); na fêmea, a região anterior forma o cefalotórax, contendo a abertura do canal de passagem das larvas. O macho passa para a fase pupal no hospedeiro vivo e emerge empurrando a capa pupal; a fêmea permanece como endoparasitoide e não passa pela fase pupal, sendo que apenas a região do cefalotórax sofre uma transformação metamórfica (Erezyilmaz *et al.* 2014; Chafino *et al.* 2018). Após ser inseminada pelo macho, os embriões se desenvolvem dentro da fêmea por viviparidade.

Na subordem Mengenillídia, no final do 4º instar tanto machos quanto fêmeas saem do hospedeiro para o estágio pupal externamente. No estágio pupal ambos os sexos possuem boca, pernas e segmentação abdominal.

Biologia. Exceto pela subordem Mengenillídia, cujas fêmeas adultas também são de vida livre, há apenas duas fases de vida livre em Strepsiptera: o macho adulto e a planíδια (larva de 1º instar). As planídias saem da fêmea vivípara (Fig. 30.12) e correspondem ao estágio que busca o hospedeiro. Elas possuem o corpo segmentado, com diferenciação da cabeça e tórax, e saem em busca da ninfã ou larva do hospedeiro. Ao entrarem no corpo do hospedeiro, elas sofrem muda para o 2º instar, dando origem a uma larva ápoda, exibindo assim estágios larvais hipermetamórficos (Kathirithamby 1989, 1991, 1993, 2018; Kinzelbach 1971). Planídias da família Stylopídiae foram

registradas entrando em ovos de seus hospedeiros endopterigotos (Linsley & MacSwain 1957; Maeta *et al.* 2001; Hughes *et al.* 2003). Planídias de *Stichotrema dallatorreanum* Hofeneder foram observadas em Papua-Nova Guiné entrando no hospedeiro pelo tarso. Após a entrada, elas sofrem muda para uma larva ápoda de 2º instar e sobem por dentro da tíbia e fêmur até atingirem o abdômen do hospedeiro (Kathirithamby 2001).

As larvas de Strepsiptera sofrem mudança de estágio de um modo atípico, em que a apólise não é seguida da ecdise (Kathirithamby *et al.* 1984). Há três instares larvais adicionais após o estágio de planíδια. No final do 4º instar, o macho expõe a região anterior (cefaloteca) através da cutícula do hospedeiro e entra na fase pupal, ao passo que a fêmea expõe o cefalotórax e torna-se um adulto neotênico, sem passar pelo instar pupal (Kathirithamby 2000; Erezyilmaz *et al.* 2014).

Ao final do período pupal, o macho emerge como um adulto de vida livre e sai em busca de uma fêmea. O macho adulto tem uma vida muito curta, de apenas 5-6 horas. Após a inseminação da fêmea, através do canal de passagem das larvas, o macho morre quase imediatamente. A fêmea vivípara possui uma fecundidade muito alta e produz grande número de planídias, de 3.000 a 750.000, que se desenvolvem dentro do seu corpo. As planídias emergem pela abertura do canal no cefalotórax e saem em busca de novos hospedeiros (Fig. 30.12).

Classificação. Strepsiptera é um grupo monofilético. Kinzelbach (1971, 1978) dividiu a ordem em duas subordens (Mengenillídia e Stylopídia), e nove famílias baseado em uma abordagem Hennigiana usando caracteres morfológicos de adultos (principalmente machos) (Fig.30.13). A primeira análise filogenética molecular dos Strepsiptera revelou que a subordem Mengenillídia é grupo-irmão dos demais clados de Stylopídia. Os Stylopídia, os quais possuem muitas características derivadas, formam um grupo monofilético, contendo a família Corioxenidae e a infraordem Stylopiformia, que por sua vez inclui as outras sete famílias viventes de Strepsiptera (McMahon *et al.* 2011). Estes resultados corroboram estudos prévios (Kinzelbach 1971; Kathirithamby 1989; Pohl & Beutel 2005). A subordem Mengenillídia não está presente na região Neotropical, inclusive na Mesoamérica. Os Stylopídia contêm oito famílias recentes e diferem de Mengenillídia por apresentarem fêmeas que, durante o estágio neotênico, permanecem como endoparasitoides, exceto pelo cefalotórax exposto.

As sete famílias de Strepsiptera presentes no Brasil estão indicadas com o número de espécies entre parênteses.

Incertae Sedis

Bahiaxenidae (1)

Subordem Mengenillidia

Mengenillidae

Subordem Stylopidia

Corioxenidae (2)

Myrmecolacidae (4)

Lychnocolacidae

Stylopidae (3)

Xenidae (18)

Bohartillidae

Elenchidae (1)

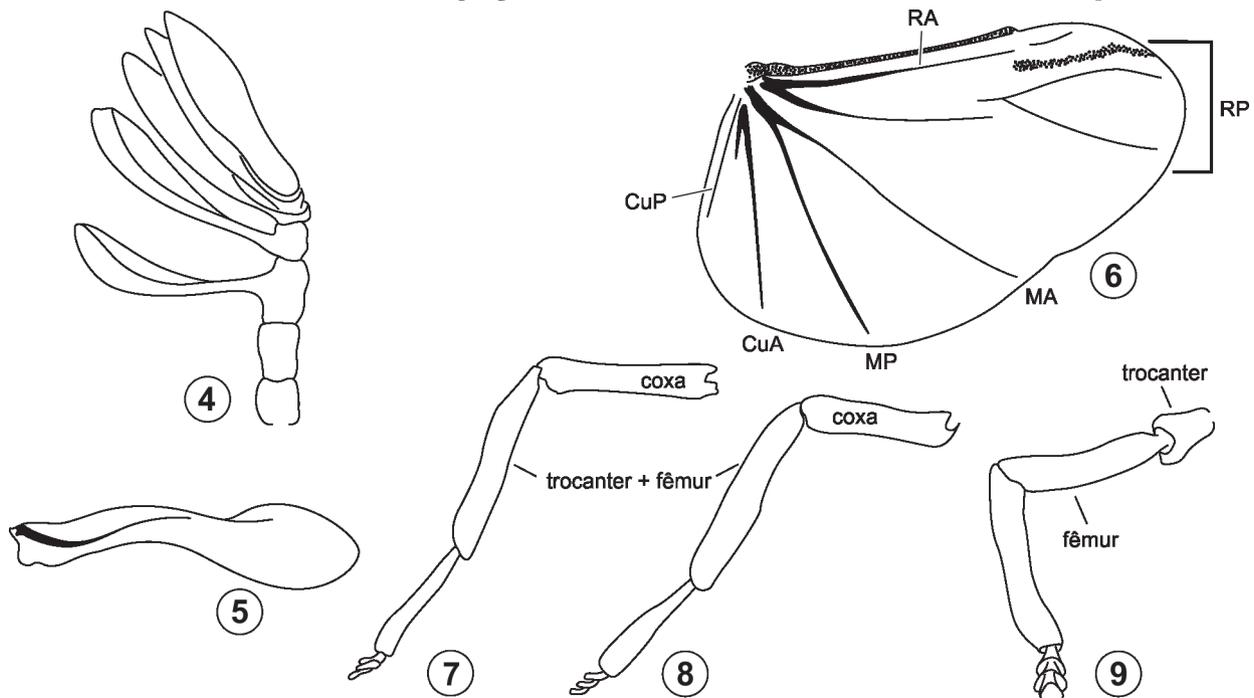
Halictophagidae (6)

Relações filogenéticas. As relações dentro de Strepsiptera (Fig. 30.13) mostram que Mengenillidia (*Mengea* Grote, *Mengenilla* Hofeneder, *Eoxenos* Peyerimhoff, *Congoxenos* Kinzelbach, *Trilineatoxenos* Carvalho e *Bahiaxenos* Bravo, Pohl, Silva-Neto & Beutel) é considerada grupo-irmão de Stylopidia. *Mengea* (Mengeidae) é um táxon fóssil descrito do âmbar báltico (Menge 1866; Kulicka 1979). Com a inclusão do fóssil *Protoxenos janseni* Pohl, Beutel & Kinzelbach do âmbar báltico, as relações na base de Strepsiptera e a monofilia de Mengenillidia não foram confirmadas (Pohl *et al.* 2005). Uma relação de grupo-irmão entre *Protoxenos* Pohl, Beutel & Kinzelbach e todos os demais subgrupos e entre *Mengea* e os Strepsiptera viventes (Fig. 30.14), foi bem suportada pelas análises (Pohl *et al.* 2005). O gênero fóssil *Cretostylops* Grimaldi & Kathirithamby (Grimaldi *et al.* 2005) e Phthanoxenidae (Engel *et al.* 2016) foram descritos do âmbar birmano, do Cretáceo. Análises filogenéticas confirmaram a posição basal de *Cretostylops*, porém menos do que *Protoxenos*. A ordem Strepsiptera tem sido posicionada prevalentemente como grupo irmão de Diptera ou de Coleoptera, sendo que a posição de grupo-irmão de Coleoptera tem suporte na evidência molecular (Niehuis *et al.* 2012; Boussou *et al.* 2014).

Importância. Algumas espécies de Strepsiptera parasitam outros insetos que são pragas de culturas agrícolas, porém nada se conhece nesse sentido no Brasil. No México, *Halictophagus naulti*

Kathirithamby & Moya-Raygoza (Halictophagidae) parasita a cigarrinha do milho *Dalbulus maidis* (Delong & Wolcott) (Hemiptera, Auchenorrhyncha), que é vetor de três patógenos: o CSS (*corn strut* spiroplasma), causador do enfezamento pálido do milho, o MBS (*maize bushy stunt phytoplasma*), causador do enfezamento vermelho, e o MRF (*maize rayado fine mrafiavirus*), causador do enfezamento raiado (Kathirithamby & Moya-Raygoza 2000). No sul do Estados Unidos, os machos de *Caenocholax fenyesi texensis* Kathirithamby & Johnston (Myrmecolacidae) parasitam a formiga invasora *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera, Formicidae), considerada uma praga nociva (Kathirithamby & Johnston 1992). Na Europa, *Elenchus tenuicornis* Kirby (Elenchidae) parasita várias espécies de Delphacidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) que são pragas de milho e aveia (Poaceae) (Kathirithamby 1978). No leste e sudeste da Ásia, *Elenchus japonicus* Esaki & Hashimoto (Elenchidae) parasita as cigarrinhas *Nilaparvata lugens* Stål e *Sogatella furcifera* Horváth (Hemiptera, Auchenorrhyncha) que disseminam viroses na cultura do arroz (Kathirithamby 1979). No sul da Índia, *Halictophagus palmae* Kathirithamby & Ponnamma (Halictophagidae) parasitam *Proutista moesta* (Westwood) (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Derbidae), vetor de patógenos para o coco-da-baía, dendê e noz-de-areca (Arecaceae) (Kathirithamby & Ponnamma 2000). Na Papua-Nova Guiné, *Stichotrema dallatorreanum* Hofeneder (Myrmecolacidae) parasita várias espécies de esperanças do grupo “sexava” (Orthoptera, Tettigoniidae), sendo usada como agente de controle biológico (Kathirithamby *et al.* 1998; Solulu *et al.* 1998).

Coleta e fixação. Um exame minucioso das regiões abdominais de insetos hospedeiros pode revelar a presença de machos, com a cefaloteca exposta, ou de fêmeas, com o cefalotórax exposto. Se uma cefaloteca for encontrada em um hospedeiro vivo, este



Figuras 30.4-9. Strepsiptera machos. 4-6. *Halictophagus ararensis* Trois; 4, antena; 5, asa anterior; 6, asa posterior; 7-9, *H. lopesi* Oliveira e Kogan; 7, perna anterior, 8, perna média; 9, perna posterior. Figuras redesenhadas de Trois (1988).

deve ser mantido em um frasco com certa umidade e observado com regularidade até a emergência do macho adulto.

Armadilhas Malaise e luminosas capturam machos e hospedeiros parasitados por fêmeas. O material coletado deve ser colocado em álcool 95% o mais rapidamente possível e mantido preferencialmente sob refrigeração, podendo assim ser usado tanto para identificação morfológica quanto para extração de DNA.

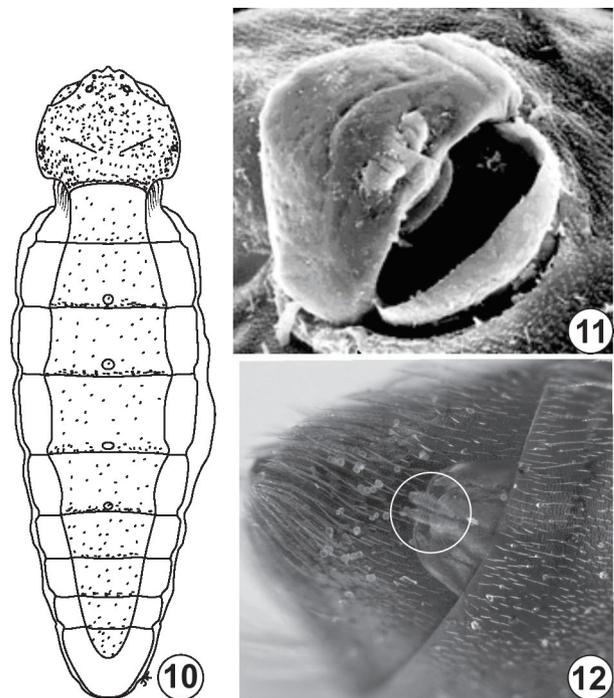
Chave para famílias de Strepsiptera encontradas no Brasil (machos adultos)

1. Tarsos pentâmeros e pretarso com um par de garras bem desenvolvidas 2
- Tarsos 2–5 articulados (dímeros, trímeros, tetrâmeros ou pentâmeros) e pretarso sem garras, máculas sensoriais ausentes; ou se tarsos pentâmeros então pretarso com um par de garras muito delicadas; ou com uma garra e provido de máculas sensoriais 4
- 2(1). Antena com 8 artículos; mandíbulas grandes e robustas, de formato triangular, com uma base larga e exibindo aspecto mastigatório; trocanter e fêmur anteriores fundidos **Bahiaxenidae**
- Antena com 6 ou 7 artículos; mandíbulas, quando presentes, pequenas, delgadas e laminares 3
- 3(2). Mandíbulas ausentes; tarsos tetrâmeros ou pentâmeros, pretarso com um par de garras ou com uma garra, ou tarsos tetrâmeros e pretarso desprovido de garras; antena com 5, 6 ou 7 artículos, com flabelo nos artículos III e IV ou III, IV e V **Corioxenidae**
- Mandíbulas presentes, delgadas e laminares; tarsos dímeros, trímeros ou tetrâmeros, pretarso desprovido de garras; antena com 4 a 7 artículos, com flabelo apenas nos artículos III ou IV, ou III e IV, ou III, IV e V, ou III, V e VI, ou III a -VI ... 4
- 4(1, 3). Tarsos trímeros **Halictophagidae**
- Tarsos dímeros ou tetrâmeros 5
- 5(4). Tarsos dímeros; antena com 4 artículos **Elenchidae**
- Tarsos tetrâmeros; antena com 4 a 7 artículos 6
- 6(5). Antena com 6 artículos, metatórax com esclerito subalar em forma de colher **Stylopidae**
- Antena com 4 ou 7 artículos, metatórax sem esclerito subalar em forma de colher 7
- 7(6). Antena com 4 artículos **Xenidae**
- Antena com 7 artículos **Myrmecolacidae**

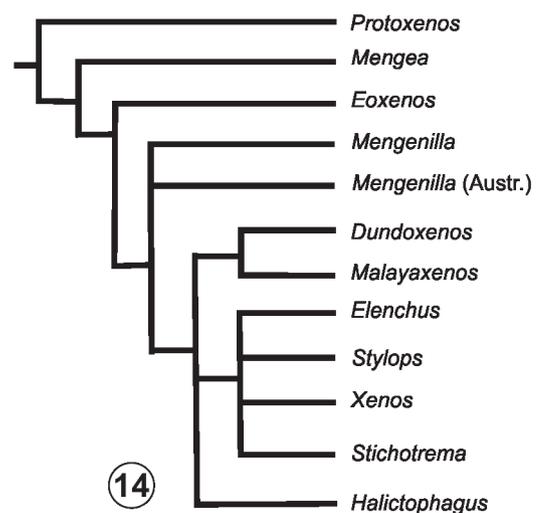
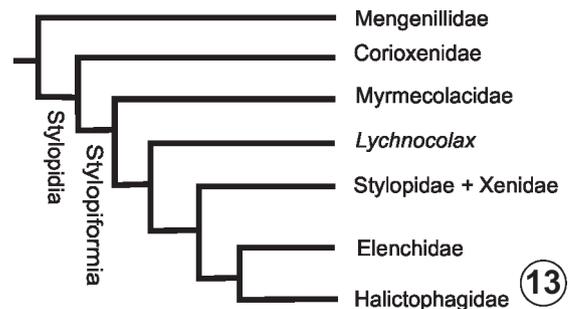
Bahiaxenidae. Foi descrita com base em uma espécie, *Bahiaxenos relictus* Bravo, Pohl, Silva-Neto & Beutel, conhecida por um macho apenas. É a única família no Novo Mundo que não pertence à subordem Stylopida. Foi coletada na Bahia com armadilha luminosa (Bravo *et al.* 2009). O hospedeiro é desconhecido.

Corioxenidae. Os hospedeiros são Hemiptera, Heteroptera: Cydnidae, Blissidae, Pentatomidae, Lygaeidae). No Brasil, estão presentes duas espécies de *Triozocera* Pierce, para as quais tanto a fêmea quanto o hospedeiro não são conhecidos (Tab. 30.1).

Elenchidae. Todas as espécies conhecidas parasitam Hemiptera, Auchenorrhyncha, Delphacidae, Dictyopharidae, Eurybrachidae, Flatidae (Kathirithamby 2018). Há apenas uma espécie no Brasil, *Elenchus globulosus* Trois, e que se assemelha morfológicamente às espécies de *Elenchus* Curtis da América Central. O hospedeiro é *Liburnia* sp. (Delphacidae).



Figuras 30.10–12. Strepsiptera fêmeas. 10, fêmea adulta, larviforme, de *Xenos* sp. (Stylopidae); 11, cefalotórax de Elenchidae; 12, Stylopidae protraída entre os tergos do hospedeiro (abelha) com duas larvas de primeiro instar (planídia) saindo pela abertura bucal (círculo).



Figuras 30.13–14. Hipóteses de afinidades entre os grupos internos de Strepsiptera. 13, modificado de McMahon *et al.* (2011); 14, modificado de Pohl *et al.* (2005).

Halictophagidae. Os hospedeiros dessa família são Blattaria (baratas): Blattidae, Ectobiidae; Hemiptera: Aphorophoridae, Cercopidae, Cicadellidae, Coreidae, Delphacidae, Derbidae, Dictyopharidae, Eurybrachyidae, Flatidae, Fulgoridae, Lophoidae, Membracidae, Pentatomidae, Psyllidae, Scutelleridae, Tetrigometridae, Tropicuchidae; Diptera: Tephritidae; Orthoptera: Mogoplistidae, Tridactylidae, Trigonidiidae (Kathirithamby 2018). Até o momento, uma espécie de *Coriophagus* Kinzelbach e cinco espécies de *Halictophagus* Curtis foram registradas para o Brasil (Tab. 30.1), duas das quais são conhecidas apenas de machos e as outras três de machos, fêmeas e hospedeiros (Oliveira & Kogan 1959, 1960; Luna de Carvalho 1978; Trois 1988).

Myrmecolacidae. Os machos dessa família parasitam formigas, enquanto as fêmeas parasitam Orthoptera: Gryllidae, Tettigoniidae, Trigonidiidae e Mantodea: Hymenopodidae (como Mantidae) (Ogloblin 1939; Kathirithamby & Hamilton 1992). No Brasil, estão presentes três gêneros, *Caenocholax* Pierce, *Stichotrema* Hofeneder e *Myrmecolax* Westwood. Em *Caenocholax*, *C. brasiliensis* Oliveira & Kogan foi sinonimizada com *C. fenyesi* *sensu lato* por Kathirithamby & Johnston (2004). Este é o único gênero de Myrmecolacidae encontrado em abundância no Brasil e na região Neotropical de modo geral (Kathirithamby, dados não publicados). Não há registros de hospedeiros e de fêmeas de *Caenocholax fenyesi sensu lato* conhecidos para o Brasil. É possível que represente um complexo de espécies crípticas como verificado para a fauna do México e América Central por Hayward *et al.* (2011). Seria necessária uma caracterização molecular para verificar o status desse grupo de espécies no Brasil. Oliveira & Kogan (1959) descreveram *Caenocholax beckeri* e *C. wygodzinskyi*, ambas atualmente em *Stichotrema*, *S. beckeri* e *S. wygodzinskyi* foram sinonimizadas sob *S. beckeri* por Luna de Carvalho (1978). Não se conhecem os hospedeiros e nem fêmeas para as espécies da região Neotropical.

Recentemente, um exemplar de mantódeo do gênero *Stagmatoptera* Burmeister, coletado no Rio Grande do Norte por Herbert Andrade e Ricardo Andreazze, continha duas fêmeas de *Myrmecolax* Westwood. Esse registro das duas fêmeas, juntamente com as planídias, foi atribuído à *M. incautus* Oliveira & Kogan por Kathirithamby *et al.* (2010) por comparação de sequências dos genes COI e 18S dessas fêmeas com as de machos obtidos a partir de formigas Ponerinae da Guiana Francesa. Trata-se também da descrição da fêmea neotênica e da planídia de material obtido no Brasil, além do registro dos hospedeiros dimórficos para macho e fêmea de *M. incautus*, bem como do comportamento de formigas estilopizadas (Kathirithamby *et al.* 2010).

Stylopidae. Esta é uma das maiores famílias de Strepsiptera que tem como hospedeiro os Hymenoptera, Apidae. Os machos possuem antenas com 4 a 6 artículos e tarsos tetrâmeros; as fêmeas possuem um cefalotórax achatado, com 2 a 5 aberturas genitais. Duas espécies de *Halictoxenos* Pierce e uma de *Crawfordia* Pierce foram registradas no Brasil (Tab. 30.1).

Xenidae. Trata-se da família mais diversa de Strepsiptera e, também, parasitam apenas Hymenoptera: Sphecidae e Vespidae. Os machos possuem antenas com quatro artículos. A fauna brasileira contém 13 espécies de *Xenos* Rossi, parasitas de vespídeos sociais,

quatro espécies de *Paraxenos* Saunders, parasitas de Sphecidae e uma espécie de *Pseudoxenos* Saunders, parasitas de Vespidae (Brèthes 1923; Luna de Carvalho 1978; Oliveira & Kogan 1959, 1962, 1963; Trois 1982, 1984a,b). Estudos conduzidos no Brasil por Torres *et al.* (2016) com *Polistes ferreri* Saussure revelaram que as fêmeas endoparasitoides de *Xenos* presentes no abdômen de fêmeas de *Polistes* Latreille causaram aumento no tamanho do hospedeiro e mudanças no seu perfil químico cuticular. Oliveira *et al.* (2020) publicaram o primeiro registro de *Pseudoxenos* parasitando a vespa *Pachodynerus grandis* Willink & Roig-Alsina no Brasil e forneceram uma lista mundial de *Pseudoxenos* e seus hospedeiros da subfamília Eumeninae (Vespidae).

Nota. Este texto foi traduzido do original em inglês por Gabriel A. R. Melo. Partes do texto em português da 1ª. edição foram utilizadas como base para a tradução. As omissões na lista de espécies registradas para o Brasil foram complementadas pelos editores José Albertino Rafael e Gabriel A. R. Melo com base no trabalho de Cook (2019).

Referências bibliográficas

- Boussau, B.; Z.F. Walton; J.A. Delgado *et al.* 2014. Strepsiptera phylogenomics and the long branch attraction problem. **PlosOne** 9: e107709.
- Bravo, F.; H. Pohl; A. Silva-Neto; & R.G. Beutel 2009. Bahiixenidae, a “living fossil” and a new family of Strepsiptera (Hexapoda) discovered in Brazil. **Cladistics** 25: 614–623.
- Brèthes, J. 1923. Primera contribución para el conocimiento de los “Strepsiptera” argentinos. **Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad de La Plata** 15: 41–56.
- Chafino, S.; D. López-Escardó & B. Benelli *et al.* 2018. Differential expression of the adult specifier E93 in the strepsipteran *Xenos vesparum* Rossi suggests a role in female neoteny. **Scientific Reports** 8: 14176. DOI:10.1038/s41598-018-32611-y
- Cook, J.L. 2019. Annotated catalog of the order Strepsiptera of the world. **Transactions of the American Entomological Society** 144: 121–267
- Engel, M.S.; D. Huang; L.C.V. Breitkreuz *et al.* 2016. A new twisted-wing parasitoid from mid-Cretaceous amber of Myanmar (Strepsiptera). **Cretaceous Research** 58: 160–167.
- Ereyilmaz, D.F.; A. Hayward; Y. Huang *et al.* 2014. Expression of the pupal determinant *broad* during metamorphic and neotenic development of the strepsipteran *Xenos vesparum* Rossi. **PLOS One** 9: e93614, 8 pp.
- Grimaldi, D.; J. Kathirithamby & V. Schawaroch 2005. Strepsiptera and triungula in Cretaceous amber. **Insect Systematics and Evolution** 36: 1–20.
- Hayward, A.; D.P. McMahon & J. Kathirithamby 2011. Cryptic diversity and female host specificity in a parasitoid where the sexes utilize hosts from separate orders. **Molecular Ecology** 20: 1508–1528.
- Hoffmann, R.M. 1914. Ueber eigenartige Middelbildungen an Strepsipteren Triunguliniformen, sowie Diagnose einer neuen Strepsipteren. **Zoologischer Anzeiger** 45: 99–106.
- Hughes, D.P.; L. Beani; S. Turillazzi & J. Kathirithamby 2003. Prevalence of the parasite Strepsiptera in *Polistes* as detected by dissection of immatures. **Insectes Sociaux** 50: 62–68.
- Kathirithamby, J. 1978. The effects of stylopisation on the sexual development of *Javesella dubia* (Kirschbaum) (Homoptera: Delphacidae). **Biological Journal of the Linnean Society** 10: 163–179.
- Kathirithamby, J. 1979. The effects of stylopisation in two species of planthoppers in the Krian District, West Malaysia (Homoptera: Delphacidae). **Journal of Zoology** 187: 393–401.
- Kathirithamby, J. 1989. Review of the order Strepsiptera. **Systematic Entomology** 14: 41–92.
- Kathirithamby, J. 1991. Strepsiptera, Chapter 36, pp. 684–695. In: I.D. Naumann *et al.* (eds). **The Insects of Australia. A textbook for students and research workers**. CSIRO, Melbourne University Press, 2^o ed., vol. 2, pp: 543–1137.
- Kathirithamby, J. 1993. Strepsiptera of Panama and Mesoamerica, Chapter 27, pp. 421–431. In: D. Quintero & A. Aiello (eds). **Insects of Panama and Mesoamerica: Selected Studies**. Oxford University Press, 692 pp.
- Kathirithamby, J. 2000. Morphology of the female Myrmecolacidae (Strepsiptera) including the *apron*, and an associated structure analogous to the peritrophic matrix. **Zoological Journal of the Linnean Society** 128: 269–287.

- Kathirithamby, J. 2001. Stand tall and they still get you in your Achilles footpad. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 268: 2287–2289.
- Kathirithamby, J. 2018. Biodiversity of Strepsiptera. In: R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society**. Vol. 2. Chichester, UK, Wiley.
- Kathirithamby, J. 2019. Catalogue of Life. <<http://www.catalogueoflife.org/col/details/database/id/103>>
- Kathirithamby, J. & W.D. Hamilton 1992. More covert sex. The elusive females of Myrmecolacidae. **Trends in Ecology and Evolution** 7: 349–351.
- Kathirithamby, J. & J.S. Johnston 1992. Stylopization of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) by *Caenocholax fenyesi* (Strepsiptera: Myrmecolacidae) in Texas. **Annals of the Entomological Society of America** 85: 293–297.
- Kathirithamby, J. & G. Moya-Raygoza 2000. *Halictophagus naulti* sp. nov. (Strepsiptera, Halictophagidae), a new species parasitic in the corn leafhopper *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) from Mexico. **Annals of the Entomological Society of America** 93: 1039–1044.
- Kathirithamby, J. & V.K. Ponnama 2000. *Halictophagus palmi* sp. nov. parasitic in *Proutista moesta* (Westwood) a vector of phytoplasma of palms in India. **Journal of Southeast Asian Natural History** 5: 101–105.
- Kathirithamby, J. & J.S. Johnston 2004. The discovery after 94 years of the elusive female of a myrmecolacid (Strepsiptera), and the cryptic species of *Caenocholax fenyesi* Pierce sensu lato. **Proceedings of the Royal Society of London B** (Suppl. 3) 271: S5–S8.
- Kathirithamby, J.; D.S. Smith; M. Lomas & B.M. Luke 1984. Apolysis without ecdysis in larval development of a strepsipteran, *Elenchus tenuicornis* (Kirby). **Zoological Journal of the Linnean Society** 82: 335–343.
- Kathirithamby, J.; S. Simpson; T. Solulu & R. Caudwell 1998. Strepsipterans as model bio-control agents. **International Journal of Pest Management** 44: 127–133.
- Kathirithamby, J.; A. Hayward; D.P. McMahon *et al.* 2010. Conspecifics of a heterotrophic heteronomous species of Strepsiptera (Insecta) are matched by molecular characterization. **Systematic Entomology** 35: 234–242.
- Kinzelbach, R.K. 1971. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). **Zoologica** 119: 1–256.
- Kinzelbach, R.K. 1978. Strepsiptera. **Die Tierwelt Deutschlands** 65, 166 pp.
- Kogan, M. 1958. A new species of the genus *Triozocera* Pierce from Brazil (Mengeidae, Strepsiptera). **Studia Entomologica** 1: 421–426.
- Kogan, M. 2012. Two new species of Halictophagidae (Insecta: Strepsiptera) from the Brazilian Amazon Basin. **Zootaxa** 3517: 79–87.
- Kogan, M. & S.J. de Oliveira 1966. Brazilian Xenidae parasitizing “*Polybia*” wasps, with the description of a new genus and six new species (Insecta, Strepsiptera). **Revista Brasileira de Biologia** 26: 345–360.
- Kulicka, R. 1979. *Menge menzei* sp. n. from the Baltic amber. **Proceedings of the Muzeum Ziemi PAN (Polska Akademia Nauk)** 32: 109–112.
- Linsley, E.G. & J.W. MacSwain 1957. Observations on the habits of *Stylops pacificus* Bohart. **University of California Publications in Entomology** 11: 395–430.
- Luna de Carvalho, E. 1973. Estudo sobre o “*Mantidoxenos argentinus*” (*Myrmecolax ogloblini*) nom. nov. (Insecta, Strepsiptera, Myrmecolacidae). **Ciência Biológica (Portugal)** 1: 51–56.
- Luna de Carvalho, E. 1978. Contribution à l'étude des Strepsiptères du Brésil. **Revue Suisse de Zoologie** 85: 353–360.
- McMahon, D.P.; A. Hayward & J. Kathirithamby 2011. The first molecular phylogeny of Strepsiptera (Insecta) reveals an early burst of molecular evolution correlated with the transition to endoparasitism. **PLoSOne** 6(6): e21206
- Maeta, Y.; K. Goukon; K. Kitamura & M. Ryoichi 2001. Factors that determine the positions where *Pseudoxenos iwatai* Esaki (Strepsiptera, Stylopidae) extrudes from the host abdomen. **Tijdschrift voor Entomologie** 144: 203–215.
- Menge, A. 1866. Über ein Rhipidopteron und einige Helminthen im Bernstein. **Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig** 2: 1–8.
- Niehuls, O.; G. Hartig; S. Grath *et al.* 2012. Genomic and morphological convergence to resolve the enigma of Strepsiptera. **Current Biology** 22: 1–5.
- Ogloblin, A.A. 1939. The Strepsiptera parasites of ants. **International Congress of Entomology, Berlin (1938)**, 2: 1277–1284.
- Oliveira, L.A.; L.F.L. Barbosa; L.R. de Oliveira; M.C.S.A. Pereira & M.G. 2020. New records of interaction between *Pseudoxenos* (Strepsiptera) and the solitary wasp *Pachodynerus grandis* in Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) with an updated worldwide checklist of eumenine host species of *Pseudoxenos*. **Zootaxa** 4748: 141–152
- Oliveira, S.J. & M. Kogan 1959. A contribution to the knowledge of the Brazilian Strepsiptera (Insecta). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 57: 219–233.
- Oliveira, S. J. & M. Kogan 1960. New records about Brazilian Strepsiptera. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 58: 183–187.
- Oliveira, S.J. & M. Kogan 1962. Brazilian Strepsiptera (Insecta) parasitizing Vespidae, with the description of three new species of *Xenos* Rossius, 1793 (Stylopidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 60: 1–11.
- Oliveira, S.J. & M. Kogan 1963. A new species of *Pseudoxenos* Saunders, 1872, and a new record of *Myrmecolax incautus* Oliveira & Kogan, 1959 (Strepsiptera, Insecta). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 61: 351–355.
- Pix, W.; G. Nalbach & J. Zeil 1993. Strepsipteran forewings are haltere-like organs of equilibrium. **Naturwissenschaften** 80: 371–374.
- Pohl, H. & R.G. Beutel 2004. Fine structure of adhesive devices of Strepsiptera (Insecta). **Arthropoda Structure and Development** 33: 33–43.
- Pohl, H. & R.G. Beutel 2005. The phylogeny of Strepsiptera (Hexapoda). **Cladistics** 21(4): 328–374.
- Pohl, H.; R.G. Beutel & R.K. Kinzelbach 2005. Protoxenidae fam. n. from Baltic amber – “a missing link”. In: Strepsipteran Phylogeny. **Zoologica Scripta** 34: 57–69.
- Smith, D.S. & J. Kathirithamby 1984. A typical ‘fibrilla’ flight muscles in Strepsiptera. **Tissue & Cell** 16: 929–941.
- Solulu, T.; S.J. Simpson & J. Kathirithamby 1998. The effect of strepsipteran parasitism on a tettigoniid pest of oil palm in Papua New Guinea. **Physiological Entomology** 23: 388–398.
- Torres Oliveira, V.O.; E.R.P. Soares; L.D. Lima; S.M. Lima; L.H.C. Andrade & W.F. Antonialli-Junior 2016. Morphophysiological and cuticular chemical alterations caused by *Xenos* entomophagous endoparasites in the social wasp *Polistes ferreri* (Hymenoptera, Vespidae). **Parasitology** 1939–1944
- Trois, C.A.C. 1982a. Strepsiptera brasileiros. I. Uma nova espécie do gênero *Elenchus* Curtis, 1832 (Elenchidae, Insecta). **Iheringia** 61: 119–124.
- Trois, C.A.C. 1982b. Contribuição para o conhecimento do gênero *Halictoxenos* Pierce 1908 (Stylopidae, Strepsiptera, Insecta). **Iheringia, Zoologia** 61: 91–96.
- Trois, C.A.C. 1984a. Strepsiptera brasileiros: II. Nova espécie de *Paraxenos* Saunders, 1872 e a descrição do macho de *Brasixenos bahiensis* Kogan & Oliveira, 1966 (Insecta, Stylopidae). **Iheringia, série Zoologia** 64: 15–21.
- Trois, C.A.C. 1984b. Strepsiptera brasileiros: III. Duas novas espécies de Stylopidae (Insecta) parasitas de Vespidae (Insecta, Hymenoptera). **Iheringia, série Zoologia** 64: 23–27.
- Trois, C.A.C. 1988. Strepsiptera brasileiros. IV. Contribuição ao conhecimento dos Halictophagidae. **Revista Brasileira de Zoologia** 15: 465–477.

Tabela 30.1. Lista de Strepsiptera registrados para o Brasil e seus hospedeiros.

Família	Espécie	Estágios/ sexos conhecidos	Hospedeiro
Bahiaxenidae	<i>Bahiaxenos relictus</i> Bravo et al.	macho	Desconhecido
Corioxenidae	<i>Triozocera buehrheimi</i> Kogan & Cook	macho	Desconhecido
	<i>Triozocera paulistana</i> Kogan	macho	Desconhecido
Elenchidae	<i>Elenchus globulosus</i> Trois	macho	<i>Liburnia</i> sp. (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Delphacidae)
Halictophagidae	<i>Coriophagus jennyae</i> Kogan	macho	Desconhecido
	<i>Halictophagus ararensis</i> Trois	macho	Desconhecido
	<i>Halictophagus besucheti</i> Luna de Carvalho	macho	Desconhecido
	<i>Halictophagus lappidae</i> Oliveira & Kogan	macho, fêmea	<i>Lappida armata</i> Melichar (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Dictyopharidae)
	<i>Halictophagus lopesi</i> Oliveira & Kogan	macho, fêmea	<i>Nersya florens</i> Stal (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Dictyopharidae)
	<i>Halictophagus urucui</i> Kogan	macho	Desconhecido
Myrmecolacidae	<i>Caenocholax fenyesi</i> Pierce	macho	Desconhecido
	<i>Myrmecolax incautus</i> Oliveira & Kogan	macho, fêmea	Macho: <i>Pachycondyla verena</i> , <i>P. apicalis</i> (Hymenoptera, Formicidae). Fêmea: <i>Stigmatoptera</i> sp. (Mantodea, Mantidae)
	<i>Myrmecolax oglobini</i> Luna de Carvalho (*)	fêmea, planídia	<i>Acantiothespis maculatus</i> (Saussure) (Mantodea, Hymenopodidae)
	<i>Stichtotrema beckeri</i> (Oliveira & Kogan)	macho	Desconhecido
Stylopidae	<i>Crawfordia lopesi</i> Kogan	fêmea	<i>Psaenythia bergii</i> Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Andreninae)
	<i>Halictoxenos cupreolae</i> Trois	fêmea	<i>Augochloropsis cupreola</i> (Cockerell) (Hymenoptera, Apidae, Halictinae)
	<i>Halictoxenos proditus</i> Trois	fêmea	<i>Augochloropsis</i> sp. (Hymenoptera, Apidae, Halictinae)
Xenidae	<i>Paraxenos bucki</i> Trois	fêmea	<i>Ammophila</i> sp. (Hymenoptera, Sphecidae)
	<i>Paraxenos inclusus</i> (Oliveira & Kogan)	fêmea, planídia	<i>Ammophila</i> sp. (Hymenoptera, Sphecidae)
	<i>Paraxenos piercei</i> (Brèthes) (*)	fêmea	<i>Isodontia costipennis</i> (Spinola) (Hymenoptera, Sphecidae)
	<i>Paraxenos westwoodii</i> (Templeton)	fêmea, larva	<i>Sphex ichneumoneus</i> (Linnaeus) (Hymenoptera, Sphecidae)
	<i>Pseudoxenos itatiaiae</i> Trois	fêmea	<i>Montezumia bruchii</i> Brèthes (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos acinctus</i> (Kogan & Oliveira)	fêmea, larva	<i>Polybia</i> sp. (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos araujo</i> Oliveira & Kogan	fêmea, larva	<i>Apoica pallens</i> (Fabricius) (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos bahiensis</i> (Kogan & Oliveira)	fêmea, larva	<i>Polybia ignobilis</i> (Haliday) (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos bohlsi</i> Hoffmann	fêmea	<i>Polistes canadensis</i> (Linnaeus) (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos bonaiensis</i> Brèthes	macho, fêmea	<i>Polistes versicolor</i> (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos brasiliensis</i> (Kogan & Oliveira)	fêmea, larva	<i>Polybia sericea</i> (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos fluminensis</i> (Kogan & Oliveira)	macho, fêmea, larva	<i>Mischocyttarus socialis</i> (Saussure); <i>Polybia atra</i> (Saussure) (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos hospitus</i> Oliveira & Kogan	fêmea, larva	<i>Polistes versicolor</i> (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)
	<i>Xenos indespectus</i> Oliveira & Kogan	macho	<i>Polybia occidentalis</i> (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)
<i>Xenos myrapetrus</i> (Trois)	macho, fêmea	<i>Polybia paulista</i> Ihering (Hymenoptera, Vespidae)	
<i>Xenos occidentalis</i> (Kogan & Oliveira)	macho	<i>Polybia occidentalis</i> (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)	
<i>Xenos rostratus</i> Trois	fêmea	<i>Polistes billardieri ruficornis</i> Saussure; <i>P. billardieri biglumoides</i> Ducke (Hymenoptera, Vespidae)	
<i>Xenos zilkani</i> (Kogan & Oliveira)	macho	<i>Polybia tinctipennis</i> Fox (Hymenoptera, Vespidae)	

