

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)  
autor(a), o texto completo  
desta tese será  
disponibilizado somente  
a partir de 09/03/2020.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
Câmpus de São José do Rio Preto

Nara Cristina Chiarini Pena Barbosa

Integrando diferentes abordagens genéticas para a compreensão dos cupins: delimitação de espécies do Grupo *Nasutitermes jaraguae* (Holmgren, 1910) (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), filogeografia da espécie *N. jaraguae* no bioma Mata Atlântica e filogenia das espécies do gênero *Nasutitermes* Dudley, 1890

São José do Rio Preto  
2018

Nara Cristina Chiarini Pena Barbosa

Integrando diferentes abordagens genéticas para a compreensão dos cupins: delimitação de espécies do Grupo *Nasutitermes jaraguae* (Holmgren, 1910) (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), filogeografia da espécie *N. jaraguae* no bioma Mata Atlântica e filogenia das espécies do gênero *Nasutitermes* Dudley, 1890

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biociências, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadores: CNPq-Proc.140534/2014-8  
CAPES-Proc.88881.135711/2016-01  
FAPESP-Proc.2013/20068-9

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Adriana Coletto Morales-Corrêa e Castro  
Co-orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Lilian Madi-Ravazzi

São José do Rio Preto  
2018

Barbosa, Nara Cristina Chiarini Pena.

Integrando diferentes abordagens genéticas para a compreensão dos cupins : delimitação de espécies do Grupo *Nasutitermes jaraguae* (Holmgren, 1910) (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), filogeografia da espécie *N. jaraguae* no bioma Mata Atlântica e filogenia das espécies do gênero *Nasutitermes* Dudley, 1890 / Nara Cristina Chiarini Pena Barbosa. -- São José do Rio Preto, 2018

113 f. : il., tabs.

Orientador: Adriana Coletto Morales-Corrêa e Castro

Coorientador: Lilian Madi-Ravazzi

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Genética animal. 2. Térmita - Mata Atlântica. 3. Filogeografia.  
4. Filogenia. I. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho".  
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. II. Título.

CDU – 591.15

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE  
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

Nara Cristina Chiarini Pena Barbosa

Integrando diferentes abordagens genéticas para a compreensão dos cupins: delimitação de espécies do Grupo *Nasutitermes jaraguae* (Holmgren, 1910) (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), filogeografia da espécie *N. jaraguae* no bioma Mata Atlântica e filogenia das espécies do gênero *Nasutitermes* Dudley, 1890

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biociências, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadores: CNPq-Proc.140534/2014-8  
CAPES - Proc.88881.135711/2016-01  
FAPESP - Proc.2013/20068-9

#### Comissão Examinadora

Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Adriana Coletto Morales-Corrêa e Castro  
UNESP – Câmpus de Jaboticabal  
Orientadora

Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup> Claudia Marcia Aparecida Carareto  
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Héliida Ferreira da Cunha  
UEG – Anápolis

Prof. Dr. Ives Haifig  
UFU – Monte Carmelo

Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Mary Massumi Itoyama  
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

São José do Rio Preto  
09 de março de 2018

Dedico este trabalho, e as conquistas decorrentes dele, à minha família.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, primeiramente, às pessoas que contribuíram diretamente para a realização desse trabalho. À Profa. Adriana Coletto Morales-Corrêa e Castro, por ser não apenas minha orientadora, mas uma amiga, que mais uma vez aceitou o desafio do novo e esteve presente nas horas mais difíceis e com as palavras certas, sendo fundamental para o meu crescimento profissional. Agradeço à Profa. Eliana Marques Canello e toda a equipe do Museu de Zoologia da USP, que enriquecem nossos trabalhos com sua vasta experiência e nos proporcionam momentos de descontração em campo e nos congressos. À Profa. Lilian Madi-Ravazzi, pela coorientação e apoio. Agradeço ainda ao Programa de Pós-graduação em Biociências, e a todos os funcionários do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas (UNESP/IBILCE) e da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (UNESP/FCAV), pela estrutura e suporte, bem como à Profa. Janete Aparecida Desidério e ao Prof. Manoel Victor Franco Lemos, por cederem os equipamentos e o espaço do Laboratório de Genética de Bactérias e Biotecnologia Aplicada, necessários a realização deste trabalho. Ao Prof. Edward Vargo e à toda equipe do *Rollins Urban and Structural Entomology Facility*, pela atenção, carinho e paciência e à *Texas A&M University*, pela estrutura disponibilizada durante a realização do doutorado sanduíche. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa regular (processo nº 140534/2014-8), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa no Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (processo nº 88881.135711/2016-01) e à Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio financeiro do projeto (processo nº 2013/20068-9).

Por último, mas não menos importante, agradeço àqueles que me apoiaram durante todos esses anos. Agradeço aos meus pais, Honorato e Maria do Carmo, por todo o amor dispensado a mim e por nunca medirem esforços para que eu alcançasse meus objetivos e realizasse meus sonhos, e aos meus irmãos, José Henrique, Márcia Cristina e José Renato e meus cunhados, irmãos de

coração, por todo o apoio, conselhos e incentivo. Ao meu namorado, Pedro Henrique, por toda a compreensão, paciência e incentivo, principalmente nos momentos em que nada parecia dar certo, e a toda sua família, por sempre desejarem meu sucesso. Aos meus sobrinhos, Davi e José Lucas, pelos momentos de descontração em meio à falta de tempo. Aos amigos do LaBE, Amanda, Maria Cecília, Thaís, Rullian e Rafael, pelos bolos e aflições compartilhadas. Às amigas de longa data, Josiane de Fátima, Gabriela e Josiane Pires, por todo apoio, mesmo que à distância. Às amigas Samara e Bruna, pelos infinitos documentos entregues na seção de pós, as caminhadas na represa e todo o companheirismo. Às melhores *roomates*, Jussara, Josiane e Joelma, que dividiram não apenas uma casa, mas suas vidas comigo, e transformaram quatro meses numa amizade para a vida toda, fazendo parte da minha “família americana”. Agradeço também à Catalina e Nick (e não podia faltar a cachorra Luna), que fizeram eu me sentir em casa, mesmo estando tão longe e perdida, e a todos que fizeram do momento mais desafiador da minha vida, um momento inesquecível. Agradeço também àqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho e que eu não tenha citado para não estender esses agradecimentos, mas que certamente recebem meu reconhecimento e gratidão.



“A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu, mas pensar o que ninguém ainda pensou sobre aquilo que todo mundo vê.”

(Arthur Schopenhauer)

## RESUMO

O gênero *Nasutitermes* contém 257 espécies descritas, sendo considerado o gênero com a maior riqueza de espécies e a maior distribuição geográfica, entretanto, sua taxonomia ainda é bastante confusa. Este gênero é apontado como dominante no bioma Mata Atlântica e possui várias espécies que se distribuem por toda a região, como a espécie *Nasutitermes jaraguae*, a qual é morfológicamente muito semelhante a outras espécies que ocorrem nas mesmas localidades. Dessa forma, este trabalho teve como objetivos diferenciar, por meio de ferramentas moleculares, espécies do Grupo *N. jaraguae*; definir os processos responsáveis pelo padrão de distribuição da variabilidade genética da espécie *N. jaraguae* e entender as relações filogenéticas e os processos de diversificação das espécies do gênero *Nasutitermes*. As análises de delimitação de espécies do Grupo *N. jaraguae* foram realizadas com o gene mitocondrial COII e mostraram que os caracteres morfológicos, diagnósticos para a identificação das espécies analisadas, tanto reuniram espécimes geneticamente distintos, como separaram espécimes geneticamente semelhantes. Este cenário reflete a discordância entre a separação de linhagens e os critérios utilizados para a delimitação de espécies por diferentes conceitos de espécies, bem como demonstra que estes podem representar a plasticidade fenotípica de uma mesma linhagem. Evidenciou-se sete unidades evolutivas distintas, as quais podem ser consideradas espécies com base nos conceitos filogenéticos e evolutivos de espécies. A análise filogeográfica de *N. jaraguae*, realizada com o gene COII, demonstrou a existência de três grupos haplotípicos bem estruturados, cujos haplótipos encontram-se geograficamente agrupados. A organização na distribuição geográfica dos haplogrupos pode ser explicada com base na hipótese de refúgios florestais do Plioceno-Pleistoceno, o que reforça o padrão de distribuição de espécies na Mata Atlântica observado para outros grupos biológicos, enquanto a distribuição dos haplótipos dentro dos haplogrupos pode ser explicada pela hipótese de gradientes ecológicos. As análises filogenéticas do gênero *Nasutitermes* foram realizadas com os genes COII, 16S rRNA e 12S rRNA e a região ITS2. Espécies com distribuição geográfica distante apareceram filogeneticamente relacionadas, indicando que a origem do gênero *Nasutitermes* é posterior a separação da Gondwana, com episódios de dispersão intercontinentais dentro do gênero, bem como eventos de especiação independentes nas regiões zoogeográficas. Foi possível ainda sugerir novas hipóteses sobre a diversificação de *Nasutitermes* e, dessa forma, compreender melhor a história evolutiva deste gênero.

Palavras-chave: Cupim. Mata Atlântica. COII. 16S rRNA. 12S rRNA. ITS2.

## ABSTRACT

The genus *Nasutitermes* contains 257 described species, being the genus with the greatest species richness and the broadest geographical distribution, however, its taxonomy is confused still. This genus is considered as dominant in the Atlantic Forest biome and includes several species that are distributed throughout the region, such as *Nasutitermes jaraguae*, which is morphologically similar to other species that occur in the same localities. This study aimed to differentiate species of the Group *Nasutitermes jaraguae* through molecular tools; to define the processes by distribution pattern of the genetic variability of *N. jaraguae*, to understand the phylogenetic relationships and the diversification process of the *Nasutitermes* species. The analysis of species delimitation of the Group *N. jaraguae* was performed with the mitochondrial COII gene. The morphological diagnostic characters for the identification of the species analyzed both grouped genetically distinct specimens and separated specimens genetically similar. This scenario reflects the disagreement between the separation of lineages and the criteria used for the species delimitation by different species concepts, and demonstrates these may represent the phenotypic plasticity of the same lineage. It was evidenced seven distinct evolutionary units, which can represent species based on the phylogenetic and evolutionary concepts of species. The phylogeographic analysis of *N. jaraguae*, performed with the COII gene, demonstrated the existence of three well-structured haplotypic groups, whose haplotypes are geographically grouped. The organization in the geographic distribution of haplogroups can be explained based on the Pliocene-Pleistocene refuge hypothesis, which reinforces the pattern of species distribution in the Atlantic Forest observed for other biological groups, while the distribution of haplotypes within the haplogroups can be explained by the ecological gradient hypothesis. Phylogenetic analyzes of the genus *Nasutitermes* were performed with mitochondrial genes (COII, 16S rRNA and 12S rRNA) and a nuclear fragment (ITS2 region). Species with distant geographic distribution appeared phylogenetically nearby, indicating the origin of the genus *Nasutitermes* is posterior to Gondwana separation, with intercontinental dispersion episodes within the genus, as well as independent speciation events in the zoogeographic regions. It was also possible to suggest new hypotheses about the diversification of *Nasutitermes* and, in this way, to better understand its evolutionary history.

**Keywords:** Termite. Atlantic Forest. COII. 16S rRNA. 12S rRNA. ITS2.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Visão dorsal da cabeça de um espécime de <i>Nasutitermes jaraguae</i> , na qual podem ser observados aspectos morfológicos, como formato e coloração. ....	16
Figura 2. Mapa da distribuição das fitofisionomias na Mata Atlântica brasileira. ....	17
Figura 3. Localização geográfica aproximada das principais descontinuidades filogeográficas na Mata Atlântica. ....	19
Figura 4. Mapa de distribuição das amostras de <i>Nasutitermes jaraguae</i> utilizadas nas análises populacionais e filogeográficas. ....	34
Figura 5. Divisões geográficas consideradas para as análises filogenéticas. ....	39
Figura 6. Redes de haplótipos para o gene COII, formadas pelo Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> ( <i>N. jaraguae</i> , <i>N. ehrhardti</i> , <i>Nasutitermes</i> sp. 1, <i>Nasutitermes</i> sp. 2, <i>Nasutitermes</i> sp. 3 e <i>Nasutitermes</i> sp. 4). ....	48
Figura 7. Inferência Bayesiana para o gene COII para o Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> ( <i>N. jaraguae</i> , <i>N. ehrhardti</i> , <i>Nasutitermes</i> sp. 1, <i>Nasutitermes</i> sp. 2, <i>Nasutitermes</i> sp. 3 e <i>Nasutitermes</i> sp. 4). ....	49
Figura 8. Redes de haplótipos para o gene COII, formadas pelo Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> ( <i>N. jaraguae</i> , <i>N. ehrhardti</i> , <i>Nasutitermes</i> sp. 1, <i>Nasutitermes</i> sp. 2, <i>Nasutitermes</i> sp. 3 e <i>Nasutitermes</i> sp. 4), evidenciando os grupos obtidos por inferência filogenética e distância genética, representada por retângulos coloridos. ....	52
Figura 9. Gráfico do teste de Mantel realizado para as populações de <i>Nasutitermes jaraguae</i> . ....	54
Figura 10. Rede de haplótipos da espécie <i>Nasutitermes jaraguae</i> para o gene COII. ....	55
Figura 11. Rede de haplótipos da espécie <i>Nasutitermes jaraguae</i> para o gene COII aninhada segundo a metodologia de Templeton, Boerwinkle e Sing (1987). ....	56
Figura 12. <i>Mismatch distribution</i> para os haplogrupos de <i>Nasutitermes jaraguae</i> . A - haplogrupo 1; B - haplogrupo 2; C - haplogrupo 3. ....	57
Figura 13. Inferência Bayesiana para a espécie <i>Nasutitermes jaraguae</i> . Valores nos nós indicam o tempo de divergência e a probabilidade posterior que sustentam os cladogramas. ....	58
Figura 14. Inferência Bayesiana para a espécie <i>Nasutitermes jaraguae</i> . (A) As cores indicam a fitofisionomia em que as amostras foram coletadas e os valores nos nós representam a probabilidade posterior bayesiana (>50). (B) As cores representam a localização dos espécimes e a possível origem geográfica dos ancestrais comuns. A escala indica o tempo em milhões de anos (Ma). ....	59
Figura 15. Inferência Bayesiana para o gênero <i>Nasutitermes</i> a partir dos dados concatenados (COII, 16S, 12S e ITS2), ressaltando os cladogramas mais basais. ....	61
Figura 16. Inferência Bayesiana para o gênero <i>Nasutitermes</i> a partir dos dados concatenados (COII, 16S, 12S e ITS2), ressaltando os cladogramas intermediários. ....	63
Figura 17. Inferência Bayesiana para o gênero <i>Nasutitermes</i> a partir dos dados concatenados (COII, 16S, 12S e ITS2), ressaltando os cladogramas mais internos. ....	64
Figura 18. Rotas de dispersão entre as regiões zoogeográficas inferidas com base na análise filogenética por inferência Bayesiana. ....	77

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies utilizadas na análise de delimitação de espécies do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> . .....	31
Tabela 2. Localidades amostradas nas análises populacionais e filogeográficas de <i>Nasutitermes jaraguae</i> , número de colônias amostradas em cada localidade (N) e número de identificação ( <i>voucher</i> ) da Coleção Molecular de Isoptera do Laboratório de Biologia Evolutiva (LaBE). .....	32
Tabela 3. Espécies do gênero <i>Nasutitermes</i> e grupo externo utilizados nas análises filogenéticas; regiões zoogeográficas de ocorrência (Procheş e Ramdhani, 2012); número de identificação ( <i>voucher</i> ) da Coleção Molecular de Isoptera do Laboratório de Biologia Evolutiva (LaBE) ou número de acesso no banco de dados <i>GenBank</i> . .....	35
Tabela 4. <i>Primers</i> utilizados nos testes de amplificação dos genes empregados nas análises de delimitação de espécies do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> e análises filogeográficas, populacionais e filogenéticas. ....	40
Tabela 5. <i>Primers</i> desenhados para a amplificação de fragmentos menores do gene COII, suas respectivas sequências e posição em relação a uma sequência referência de <i>Nasutitermes corniger</i> ... ..	40
Tabela 6. Condições de amplificação dos genes utilizados nas análises de delimitação de espécies do Grupo <i>N. jaraguae</i> , análises filogeográficas e filogenéticas. ....	41
Tabela 7. Haplótipos presentes nas amostras representativas do Grupo <i>N. jaraguae</i> ( <i>N. jaraguae</i> , <i>N. ehrhardti</i> , <i>Nasutitermes</i> sp. 1, <i>Nasutitermes</i> sp. 2, <i>Nasutitermes</i> sp. 3 e <i>Nasutitermes</i> sp. 4), número de espécimes que pertencem a cada haplótipo, número de identificação ( <i>voucher</i> ) que representam os indivíduos e respectivas espécies com base na identificação morfológica. ....	46
Tabela 8. Lista dos haplótipos que compõe as redes obtidas pelo TCS. ....	49
Tabela 9. Distância genética entre as espécies do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> , determinadas por morfologia. ....	50
Tabela 10. Distância genética entre as redes haplotípicas obtidas pelo TCS para os representantes do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> . ....	50
Tabela 11. Distância genética entre os clados obtidos pela análise filogenética por inferência Bayesiana para os representantes do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	51
Tabela 12. Parâmetros da estatística descritiva para as populações de <i>Nasutitermes jaraguae</i> com mais de uma colônia amostrada. ....	53
Tabela 13. Parâmetros significativos observados no teste de correlação entre a rede de haplótipos aninhada e a distribuição geográfica dos haplótipos e sua interpretação filogeográfica. ....	56
Tabela 14. Resultados dos testes de neutralidade para os haplogrupos de <i>Nasutitermes jaraguae</i> . ....	57

# SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	13
1.1 Aspectos gerais de cupins e espécies de estudo.....	13
1.2 História biogeográfica da Mata Atlântica.....	16
1.3 Estudos genéticos.....	20
1.3.1 Delimitação de espécies com base em dados moleculares.....	20
1.3.2 Genética de populações e filogeografia.....	21
1.3.3 Reconstrução filogenética.....	25
2 OBJETIVOS.....	28
2.1 Objetivos gerais.....	28
2.2 Objetivos específicos.....	28
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	30
3.1 Material biológico.....	30
3.1.1 Espécimes utilizados na análise de delimitação de espécies do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	30
3.1.2 Espécimes utilizados nas análises populacionais e filogeográficas de <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	31
3.1.3 Táxons amostrados na análise filogenética do gênero <i>Nasutitermes</i> .....	34
3.2 Extração do DNA total.....	39
3.3 Amplificação dos genes mitocondriais e região nuclear.....	40
3.4 Purificação e sequenciamento.....	41
3.5 Análise das sequências.....	42
3.5.1 Delimitação de espécimes do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	42
3.5.2 Análise populacional e filogeográfica de <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	43
3.5.3 Análise filogenética do gênero <i>Nasutitermes</i> .....	44
4 RESULTADOS.....	46
4.1 Delimitação de espécies do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	46
4.2 Análise populacional e filogeográfica de <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	53
4.3 Análise filogenética do gênero <i>Nasutitermes</i> .....	60
5 DISCUSSÃO.....	66
5.1 Delimitação de espécies do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	66
5.2 Análise populacional e filogeográfica de <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	69
5.3 Análise filogenética do gênero <i>Nasutitermes</i> .....	71
6 CONCLUSÕES.....	78
REFERÊNCIAS.....	80
APÊNDICE A - Amostras do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> utilizadas nesse estudo, seu número de identificação ( <i>voucher</i> ) na Coleção Molecular de Isoptera do Laboratório de Biologia Evolutiva (LaBE), número de referência na Coleção de Isoptera do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) ou na Coleção de Isoptera do Laboratório de Termitologia ( <i>LabTermes</i> ) da Universidade Federal da Paraíba (UFPB). Localidade de coleta, suas coordenadas geográficas e data de obtenção das amostras.....	99
APÊNDICE B - Distância genética entre os haplótipos do Grupo <i>Nasutitermes jaraguae</i> ( <i>N. jaraguae</i> , <i>N. ehrhardti</i> , <i>Nasutitermes</i> sp. 1, <i>Nasutitermes</i> sp. 2, <i>Nasutitermes</i> sp. 3 e <i>Nasutitermes</i> sp. 4. A nomenclatura corresponde à utilizada na Tabela 7. ....	103
APÊNDICE C - Distância genética entre as populações de <i>Nasutitermes jaraguae</i> .....	111

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 Aspectos gerais de cupins e espécies de estudo

Os cupins são insetos eussociais, ou seja, apresentam divisão reprodutiva do trabalho, sobreposição de gerações e cuidado cooperativo com a prole (WILSON, 1971). As castas apresentam adaptações morfológicas e funções distintas dentro da colônia, sendo os reprodutores capazes de se dispersar e reproduzir, enquanto os soldados são responsáveis pela defesa da colônia e os *helpers* (operários verdadeiros ou estágios imaturos) pelo forrageamento, alimentação dos imaturos e construção dos ninhos (ROISIN, 2000).

Apresentam grande importância ecológica, pois se alimentam de matéria orgânica vegetal em diferentes estágios de decomposição, participam dos processos de ciclagem de nutrientes e fixação de nitrogênio, bem como contribuem com a formação e areação do solo (BLACK; OKWAKOL, 1997; LAVELLE et al., 1997; DONOVAN; EGGLETON; BIGNELL, 2001). Apresentam ainda importante papel na base da cadeia alimentar, sendo consumidos por diversas espécies animais, como formigas, aranhas, aves e mamíferos (HIGASHI; ABE, 1997). Algumas espécies são consideradas pragas agrícolas e urbanas, de modo que apresentam também grande importância econômica (CONSTANTINO, 2002; FONTES; MILANO, 2002).

Os cupins normalmente constroem ninhos e esta característica de insetos sociais contribui com o desenvolvimento da colônia, pois os ninhos estão associados a proteção e a formação de um microclima adequado para o seu desenvolvimento (NOIROT; DARLIGTON, 2000). De acordo com o tipo de ninho e o hábito de forrageamento, os cupins podem ser classificados em *one-piece*, quando a colônia se alimenta e se desenvolve em um único pedaço de madeira, observado nas famílias Termopsidae, Kalotermitidae e em alguns Rhinotermitidae (*Prorhinotermes*); ou *multiple-piece*, nos quais os ninhos são construídos independentes da fonte de alimento, observado nas famílias Mastotermitidae, Rhinotermitidae, Hodotermitidae, Serritermitidae e Termitidae (KORB, 2008). Os ninhos podem ser classificados em (i) ninhos dentro de madeira, em que poucos pedaços de madeira são conectados por galerias subterrâneas; (ii) ninhos subterrâneos, quando construídos completamente abaixo do nível do solo; (iii) ninhos epígeos, construídos acima do nível do solo; (iv) ninhos arborícolas, construídos em troncos de árvores e ligados ao solo por galerias; e (v) inquilinos, quando espécies ocupam ninhos construídos por outras espécies (NOIROT, 1970; NOIROT; DARLIGTON, 2000). Esta diversidade de ninhos está associada à evolução

da vida social, com aspectos relacionados ao aumento da colônia, diversificação do alimento e estratégias de forrageamento (NOIROT; DARLIGTON, 2000).

Os cupins formam um grupo monofilético irmão ao grupo de baratas Cryptocercidae, sendo por isso agrupados atualmente não mais em uma ordem, mas alocados na infraordem Isoptera, dentro de Blattodea, a qual, junto de Mantodea, compõe o grupo Dictyoptera (LO et al., 2000, 2007; KLASS, 2003; KLASS; MEIER, 2006; INWARD; BECCALONI; EGGLETON, 2007; LEGENDRE et al., 2015). Em relação à diversidade e distribuição dos cupins, estes estão entre os artrópodes de solo mais abundantes dos ecossistemas tropicais, representando cerca de 10% da biomassa animal e até 95% da biomassa de insetos de solo (LAVELLE et al., 1997; BIGNELL, 2006; JOUQUET et al., 2011).

A infraordem Isoptera apresenta 3.154 espécies descritas, compreendendo extintas e atuais, distribuídas em 359 gêneros (CONSTANTINO, 2018). Considerando apenas as espécies atuais, a infraordem Isoptera compreende nove famílias, dentre elas a família Termitidae Latreille, 1802, na qual está inserida cerca de 70% das espécies de cupins (ENGEL, 2011; KRISHNA et al., 2013a). A grande diversificação de Termitidae está associada à sua capacidade de digerir lignocelulose, a mais abundante molécula orgânica dissolvida no solo (NORKRANS, 1963; DIXON et al., 1994). Esta família encontra-se distribuída por todas as regiões biogeográficas, especialmente florestas tropicais e savanas, as quais apresentam predominantemente membros da família Termitidae (EGGLETON, 2011).

A família Termitidae se divide em oito subfamílias (ENGEL, 2011), dentre elas está Nasutitermitinae Hare, 1937. Esta subfamília ocorre em todas as regiões biogeográficas e apresenta 619 espécies distribuídas em 81 gêneros, sendo a mais abundante da família (CONSTANTINO, 2018). Dentre os gêneros da subfamília Nasutitermitinae, encontra-se *Nasutitermes* Dudley, 1890, o qual é considerado o gênero com a maior riqueza de espécies e a maior distribuição geográfica, com 257 espécies descritas (JONES; EGGLETON, 2011; KRISHNA et al., 2013b; CONSTANTINO, 2018). Está distribuído em todas as regiões biogeográficas e algumas espécies ocorrem em mais de uma região, sendo 76 espécies encontradas na Região Neotropical, 19 na Região Australiana, uma na Região Neártica, 19 na Região da Etiópia, 118 na Região Oriental, 14 na Região Paleártica e 21 na Região da Papua-Nova Guiné (CONSTANTINO, 2018).

*Nasutitermes* ainda é um gênero de taxonomia bastante confusa, provavelmente há várias sinonímias entre suas espécies (E. Canello com. pess.) e a dificuldade na identificação morfológica de muitas espécies deste gênero resulta, em alguns



casos, em listas de morfoespécies em levantamentos. Também se pode sugerir que a existência de complexos de espécies crípticas seja bem provável. Além disso, há espécies que poderão ser transferidas para outros gêneros, como foi o caso de táxons transferidos recentemente para os gêneros *Cortaritermes* e *Sandsitermes* (CUEZZO; CARRIJO; CANCELLO, 2015; CUEZZO; CANCELLO; CARRIJO, 2017), de modo que as espécies atualmente incluídas no gênero *Nasutitermes* não representam um grupo monofilético (INWARD; VOGLER; EGGLETON, 2007). Este fato está relacionado à história taxonômica do gênero, uma vez que as espécies que possuíam soldados nasutos (aquelas que apresentam um prolongamento da cápsula cefálica onde está inserida a abertura da glândula frontal, denominado tubo frontal ou naso) foram alocadas inicialmente em um mesmo gênero, o qual corresponde ao que é conhecido hoje como a subfamília Nasutitermitinae (BOULOGNE et al., 2017).

O gênero *Nasutitermes* é apontado ainda como dominante no bioma Mata Atlântica e possui várias espécies que se distribuem por toda a região (CONSTANTINO; ACIOLI, 2006; CANCELLO et al., 2014). Entre elas, encontra-se a espécie *Nasutitermes jaraguae* (Holmgren, 1910), que ocorre em todo o Domínio Atlântico *sensu lato* (sl), já tendo sido registrada nos estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Espírito Santo, Bahia (REIS; CANCELLO, 2007; CANCELLO et al., 2014), Rio de Janeiro (REIS; CANCELLO, 2007; TREVISAN; MARQUES; CARVALHO, 2008; CANCELLO et al., 2014), Minas Gerais (GALBIATI; DESOUZA; SCHOEREDER, 2005), Pernambuco (BANDEIRA et al., 2003; BANDEIRA; VASCONCELLOS, 2004), Paraíba (ERNESTO et al., 2014; ARAÚJO; SILVA; VASCONCELLOS, 2015), Rio Grande do Sul (FLORENCIO; DIEHL, 2006; DIEHL et al., 2014; DIEHL; DIEHL-FLEIG; JUNQUEIRA, 2015) e Goiás, onde foi identificada como *Nasutitermes cf. jaraguae* (SANTOS, 2008).

Até o momento, não se conhece o ninho de *N. jaraguae*, o que sugere que este seja subterrâneo. Esta espécie é encontrada forrageando em madeira ou dentro de galerias e estudos realizados para avaliar o nível de consumo de diferentes tipos de madeiras, em ambientes naturais, demonstraram que *N. jaraguae* tem preferência por madeiras mais macias (PERALTA et al., 2004; TREVISAN; MARQUES; CARVALHO, 2008).

Os soldados de *N. jaraguae* apresentam cerca de 5 mm, com coloração da cabeça entre amarelada e avermelhada (Figura 1), sendo morfológicamente muito semelhante a outras espécies que ocorrem nas mesmas localidades, como *N. ehrhardti*, *N. itapocuensis*, *N. auriantacus* e *N. auriantacoides*, bem como a algumas espécies ainda não nomeadas, tais como as morfoespécies aqui chamadas de *Nasutitermes* sp. 1, *Nasutitermes* sp. 2,

*Nasutitermes* sp. 3 e *Nasutitermes* sp. 4 e que serão investigadas neste estudo. Todas estas formam um grupo de espécies denominado Grupo *Nasutitermes jaraguae* (E. Canello com. pess.; “Laboratório de Ortopteroides MZUSP”, 2017).

Figura 1. Visão dorsal da cabeça de um espécime de *Nasutitermes jaraguae*, na qual podem ser observados aspectos morfológicos, como formato da cabeça e do naso e coloração.



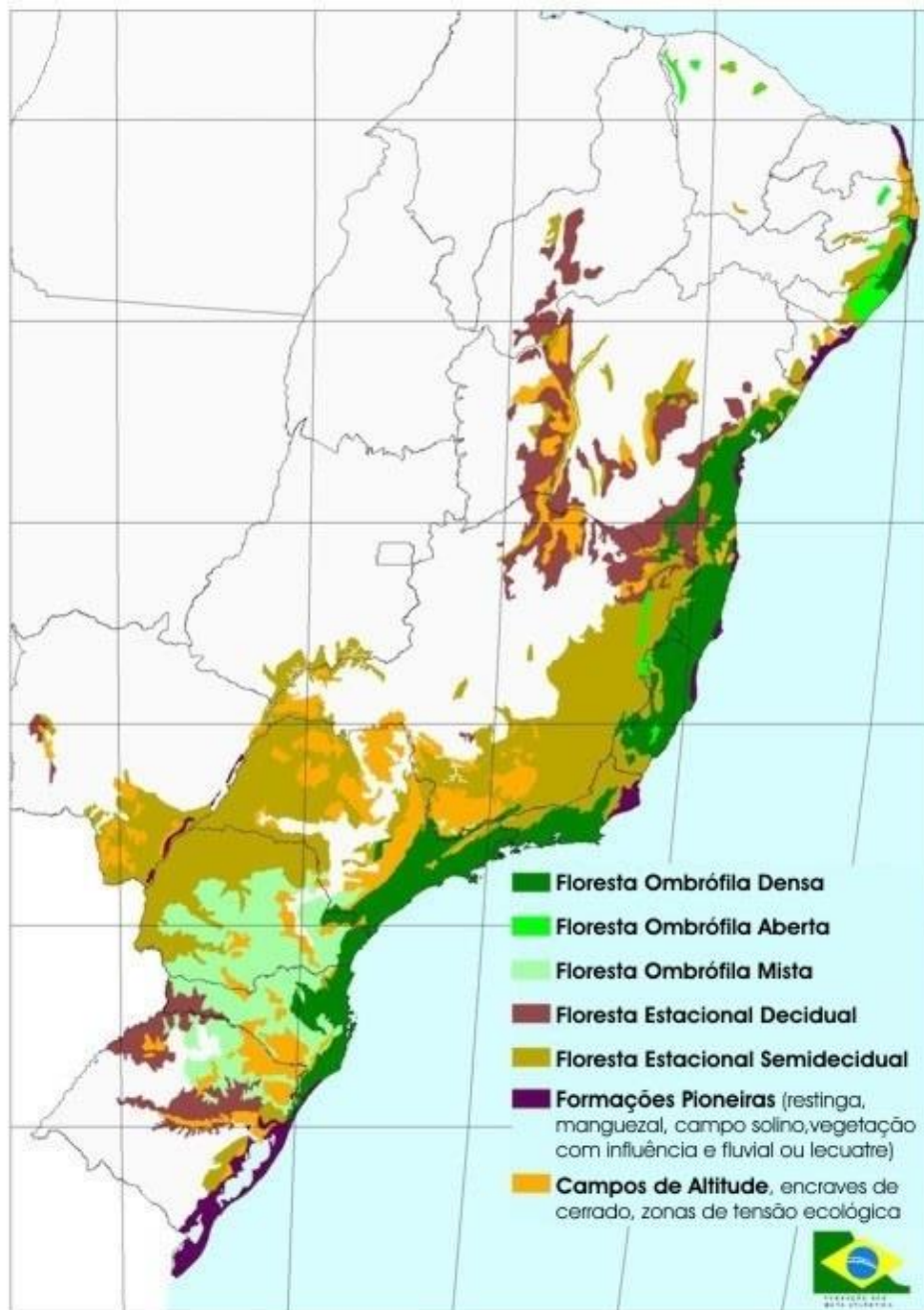
Fonte: Tiago Fernandes Carrijo.

## 1.2 História biogeográfica da Mata Atlântica

Como relatado anteriormente, a Mata Atlântica abriga várias espécies do gênero *Nasutitermes*, o qual é considerado como dominante neste bioma (CONSTANTINO; ACIOLI, 2006; CANCELLO et al., 2014). O bioma Mata Atlântica se estende por cerca de 3.300 km da costa brasileira e em pequenas áreas no Paraguai e Argentina (GALINDO LEAL; CÂMARA, 2003; TABARELLI et al., 2010). O Domínio Mata Atlântica é composto por diferentes fitofisionomias, sendo cerca de 79% de sua área coberta por formações florestais e o restante dividido entre zonas de tensão ecológica, encraves de cerrado, formações pioneiras e refúgios ecológicos (CAPOBIANCO, 2001) (Figura 2).

A Mata Atlântica é um dos 34 *hotspots* globais, ou seja, uma área de grande diversidade e endemismo e que apresenta alta vulnerabilidade, além disso, está entre um dos cinco *hotspots* com maior número de espécies endêmicas (MYERS et al., 2000; MITTERMEIER et al., 2004; BROOKS et al., 2006). Entretanto, é considerado um dos biomas mais degradados e ameaçados e, atualmente, aparece distribuído em remanescentes florestais, muitas vezes pequenos e distantes entre si, somando apenas cerca de 12% de sua extensão original (RIBEIRO et al., 2009).

Figura 2. Mapa da distribuição das fitofisionomias na Mata Atlântica brasileira.



Fonte: Digitalização do Mapa de vegetação do Brasil, FIBGE, 1993, escala 1.500.000 - Instituto Socioambiental/Fundação SOS Mata Atlântica.

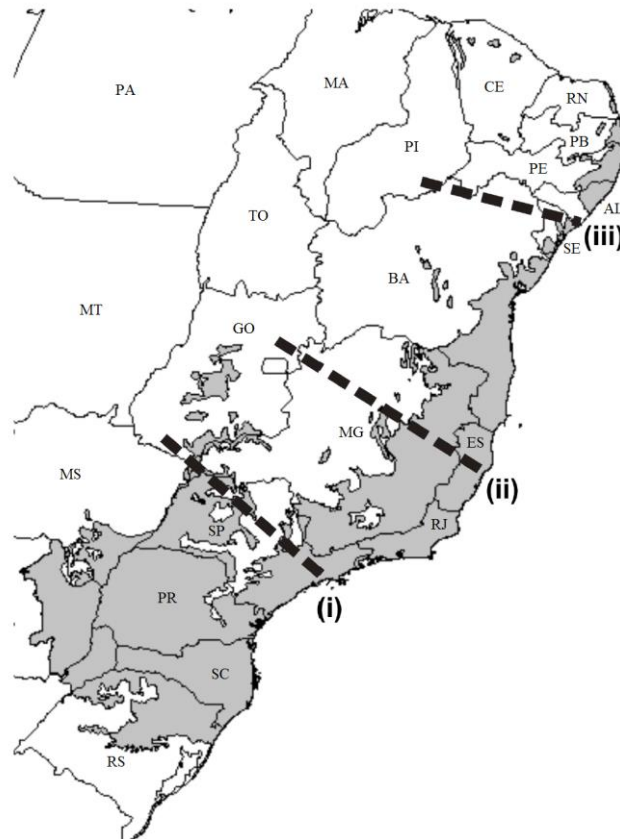
A formação da Mata Atlântica iniciou-se no Período Cretáceo, quando a América do Sul já se encontrava distante da África, o Oceano Atlântico apresentava características semelhantes às atuais e o clima, antes seco, tornava-se bastante úmido (MORLEY, 2000). Como aponta o registro fóssil, durante este período ocorreu a diversificação das angiospermas (a partir de 80 Ma), de modo que a presença de árvores próprias de florestas com dossel fechado indica a provável existência de uma floresta tropical na costa leste da América do Sul, ou seja, uma Mata Atlântica ancestral (MORLEY, 2000).

No final do Cretáceo, há 65 Ma, ocorreu um grande evento de extinção da biota, incluindo os dinossauros e cerca de 40% das espécies de plantas, devido à queda de um meteorito, entretanto, o clima predominantemente quente e úmido no final do Paleoceno e início do Eoceno, há cerca de 50 Ma, contribuiu com a recuperação da diversidade das angiospermas, assegurando a manutenção de florestas úmidas na América do Sul (MORLEY, 2000). Estas florestas cobriam todo o território, do Pacífico ao Atlântico, no entanto, o esfriamento e ressecamento global e os ciclos glaciais-interglaciais a partir do Plioceno (cerca de 5 Ma), levaram a expansão de áreas abertas savânicas, como a Diagonal de formações abertas, separando a Mata Atlântica das outras florestas sul-americanas (MORLEY, 2000).

O isolamento da Mata Atlântica resultou em um alto nível de endemismo devido à alta diversificação que ocorreu dentro de seus limites (DASILVA; PINTO-DA-ROCHA; SOUZA, 2016). Entretanto, a maioria das espécies animais e vegetais não são encontradas em toda a extensão da Mata Atlântica, sendo restritas a porções menores que podem ser delimitadas com base no padrão de endemismo de diversos grupos biológicos (DASILVA; PINTO-DA-ROCHA; SOUZA, 2016). Estudos filogeográficos tem mostrado a separação de espécies ou populações de diferentes grupos de organismos que ocorrem ao norte e ao sul da Mata Atlântica, tais como insetos (*Melipona quadrifasciata*, BATALHA-FILHO et al., 2010; *Dinoponera lucida*, RESENDE et al., 2010; dípteros, AMORIM; SANTOS, 2017), anfíbios (*Hypsiboas albomarginatus*, *H. semilineatus* e *H. faber*, CARNAVAL et al., 2009; complexo *Thoropa miliaris*, FITZPATRICK et al., 2009; grupo *Rhinella crucifer*, THOMÉ et al., 2010), aves (*Xiphorhynchus fuscus*, CABANNE; SANTOS; MIYAKI, 2007; CABANNE et al., 2008), mamíferos (*Metachirus nudicaudatus*, *Micoureus* spp., COSTA, 2003; *Bradypus variegatus*, MORAES-BARROS et al., 2006; *Cerdocyon thous*, TCHAICKA et al., 2007; *Desmodus rotundus*, MARTINS et al., 2009), répteis (*Gymnodactylus darwinii*; PELLEGRINO et al., 2005; complexo *Bothrops jararaca*, GRAZZIOTIN et al., 2006) e plantas (*Dalbergia nigra*, RIBEIRO et al., 2011).

Ainda não é possível se determinar um padrão filogeográfico geral para os organismos da Mata Atlântica, porém os estudos citados apontam para a existência de três discontinuidades recorrentes, sendo (i) localizada na região norte do estado de São Paulo, (ii) observada na região norte de Minas Gerais e Espírito Santo, próximo ao Vale do Rio Doce e (iii) situada na região norte da Bahia e Alagoas (Figura 3) (BATALHA-FILHO; MIYAKI, 2011).

Figura 3. Localização geográfica aproximada das principais discontinuidades filogeográficas na Mata Atlântica.



Fonte: BATALHA-FILHO; MIYAKI (2011). A área em cinza corresponde ao território original da Mata Atlântica e as linhas pontilhadas (i, ii e iii) representam as discontinuidades observadas para diferentes grupos biológicos.

Estas discontinuidades podem ser explicadas pela Hipótese de Refúgios Florestais do Pliocenos-Pleistoceno (HAFFER, 1969; VANZOLINI; WILLIAMS, 1970; MAYR; O'HARA, 1986), a qual tem sido a mais utilizada para explicar a existência de áreas de endemismo na América do Sul. Segundo esta hipótese, alterações climáticas deixaram o clima mais frio e seco a partir do Plioceno e, especialmente, durante o Pleistoceno, levando a retração das áreas florestais e expansão das áreas abertas, o que resultou no isolamento das manchas florestais e consequente especiação das populações isoladas (HAFFER, 1969). A alteração do clima para um período mais quente e úmido permitiu a expansão das áreas florestais e a reconexão dos fragmentos, onde habitavam novas espécies decorrentes da especiação por isolamento ou populações geneticamente distintas devido à ausência de fluxo gênico (HAFFER, 1969). Posteriormente, assumiu-se que as oscilações climáticas ocorridas durante o Terciário também tiveram amplitude e duração suficientes para promover fragmentação florestal e especiação (HAFFER, 1993).

Embora poucos estudos tenham abordado hipóteses alternativas, os padrões de distribuição de espécies na Mata Atlântica podem estar relacionados também à outras

teorias de especiação em florestas tropicais (LARA; GEISE; SCHNEIDER, 2005). Dentre as teorias de especiação alopátrica está a Hipótese de Isolamento em Montanhas, a qual pressupõe que o isolamento de remanescentes florestais em montanhas durante períodos secos acarretou em divergência e especiação (MOREAU, 1966), como por exemplo na Serra do Espinhaço, Serra da Mantiqueira, Serra do Mar e Serra dos Órgãos (LARA; GEISE; SCHNEIDER, 2005). Outra teoria de especiação alopátrica é a Hipótese de Rios como Barreiras, observada principalmente na Amazônia, segundo a qual teria ocorrido especiação entre populações que se tornaram geograficamente isoladas por rios (WALLACE, 1852), tais como o Rio Jequitinhonha e o Rio Doce (LARA; GEISE; SCHNEIDER, 2005). Já a principal teoria baseada em especiação parapátrica é a Hipótese dos Gradientes Ecológicos, a qual assume que a seleção divergente entre gradientes ambientais é suficiente para que ocorra diferenciação e especiação em ambientes transicionais, como ecótonos e gradientes latitudinais, mesmo que não haja restrição completa do fluxo gênico (ENDLER, 1977; RICE; HOSTERT, 1993; SMITH et al. 1997; ORR; SMITH, 1998).

Dessa forma, a utilização de diferentes grupos biológicos como modelos para estudos filogeográficos permite a melhor compreensão dos processos responsáveis pelo padrão de distribuição das espécies. Entretanto, estudos biogeográficos com invertebrados ainda são escassos na Mata Atlântica, havendo pesquisas desenvolvidas apenas com abelhas (BATALHA-FILHO et al., 2010), vespas (SILVA; NOLL, MORALES-CORRÊA E CASTRO, 2018), formigas (RESENDE et al., 2010; CARDOSO et al., 2015), dípteros (AMORIM; SANTOS, 2017) e a espécie de cupim *Nasutitermes corniger*, a qual não apresentou diferenças genéticas que resultassem em estruturação entre as populações distribuídas ao longo da Mata Atlântica (SANTOS et al., 2017).

### **1.3 Estudos genéticos**

#### **1.3.1 Delimitação de espécies com base em dados moleculares**

A espécie é uma unidade fundamental para a biologia, entretanto, existem diversos conceitos e definições, os quais consideram diferentes aspectos (biológicos, morfológicos, ecológicos, entre outros), que podem levar a diferenças na delimitação de uma espécie (MAYDEN, 1997; DE QUEIROZ, 2007). Dentre os muitos conceitos existentes, alguns levam em consideração a relação de ancestralidade-descendência, como o Conceito Evolutivo de Espécie, o qual sugere que espécies são linhagens que evoluem separadamente

de outras, com suas próprias tendências e histórias evolutivas (SIMPSON, 1951; WILEY, 1978; MAYDEN, 1997) e o Conceito Filogenético de Espécie, que apresenta diferentes classes, porém todas relacionadas com a sistemática filogenética ou cladística, de modo que espécies seriam resultantes de seleção natural, sendo as menores entidades biológicas que são diagnosticáveis e/ou monofiléticas (ROSEN, 1979; NELSON; PLATNICK, 1981; CRACRAFT, 1983; DONOGHUE, 1985; MISHLER, 1985; NIXON; WHEELER, 1990).

A biologia molecular tem sido uma ferramenta muito utilizada em estudos de reconhecimento e delimitação de espécies, considerando aspectos genéticos e filogenéticos. Recentemente, diversos estudos têm permitido a separação de espécies crípticas e a determinação da diversidade de espécies de cupins, por meio de genes mitocondriais e nucleares ou marcadores microssatélites (JENKINS et al., 2001; ROY et al., 2006, 2014; COPREN, 2007; MONAGHAN et al., 2009; HAUSBERGER et al., 2011; SCICCHITANO et al., 2017a).

### **1.3.2 Genética de populações e filogeografia**

A genética de populações é uma área que diz respeito à origem, quantidade e distribuição da variação genética presente em populações e o destino desta variação no tempo e no espaço (TEMPLETON, 2011). Sequências variantes de um mesmo segmento de DNA (cópias homólogas) são denominadas haplótipos e podem ser geradas por meio de mutações ou por recombinação, de modo que a variação genética pode ser estudada por meio destes polimorfismos (FUTUYMA, 2005). Já a interação entre os eventos de mutação, deriva genética, fluxo gênico e seleção natural determinam as frequências alélicas nas populações ao longo do tempo e também no espaço, sendo o agrupamento de populações diferenciadas conhecido como estrutura populacional (HARTL; CLARK, 2010; TEMPLETON, 2011).

A área de estudos que se preocupa em compreender os princípios e explicar os processos que norteiam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas é a filogeografia (AVISE, 2000). Por meio de estudos filogeográficos é possível elaborar hipóteses sobre os processos responsáveis pela formação da biota de uma região, uma vez que a estrutura populacional de uma espécie revela os eventos históricos sofridos não apenas por suas populações, mas por toda a biota e, desse modo, podem-se ainda detectar possíveis áreas de endemismo (AVISE, 1992; ALLENDORF; LUIKART; AITKEN, 2012). Para tal, grupos específicos de animais e plantas têm sido utilizados, sendo os processos extrapolados para

outros táxons, entretanto, a análise se torna mais sensível e eficiente quando incluídos táxons não relacionados entre si (SIGRIST; CARVALHO, 2008).

As análises filogeográficas eram realizadas inicialmente pela sobreposição de redes de haplótipos e mapas, buscando padrões entre a filogenia e a geografia (AVISE et al., 1987). Posteriormente, desenvolveu-se a análise de clados filogeograficamente aninhados (*Nested Clade Phylogeographic Analysis* - NCPA) (TEMPLETON; ROUTMAN; PHILLIPS, 1995), que foi o primeiro método a utilizar testes estatísticos, embora este não seja considerado um método de filogeografia estatística por muitos autores (KNOWLES; MADDISON, 2002). A NCPA é uma análise que permite quantificar as associações entre a geografia, o tempo e a rede de haplótipos, com base em uma rede haplotípica aninhada (TEMPLETON; ROUTMAN; PHILLIPS, 1995). Por meio da NCPA pode-se inferir uma relação de descendência entre os haplótipos, em que haplótipos ou clados aninhados que se localizam nas pontas serão sempre mais recentes que haplótipos ou clados que se encontram no interior da rede haplotípica (TEMPLETON, 2011). Além disso, a distribuição espacial pode ser correlacionada por meio da distância entre os clados ( $D_c$ ), que mede quão espacialmente disperso um clado é, e da distância do clado aninhado ( $D_n$ ), que quantifica quão distante um haplótipo ou clado está em relação aos haplótipos ou clados aos quais ele está evolutivamente mais relacionado (TEMPLETON, 2011). Assim, eventos passados como isolamento por distância, fragmentação alopátrica ou expansão de distribuição, podem ser inferidos com base nos valores significantes de  $D_c$  e  $D_n$  (TEMPLETON, 2011).

Estas inferências são então consideradas hipóteses que deverão ser testadas por meio de outros métodos (CUNHA; SOLÉ-CAVA, 2012). A indicação de fragmentação alopátrica pela NCPA pode corresponder a um evento de especiação ou a diferenciação das populações com uma descontinuidade geográfica abrupta entre elas (CUNHA; SOLÉ-CAVA, 2012) podendo ser testada por meio de análises filogenéticas ou da Análise de Variância Molecular (AMOVA) (COCKERHAM, 1969, 1973; WEIR; COCKERHAM, 1984; LONG, 1986), a qual separa a variância molecular em níveis hierárquicos e testa diferentes hipóteses de estruturação com base na estatística  $\Phi$ , análoga a estatística F (WRIGHT, 1978). A expansão da distribuição inferida pela NCPA pode refletir um aumento na distribuição ou crescimento populacional (CUNHA; SOLÉ-CAVA, 2012), podendo ser testada por meio de uma análise de distribuição das diferenças (*mismatch distribution analysis*), a qual apresenta uma distribuição unimodal do número de diferenças entre pares de sequências para populações que exibirem crescimento populacional súbito, enquanto populações estáveis apresentam distribuições multimodais (ROGERS; HARPENDING, 1992). Efeitos da



expansão populacional também podem ser detectados por meio de testes de neutralidade (TAJIMA, 1989; FU; LI, 1993; FU, 1997), os quais podem indicar ainda seleção balanceadora, seleção diversificadora ou efeito Walund (RAMOS-ONSINS; ROZAS, 2002; HARTL; CLARK, 2010). Por sua vez, o isolamento por distância inferido pela NCPA pode ser confirmado pelo teste de Mantel (1967), o qual correlaciona a distância genética e a distância geográfica a fim de constatar se o fluxo gênico entre as populações diminui com o aumento da distância geográfica (CUNHA; SOLÉ-CAVA, 2012).

Análises filogeográficas podem ser realizadas ainda por meio de métodos estatísticos que utilizam abordagens de Máxima Verossimilhança ou Bayesiana para verificar a probabilidade de ocorrência de modelos alternativos, sugeridos com base em hipóteses *a priori* sobre o passado demográfico e evolutivo de uma espécie, bem como de eventos biogeográficos que podem ter influenciado estes (CUNHA; SOLÉ-CAVA, 2012). Desse modo, a modelagem de cenários populacionais alternativos é feita com base na teoria da coalescência e na comparação entre os dados observados e os padrões esperados, obtidos com os modelos (CUNHA; SOLÉ-CAVA, 2012).

Para os grupos de insetos sociais, as análises de estrutura populacional têm como unidade básica a colônia e não o indivíduo (THORNE et al., 1999; LEPAGE; DARLINGTON, 2000), de modo que, indivíduos morfologicamente heterogêneos por pertencerem a castas distintas, mas intimamente relacionados, formam colônias e estas compõem as populações (VARGO; HUSSENER, 2011). As colônias de cupins são fundadas, em sua maioria, por um par monogâmico, ou seja, um rei e uma rainha, sendo estas colônias classificadas como famílias simples (NUTTING, 1969; VARGO; HUSSENER, 2009). Existem também colônias que apresentam reprodutores secundários, os quais substituem ou suplementam os reprodutores primários, sendo as colônias formadas por múltiplas rainhas (poliginia) ou por múltiplos reis (poliandria) e classificadas em famílias estendidas ou mistas, quando os reprodutores secundários são, respectivamente, descendentes do casal real ou de diferentes casais (THORNE, 1985; ROISIN, 1993; VARGO; HUSSENER, 2011). Colônias de uma mesma espécie podem ainda apresentar sistemas de acasalamento distintos, contudo as razões dessa variação ainda não são bem compreendidas (VARGO; HUSSENER, 2011). Em relação ao gênero *Nasutitermes*, pesquisas com *N. corniger* e *N. nigriceps* vem demonstrando que a maior parte das colônias são formadas por um par monogâmico (ATKINSON; ADAMS, 1997; THOMPSON; HEBERT, 1998).

Estudos de genética populacional são comuns com espécies de cupins desde a década de 80, os quais objetivaram não apenas estimar a estrutura genética das populações,

mas também investigar o sistema de acasalamento das espécies e sua capacidade de dispersão, bem como delimitar o tamanho das colônias (REILLY, 1987; HUSSENER et al., 1998, 2005; THORNE et al., 1999; GOODISMAN; CROZIER, 2002; VARGO; HUSSENER; GRACE, 2003; VARGO, 2003; VARGO; CARLSON, 2006; YEAP; OTHMAN; LEE, 2011; BOOTH et al., 2012; HUANG et al., 2013; LUCHETTI; SCICCHITANO; MANTOVANI, 2013; FOURNIER et al., 2016). Até o momento, foram realizados estudos com três espécies do gênero *Nasutitermes*. Para *N. nigriceps*, foi observado fluxo gênico restrito entre três localidades da Jamaica e a predominância de colônias formadas por famílias simples (THOMPSON; HEBERT, 1998). Dois estudos com *N. takasagoensis* sugerem que esta espécie apresenta capacidade de se dispersar por alguns quilômetros, como entre ilhas do sul do Japão, porém grandes distâncias são suficientes para restringir o fluxo gênico e aumentar a distância genética, como observado entre populações do Japão e Taiwan (GARCÍA et al., 2002, 2004). Um estudo conduzido com colônias de *N. corniger* coletadas no Panamá mostrou que estas não apresentaram associação entre grau de relacionamento e agressividade dos espécimes, sugerindo que erros de reconhecimento, devido a presença de colônias com múltiplos reis e rainhas não relacionados, poderiam levar a formação de colônias com estruturas complexas (ADAMS; ATKINSON; BULMER, 2007). Outro estudo realizado com *N. corniger* mostrou uma alta estruturação genética entre populações distribuídas ao longo da América Central e do Sul, com haplótipos restritos a diferentes biomas (SANTOS et al., 2017).

Os cupins podem ser considerados como modelos excelentes para estudos filogeográficos, devido à forte dependência com o local de formação das colônias, e assim permitem a compreensão dos fatores geográficos que influenciam no padrão de dispersão não apenas do grupo, mas de todo o bioma ao qual está inserido. O padrão de distribuição de espécies do gênero *Reticulitermes* vem sendo amplamente investigado na América do Norte, Europa e Ásia, demonstrando a influência de glaciações e eventos geológicos na distribuição atual das espécies ou de suas populações (SZALANSKI et al., 2008; KUTNIK et al., 2004; PARK et al., 2006; TRIPODI et al., 2006; MCKERN et al., 2007; AUSTIN et al., 2008; LEFEBVRE et al., 2008, 2016; VELONÀ et al., 2010; DEDEINE et al., 2016; SCICCHITANO et al., 2017b). Estudos filogeográficos também foram desenvolvidos com espécies de *Coptotermes*, nos quais foram identificados os centros de origens de populações encontradas nos Estados Unidos, Porto Rico e Austrália (JENKINS et al., 2007) e na Ásia (LI et al., 2009), e também com espécies de *Heterotermes* nas Ilhas do Caribe (SZALANSKI et al., 2004), *Schedorhinotermes* na África (WILFERT et al., 2006), *Amitermes* na Austrália

(OZEKI et al., 2007), *Macrotermes* na Ásia (VEERA SINGHAM; OTHMAN; LEE, 2017) e *Kaloterme*s na Europa (SCICCHITANO et al., 2017a). Já o gênero *Nasutitermes* foi abordado em um estudo que englobou espécies encontradas na região tropical do Oceano Pacífico, no qual não foi possível afirmar se a origem do gênero seria anterior a separação de Gondwana ou se teriam havido eventos de dispersão para América do Sul e Austrália a partir do Velho Mundo (MIURA; ROISIN; MATSUMOTO, 2000). Outro estudo com o gênero *Nasutitermes* demonstrou que a espécie *N. corniger* originou-se na América Central e se dispersou para a América do Sul, com novos haplótipos ocupando distintos biomas, como a Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga (SANTOS et al., 2017).

### 1.3.3 Reconstrução filogenética

As relações entre os organismos podem ser inferidas por diferentes abordagens, tais como a abordagem fenética, a qual utiliza parâmetros de similaridade entre os organismos, como a distância genética, e não é baseada em um modelo evolutivo (PAGE; HOLMES, 1998). Já as abordagens cladísticas e estatísticas, por sua vez, estão pautadas em modelos evolutivos (PAGE; HOLMES, 1998), sendo Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana as metodologias mais utilizadas para inferências filogenéticas.

A Máxima Parcimônia foi desenvolvida originalmente para dados morfológicos (HENNIG, 1966) e seleciona a árvore (ou árvores) que necessita do menor número de mudanças evolutivas, ou seja, a árvore mais parcimoniosa (PAGE; HOLMES, 1998). Nesta análise são considerados apenas os sítios informativos, ou seja, sítios que apresentam pelo menos dois tipos de nucleotídeos representados, sendo cada um deles exibido ao menos duas vezes na amostra (FITCH, 1977). Esta análise é livre de hipóteses pré-determinadas por modelos de substituição de nucleotídeos assumidos previamente, o que pode contribuir para que uma árvore mais próxima da verdadeira seja encontrada, quando a divergência entre as sequências é baixa (MIYAMOTO; CRACRAFT, 1991; NEI; KUMAR, 2000). Entretanto, quando o número de nucleotídeos analisados é muito pequeno e as sequências apresentam alta divergência ou substituições não homoplásicas, a análise de parcimônia pode gerar uma topologia incorreta (NEI; KUMAR, 2000), devido aos fenômenos de atração de ramos longos (HENDY; PENNY, 1989) e atração de ramos curtos (NEI, 1996).

A Máxima Verossimilhança analisa a probabilidade de diferentes topologias, considerando um conjunto de sequências e um modelo de substituição assumido

previamente, sendo escolhida a árvore que apresente a probabilidade máxima (NEI; KUMAR, 2000), ou seja, a árvore com maior probabilidade de ter dado origem aos dados analisados (PAGE; HOLMES, 1998). Dessa forma, uma topologia incorreta pode ser selecionada quando a taxa de substituição nucleotídica varia consideravelmente de um ramo para outro, mesmo com grandes conjuntos de dados (HUELSENBECK, 1995). Entretanto, a Máxima Verossimilhança é uma das metodologias mais robustas para reconstruções filogenéticas, uma vez que a inclusão de um modelo de substituição adequado ao conjunto de dados permite a correção de eventos mutacionais entre sequências que foram separadas há muito tempo ou estão evoluindo rapidamente (HOLDER; LEWIS, 2003).

A Inferência Bayesiana busca a árvore com maior probabilidade posterior, ou seja, considera a probabilidade de modo semelhante a Máxima Verossimilhança multiplicada pela probabilidade resultante de hipóteses inferidas *à priori*, como modelo e taxa de substituição de nucleotídeos, entre outras (HOLDER; LEWIS, 2003). Este método é amplamente utilizado nos dias de hoje, uma vez que fornece medidas de suporte mais rápido que a Máxima Verossimilhança (*bootstrap*) (HOLDER; LEWIS, 2003) bem como permite a inclusão de modelos complexos de evolução, como a estimativa de tempos de divergência (THORNE; KISHINO; PAINTER, 1998).

Em relação à filogenia do gênero *Nasutitermes*, até o momento foram desenvolvidos trabalhos baseados em dados moleculares apenas com grupos de regiões específicas ou contendo alguns representantes do gênero em trabalhos que abrangeram toda a família Termitidae ou a Infraordem Isoptera. Estudos voltados para o gênero *Nasutitermes* foram desenvolvidos com 17 espécies que ocorrem na região tropical do Oceano Pacífico, utilizando os genes mitocondriais COII e 16S (MIURA; ROISIN; MATSUMOTO, 2000) e com 16 espécies presentes na Guiana Francesa, também por meio dos genes mitocondriais COII e 16S e do fragmento nuclear ITS2 (*Internal Transcribed Spacer*) (ROY et al., 2014).

Espécies australianas foram analisadas por meio dos genes mitocondriais COII e 16S em um estudo filogenético que englobou quatro espécies de *Nasutitermes* e três de *Tumulitermes*, os quais não foram recuperados como monofiléticos, sugerindo que as características morfológicas utilizadas para estabelecer as relações entre estas espécies não correspondem às relações filogenéticas (BERGAMASCHI et al., 2007). Posteriormente, 86 espécies australianas de Nasutitermitinae, sendo 45 de *Nasutitermes*, foram analisadas por meio dos genes mitocondriais COII, 16S e 12S e da região nuclear ITS1 (ARAB et al., 2017). Neste estudo foram observados eventos de evolução paralela, em que o hábito de construção

de ninhos e tipo de alimentação surgiram em diferentes momentos, o que é consistente com períodos de alterações climáticas e provavelmente contribuíram para o sucesso do grupo.

Trinta e um gêneros de ocorrência asiática das famílias Termitidae e Rhinotermitidae foram utilizados para uma análise filogenética, por meio do gene mitocondrial COII, e as 14 espécies de Nasutitermitinae não-mandibulados, sendo sete *Nasutitermes*, foram agrupadas em um clado monofilético, uma vez que esta subfamília abrigava também os mandibulados, pertencentes hoje a subfamília Syntermitinae (OHKUMA et al., 2004). A história evolutiva da família Termitidae foi inferida em diferentes estudos, primeiramente, foram analisadas 321 espécies, sendo 28 de *Nasutitermes*, por meio dos genes COII, 12S e 28S (INWARD; VOGLER; EGGLETON, 2007). Posteriormente, dois estudos utilizaram o genoma mitocondrial, sendo que o primeiro englobou sequências de 66 espécies da família Termitidae, das quais quatro eram do gênero *Nasutitermes*, e o segundo incluiu 384 amostras de Termitidae, sendo 44 *Nasutitermes* (BOURGUIGNON et al., 2015, 2017). Por fim, a análise filogenética da infraordem Isoptera foi reconstruída por meio dos genes COI, COII, Cyt b, 12S, 16S, 18S e 28S, englobando 40 espécies, das quais uma é do gênero *Nasutitermes* (LEGENDRE et al., 2008).

Contudo, a maioria das espécies utilizadas nos estudos citados não são coincidentes entre estes, o que inviabiliza a comparação e o entendimento mais amplo das relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Nasutitermes* e dos eventos que levaram ao padrão de distribuição observado atualmente para este gênero, o qual acredita-se que seja decorrente de processos de diversificação, irradiação e dispersão, associados às condições ambientais regionais (EGGLETON; TAYASU, 2001; DAVIES et al., 2003). A princípio, foi proposta a hipótese da origem do gênero *Nasutitermes* na América do Sul, anteriormente a divisão de Gondwana, sugerindo uma separação inicial entre as espécies neotropicais e australianas, seguida das australianas e da Nova Guiné (MIURA; ROISIN; MATSUMOTO, 2000). Entretanto, trabalhos mais recentes, utilizando uma visão geral da família, vem demonstrando que Termitidae se originou na África e sua diversificação é posterior a divisão de Gondwana (ENGEL; GRIMALDI; KRISHNA, 2009; BOURGUIGNON et al., 2015), ocorrendo, num primeiro momento, eventos de dispersão para América do Sul e Ásia há 35-23 Ma e, posteriormente, eventos de dispersão da América do Sul para Ásia e Austrália e da Ásia de volta para a África há 23-5 Ma, possivelmente por meio de troncos flutuantes (BOURGUIGNON et al., 2017). Dessa forma, este trabalho buscou reunir o maior número possível de táxons do gênero *Nasutitermes*, a fim de abranger sua amplitude de ocorrência, para assim, compreender o processo de diversificação geográfica de suas espécies.

## 6 CONCLUSÕES

A partir das análises de delimitação de espécies do Grupo *Nasutitermes jaraguae*, podemos concluir que:

- as espécies *N. jaraguae*, *N. ehrhardti*, *Nasutitermes* sp. 1, *Nasutitermes* sp. 2, *Nasutitermes* sp. 3 e *Nasutitermes* sp. 4, determinadas com base em caracteres morfológicos, não corresponderam à unidades evolutivas distintas;
- a hipótese de que redes de haplótipos desconectadas representam unidades evolutivas distintas não foi suportada pela análise filogenética, podendo representar um artifício da análise em decorrência do número de espécimes amostrados para cada espécie;
- a hipótese de delimitação de espécies que apresentou a maior sustentação e consequentemente, a que melhor evidenciou as unidades evolutivas, foi a que considerou a distância genética entre os haplótipos associada à probabilidade de conexão entre estes e suas relações filogenéticas;
- entre as espécies do Grupo *Nasutitermes jaraguae* analisadas foram determinadas sete unidades evolutivas distintas, as quais podem ser consideradas como espécies diferentes com base nos conceitos filogenético e evolutivo de espécies;
- a utilização conjunta de aspectos morfológicos e genéticos podem trazer maior confiabilidade para a resolução de questões fundamentais dentro da biologia, como o da conceituação e delimitação de espécies, verificando se espécies determinadas por morfologia são realmente entidades independentes ou não, resgatando assim seu processo evolutivo.

Com as análises filogeográficas de *Nasutitermes jaraguae* foi possível concluir que:

- as populações analisadas apresentaram grande diversidade haplotípica e se encontraram fortemente estruturadas, sendo observado três grupos de haplótipos, os quais estão geograficamente agrupados;
- o padrão de distribuição de dois haplogrupos (um distribuído de São Paulo ao Rio Grande do Sul e outro restrito aos estados de Minas Gerais e Espírito Santo) coincidiu com o já observado para diferentes grupos biológicos e pode ser explicado com base na hipótese de refúgios florestais do Plioceno-Pleistoceno;
- outro haplogrupo (distribuído do Rio Grande do Norte à Santa Catarina) não teve o fluxo gênico restringido pelas áreas de descontinuidade, uma vez que a colonização

destas áreas seria posterior a separação dos fragmentos, e decorrente de ancestrais que já haviam sofrido os efeitos do isolamento geográfico anteriormente;

- o padrão de distribuição dentro dos grupos de haplótipos pôde ser explicado por diferenciações geradas por seleção divergente entre gradientes ambientais, como diferentes fitofisionomias.

A análise filogenética das espécies do gênero *Nasutitermes* nos permitiu concluir que:

- a origem do gênero foi posterior a separação da Gondwana;
- o padrão de distribuição das espécies de *Nasutitermes* pode ser explicado por episódios de dispersão intercontinentais entre 23 Ma e 0,99 Ma, bem como eventos de especiação independentes nas regiões zoogeográficas;
- o gênero *Nasutitermes* não foi recuperado como monofilético, muito provavelmente devido a sua história taxonômica, em que inicialmente todas as espécies que possuíam soldados nasutos foram alocadas em um mesmo gênero, destacando assim a necessidade de revisão deste gênero.

## REFERÊNCIAS

- ADAMS, E. S.; ATKINSON, L.; BULMER, M. S. Relatedness, recognition errors, and colony fusion in the termite *Nasutitermes corniger*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 61, n. 8, p. 1195-1201, 2007.
- ALLENDORF, F. W.; LUIKART, G.; AITKEN, S. N. **Conservation and the genetics of populations**. 2nd ed. ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2012.
- AMORIM, D.; SANTOS, C. M. Flies, endemism, and the Atlantic Forest: a biogeographical study using topographic units of analysis. **Australian Systematic Botany**, v. 30, n. 5-6, p. 439-469, 2017.
- ARAB, D. A.; NAMYATOVA, A.; EVANS, T. A.; CAMERON, S. L.; YEATES, D. K.; HO, S. Y. W.; LO, N. Parallel evolution of mound-building and grass-feeding in Australian nasute termites. **Biology Letters**, v. 13, n. 2, p. 1-5, 2017.
- ARAÚJO, V.; SILVA, M. P.; VASCONCELLOS, A. Soil-sampled termites in two contrasting ecosystems within the Semiarid Domain in Northeastern Brazil: abundance, biomass, and seasonal influences. **Sociobiology**, v. 62, n. 1, p. 70-75, 2015.
- ATKINSON, L.; ADAMS, E. S. The origins and relatedness of multiple reproductives in colonies of the termite *Nasutitermes corniger*. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 264, n. 1385, p. 1131-1136, 1997.
- AUSTIN, J. W.; SZALANSKI, A. L.; MCKERN, J. A.; GOLD, R. E. Molecular phylogeography of the subterranean termite *Reticulitermes tibialis* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal of Agricultural and Urban Entomology**, v. 25, n. 2, p. 63-79, 2008.
- AVISE, J. C. Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. **Oikos**, v. 63, n. 1, p. 62-76, 1992.
- AVISE, J. C. **Phylogeography: the history and formation of species**. Cambridge: Harvard University Press, 2000. 447 pp.
- AVISE, J. C.; ARNOLD, J.; BALL, R. M.; BERMINGHAM, E.; LAMB, T.; NEIGEL, J. E.; REEB, C. A.; SAUNDERS, N. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, n. 1, p. 489-522, 1987.
- BANDEIRA, A. G.; VASCONCELLOS, A. Efeitos de perturbações antrópicas sobre as populações de cupins (Isoptera) do Brejo dos Cavalos, Pernambuco. In: PORTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (Orgs.). **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação**. Série Biodiversidade 9. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004. cap. 11, p. 145-151.
- BANDEIRA, A. G.; VASCONCELLOS, A.; SILVA, MOABE, P.; CONSTANTINO, R. Effects of habitat disturbance on the termite fauna in a highland humid forest in the Caatinga Domain, Brazil. **Sociobiology**, v. 42, n. 1, p. 1-11, 2003.



BATALHA-FILHO, H.; MIYAKI, C. Y. Filogeografia da Mata Atlântica. **Revista da Biologia**, v. Especial Biogeografia, p. 31-34, 2011.

BATALHA-FILHO, H.; WALDSCHMIDT, A. M.; CAMPOS, L. A. O.; TAVARES, M. G.; FERNANDES-SALOMÃO, T. M. Phylogeography and historical demography of the neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. **Apidologie**, v. 41, n. 5, p. 534-547, 2010.

BERGAMASCHI, S.; DAWES-GROMADZKI, T. Z.; LUCHETTI, A.; MARINI, M.; MANTOVANI, B. Molecular taxonomy and phylogenetic relationships among Australian *Nasutitermes* and *Tumulitermes* genera (Isoptera, Nasutitermitinae) inferred from mitochondrial COII and 16S sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 45, n. 3, p. 813-821, 2007.

BIGNELL, D. E. Termites as soil engineers and soil processors. In: KÖNIG, H.; VARMA, A. (Ed.). **Intestinal Microorganisms of Termites and Other Invertebrates**. Berlin/Heidelberg: Springer, 2006. p. 183-220.

BLACK, H. I. J.; OKWAKOL, M. J. N. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of termites. **Applied Soil Ecology**, v. 6, n. 1, p. 37-53, 1997.

BOOTH, W.; BRENT, C. S.; CALLERI, D. V.; ROSENGAUS, R. B.; TRANIELLO, J. F. A.; VARGO, E. L. Population genetic structure and colony breeding system in dampwood termites (*Zootermopsis angusticollis* and *Z. nevadensis nuttingi*). **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 1, p. 127-137, 2012.

BOULOGNE, I.; CONSTANTINO, R.; AMUSANT, N.; FALKOWSKI, M.; RODRIGUES, A. M. S.; HOUËL, E. Ecology of termites from the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) and potential for science-based development of sustainable pest management programs. **Journal of Pest Science**, v. 90, n. 1, p. 19-37, 2017.

BOURGUIGNON, T.; LO, N.; CAMERON, S. L.; SOBOTNIK, J.; HAYASHI, Y.; SHIGENOBU, S.; WATANABE, D.; ROISIN, Y.; MIURA, T.; EVANS, T. A. The evolutionary history of termites as inferred from 66 mitochondrial genomes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 32, n. 2, p. 406-421, 2015.

BOURGUIGNON, T.; LO, N.; ŠOBOTNÍK, J.; HO, S. Y. W.; IQBAL, N.; COISSAC, E.; LEE, M.; JENDRYKA, M. M.; SILLAM-DUSSES, D.; KŘÍŽKOVÁ, B.; ROISIN, Y.; EVANS, T. A. Mitochondrial phylogenomics resolves the global spread of higher termites, ecosystem engineers of the tropics. **Molecular biology and evolution**, v. 34, n. 3, p. 589-597, 2017.

BROOKS, T. M.; MITTERMEIER, R. A.; FONSECA, G. A. B. da; GERLACH, J.; HOFFMANN, M.; LAMOREUX, J. F.; MITTERMEIER, C. G.; PILGRIM, J. D.; RODRIGUES, A. S. L. Global biodiversity conservation priorities. **Science**, v. 313, n. 5783, p. 58-62, 2006.

- BRUFORD, M. W.; HANOTTE, O.; BROOKFIELD, J. F. Y.; BURKE, T. Single-locus and multilocus DNA fingerprinting. In: HOELZEL, A. R. (Ed.). **Molecular genetics analyses of populations: a practical approach**. Oxford: IRL Press, 1992. p. 225-269.
- CABANNE, G. S.; D'HORTA, F. M.; SARI, E. H. R.; SANTOS, F. R.; MIYAKI, C. Y. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematics implications. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 49, n. 3, p. 760-773, 2008.
- CABANNE, G. S.; SANTOS, F. R.; MIYAKI, C. Y. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic Forest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 91, n. 1, p. 73-84, 2007.
- CANCELLO, E. M.; SILVA, R. R.; VASCONCELLOS, A.; REIS, Y. T.; OLIVEIRA, L. M. Latitudinal variation in termite species richness and abundance along the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Biotropica**, v. 46, n. 4, p. 441-450, 2014.
- CAPOBIANCO, J. P. R. (Org.). **Dossiê Mata Atlântica 2001**. São Paulo: Iphis Gráfica e Editora, 2001. 409 p.
- CARDOSO, D. C.; CRISTIANO, M. P.; TAVARES, M. G.; SCHUBART, C. D.; HEINZE, J. Phylogeography of the sand dune ant *Mycetophylax simplex* along the Brazilian Atlantic Forest coast: remarkably low mtDNA diversity and shallow population structure. **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, n. 106, p. 1-13, 2015.
- CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M. J.; HADDAD, C. F. B.; RODRIGUES, M. T.; MORITZ, C. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 785-789, 2009.
- CLEMENT, M.; POSADA, D.; CRANDALL, K. A. TCS: A computer program to estimate gene genealogies. **Molecular Ecology**, v. 9, n. 10, p. 1657-1659, 2000.
- COCKERHAM, C. C. Variance of gene frequencies. **Evolution**, v. 23, n. 1, p. 72, 1969.
- COCKERHAM, C. C. Analyses of gene frequencies. **Genetics**, v. 74, n. 4, p. 679-700, 1973.
- CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal of Applied Entomology**, v. 126, n. 7-8, p. 355-365, 2002.
- CONSTANTINO, R. **On-line termite database**. 2018. Disponível em: <<http://164.41.140.9/catal/>>. Acesso em: 2 jan. 2018.
- CONSTANTINO, R.; ACIOLI, A. N. S. Termite diversity in Brazil (Insecta: Isoptera). In: MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O.; BRUSSAARD, L. (Ed.). **Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems**. Trowbridge: CABI Publishing, 2006. cap. 5, p. 117-128.

COPREN, K. A. Characterization of microsatellite loci in the western subterranean termite, *Reticulitermes hesperus*, and cross-amplification in closely related cryptic species. **Journal of insect science (Online)**, v. 7, n. 17, p. 1-5, 2007.

COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 1, p. 71-86, 2003.

CRACRAFT, J. Species concepts and speciation analysis. In: JOHNSTON, R. F. (Ed.). **Current ornithology**. vol. 1. Boston: Springer, 1983. cap. 6, p. 159-187.

CUEZZO, C.; CANCELLO, E. M.; CARRIJO, T. F. *Sandsitermes* gen. nov., a new nasute termite genus from South America (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Zootaxa**, v. 4221, n. 5, p. 562-574, 2017.

CUEZZO, C.; CARRIJO, T. F.; CANCELLO, E. M. Transfer of two species from *Nasutitermes* Dudley to *Cortaritermes* Mathews (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Austral Entomology**, v. 54, n. 2, p. 172-179, 2015.

CUNHA, H. A.; SOLÉ-CAVA, A. M. Análise filogeográfica. In: MATIOLI, S. R.; FERNANDES, F. M. C. (Ed.). **Biologia molecular e evolução**. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos Editora, 2012. cap. 21, p. 197-213.

DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; SOUZA, A. M. A história biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul - análise de tempo, espaço e forma**. 2. ed. Rio de Janeiro: Roca, 2016. cap. 16, p. 221-238.

DAVIES, R. G.; EGGLETON, P.; JONES, D. T.; GATHORNE-HARDY, F. J.; HERNA, L. M. Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 6, p. 847-877, 2003.

DE QUEIROZ, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007.

DEDEINE, F.; DUPONT, S.; GUYOT, S.; MATSUURA, K.; WANG, C.; HABIBPOUR, B.; BAGNÈRES, A.-G.; MANTOVANI, B.; LUCHETTI, A. Historical biogeography of *Reticulitermes* termites (Isoptera: Rhinotermitidae) inferred from analyses of mitochondrial and nuclear loci. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 94, n. Part B, p. 778-790, 2016.

DIEHL, E.; DIEHL-FLEIG, E.; DE ALBUQUERQUE, E. Z.; JUNQUEIRA, L. K. Richness of termites and ants in the state of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. **Sociobiology**, v. 61, n. 2, p. 145-154, 2014.

DIEHL, E.; DIEHL-FLEIG, E.; JUNQUEIRA, L. K. Absence of relationship among termite (Insecta: Isoptera) richness, functional groups and environmental variables in Southern Brazil. **EntomoBrasilis**, v. 8, n. 3, p. 168-173, 2015.

DIXON, R. K.; SOLOMON, A. M.; BROWN, S.; HOUGHTON, R. A.; TREXIER, M. C.; WISNIEWSKI, J. Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. **Science**, v. 263, n. 5144, p. 185-190, 1994.

DONOGHUE, M. J. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. **Bryologist**, v. 88, n. 3, p. 172-181, 1985.

DONOVAN, S. E.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. E. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Ecological Entomology**, v. 26, n. 4, p. 356-366, 2001.

DRUMMOND, A. J.; SUCHARD, M. A.; XIE, D.; RAMBAUT, A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, v. 29, n. 8, p. 1969-1973, 2012.

EDGAR, R. C. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Research**, v. 32, n. 5, p. 1792-1797, 2004.

EGGLETON, P. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (Ed.). **Biology of termites: a modern synthesis**. Dordrecht: Springer, 2011. cap. 1, p. 1-26.

EGGLETON, P.; TAYASU, I. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites. **Ecological Research**, v. 16, n. 5, p. 941-960, 2001.

ENDLER, J. A. **Geographic variation, speciation, and clines**. Princeton: Princeton University Press, 1977. 246 pp.

ENGEL, M. S. Family-group names for termites (Isoptera), redux. **ZooKeys**, v. 148, p. 171-184, 2011.

ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, K. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. **American Museum Novitates**, v. 3650, p. 1-27, 2009.

ERNESTO, M. V.; RAMOS, E. F.; MOURA, F. M. da S.; VASCONCELLOS, A. High termite richness in an urban fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 3, p. 1-6, 2014.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, v. 10, n. 3, p. 564-567, 2010.

FITCH, W. M. On the problem of discovering the most parsimonious tree. **The American Naturalist**, v. 111, n. 978, p. 223-257, 1977.

FITZPATRICK, S. W.; BRASILEIRO, C. A.; HADDAD, C. F. B.; ZAMUDIO, K. R. Geographical variation in genetic structure of an Atlantic Coastal Forest frog reveals regional differences in habitat stability. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 13, p. 2877-2896, 2009.

FLORENCIO, D. F.; DIEHL, E. Termitofauna (Insecta, Isoptera) em remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual em São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 50, n. 4, p. 505-511, 2006.

FONTES, L. R.; MILANO, S. Termites as an urban problem in South America. **Sociobiology**, v. 40, n. 1, p. 103-151, 2002.

FOURNIER, D.; HELLEMANS, S.; HANUS, R.; ROISIN, Y. Facultative asexual reproduction and genetic diversity of populations in the humivorous termite *Cavitermes tuberosus*. **Proceedings of the Royal Society**, v. 283, n. 1832, p. 1-8, 2016.

FU, Y. X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, v. 147, n. 2, p. 915-925, 1997.

FU, Y. X.; LI, W. H. Statistical tests of neutrality of mutations. **Genetics**, v. 133, n. 3, p. 693-709, 1993.

FUTUYMA, D. J. The origin of genetic variation. In: \_\_\_\_\_ (Ed.). **Evolution**. Sunderland: Sinauer Associates, 2005. p. 161-188.

GALBIATI, C.; DESOUZA, O.; SCHOEREDER, J. H. Diversity patterns in termite communities: Species-area relationship, alpha and beta diversity (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 45, n. 3, p. 925-936, 2005.

GALINDO LEAL, C.; CÂMARA, I. G. Atlantic forest hotspots status: an overview. In: \_\_\_\_\_ (Ed.). **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. Washington: Island Press, 2003. p. 3-11.

GARCÍA, J.; MAEKAWA, K.; MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Genetic distance between *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae) populations in Taiwan and the Yaeyama Islands, analyzed by amplified fragment length. **Entomological Science**, v. 7, n. 3, p. 245-249, 2004.

GARCÍA, J.; MAEKAWA, K.; MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Population structure and genetic diversity in insular populations of *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae) analyzed by AFLP markers. **Zoological science**, v. 19, n. 10, p. 1141-1146, 2002.

GERNHARD, T. The conditioned reconstructed process. **Journal of Theoretical Biology**, v. 253, n. 4, p. 769-778, 2008.

GOODISMAN, M. A. D.; CROZIER, R. H. Population and colony genetic structure of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. **Evolution**, v. 56, n. 1, p. 70-83, 2002.

GRAZZIOTIN, F. G.; MONZEL, M.; ECHEVERRIGARAY, S.; BONATTO, S. L. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 13, p. 3969-3982, 2006.

GUNTORO, A. The formation of the Makassar Strait and the separation between SE Kalimantan and SW Sulawesi. **Journal of Asian Earth Sciences**, v. 17, n. 1-2, p. 79-98, 1999.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131-137, 1969.

HAFFER, J. Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. **Biogeographica**, v. 69, p. 15-45.

HALL, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucleic Acids Symposium Series**, v. 41, p. 95-98, 1999.

HARTL, D. L.; CLARK, A. G. **Princípios De Genética De Populações**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2010. 660 p.

HAUSBERGER, B.; KIMPEL, D.; VAN NEER, A.; KORB, J. Uncovering cryptic species diversity of a termite community in a West African savanna. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 61, n. 3, p. 964-969, 2011.

HEBERT, P. D. N.; CYWINSKA, A.; BALL, S. L.; DEWAARD, J. R. Biological identifications through DNA barcodes. **Proceedings. Biological sciences**, v. 270, n. 1512, p. 313-21, 2003.

HEBERT, P. D. N.; RATNASINGHAM, S.; WAARD, J. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. **Proceedings. Biological sciences**, v. 270, suplemento 1, p. S96-S99, 2003.

HENDY, M. D.; PENNY, D. A framework for the quantitative study of evolutionary trees. **Systematic Zoology**, v. 38, n. 4, p. 297-309, 1989.

HENNIG, W. **Phylogenetic systematics**. Urbana: University of Illinois Press, 1966. 280 pp.

HIGASHI, M.; ABE, T. Global diversification of termites driven by the evolution of symbiosis and sociality. In: **Biodiversity - an ecological perspective**. New York: Springer New York, 1997. p. 83-112.

HOLDER, M.; LEWIS, P. O. Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches. **Nature Reviews Genetics**, v. 4, n. 4, p. 275-284, 2003.

HOY, M. A. Insect population ecology and molecular genetics. In: \_\_\_\_\_. **Insect molecular genetics**. San Diego: Academic Press, 2013. cap. 13, p. 591-659.

HUANG, Q.; LI, G.; HUSSENER, C.; LEI, C. Genetic analysis of population structure and reproductive mode of the Termite *Reticulitermes chinensis* Snyder. **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, p. 1-12, 2013.

HUELSENBECK, J. P. Performance of phylogenetic methods in simulation. **Systematic Biology**, v. 44, n. 1, p. 17-48, 1995.

HUSSENER, C.; BRANDL, R.; EPPLER, C.; EPPLER, J. T.; KAIB, M. Variation between and within colonies in the termite: morphology, genomic DNA, and behaviour. **Molecular Ecology**, v. 7, n. 8, p. 983-990, 1998.

HUSSENER, C.; MESSENGER, M. T.; SU, N.-Y.; GRACE, J. K.; VARGO, E. L. Colony social organization and population genetic structure of an introduced population of Formosan subterranean termite from New Orleans, Louisiana. **Journal of economic entomology**, v. 98, n. 5, p. 1421-1434, 2005.

INWARD, D. J. G.; BECCALONI, G.; EGGLETON, P. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. **Biology Letters**, v. 3, n. 3, p. 331-335, 2007.

INWARD, D. J. G.; VOGLER, A. P.; EGGLETON, P. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 44, n. 3, p. 953-967, 2007.

JENKINS, T. M.; DEAN, R. E.; VERKERK, R.; FORSCHLER, B. T. Phylogenetic analyses of two mitochondrial genes and one nuclear intron region illuminate European subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) gene flow, taxonomy, and introduction dynamics. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 20, n. 2, p. 286-293, 2001.

JENKINS, T. M.; JONES, S. C.; LEE, C. Y.; FORSCHLER, B. T.; CHEN, Z.; LOPEZ-MARTINEZ, G.; GALLAGHER, N. T.; BROWN, G.; NEAL, M.; THISTLETON, B.; KLEINSCHMIDT, S. Phylogeography illuminates maternal origins of exotic *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 42, n. 3, p. 612-621, 2007.

JONES, D. T.; EGGLETON, P. Global biogeography of termites: a compilation of sources. In: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (Ed.). **Biology of termites: a modern synthesis**. Dordrecht: Springer, 2011. cap. 17, p. 477-498.

JOUQUET, P.; TRAORÉ, S.; CHOOSAI, C.; HARTMANN, C.; BIGNELL, D. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. **European Journal of Soil Biology**, v. 47, n. 4, p. 215-222, 2011.

KAMBHAMPATI, S. A phylogeny of cockroaches and related insects based on DNA sequence of mitochondrial ribosomal RNA genes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 92, n. 6, p. 2017-2020, 1995.

KAMBHAMPATI, S.; SMITH, P. T. PCR primers for the amplification of four insect mitochondrial gene fragments. **Insect Molecular Biology**, v. 4, n. 4, p. 233-236, 1995.

KINGMAN, J. F. C. The coalescent. **Stochastic Processes and their Applications**, v. 13, n. 3, p. 235-248, 1982.

KLASS, K-D. Relationships among the principal lineages of Dictyoptera inferred from morphological data. **Entomologische Abhandlungen**, v. 61, n. 2, p. 134-137, 2003.

KLASS, K.-D.; MEIER, R. A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters. **Entomologische Abhandlungen**, v. 63, n. 1-2, p. 3-50, 2006.

KNOWLES, L. L.; MADDISON, W. P. Statistical phylogeography. **Molecular Ecology**, v. 11, n. 12, p. 2623-2635, 2002.

KORB, J. The ecology of social evolution in Termites. In: KORB, J.; HEINZE, J. (Ed.). **Ecology of social evolution**. New York: Springer, 2008. p. 151-174.

KRISHNA, K.; GRIMALDI, D. Diverse Rhinotermitidae and Termitidae (Isoptera) in Dominican Amber. **American Museum Novitates**, n. 3640, p. 1-48, 2009.

KRISHNA, K.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, V.; ENGEL, M. S. Treatise on the Isoptera of the world. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 1, n. 377, p. 1-200, 2013a.

KRISHNA, K.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, V.; ENGEL, M. S. Treatise on the Isoptera of the world. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 5, n. 377, p. 1495-1987, 2013b.

KUTNIK, M.; UVA, P.; BRINKWORTH, L.; BAGNÈRES, A.-G. Phylogeography of two European *Reticulitermes* (Isoptera) species: The Iberian refugium. **Molecular Ecology**, v. 13, n. 10, p. 3099-3113, 2004.

**Laboratório de Ortopteroides MZUSP**. [Desenvolvido por Tarik Godoy D. Plaza]. Disponível em: <<http://labcupim.wixsite.com/ortopteroidesmzusp/projetos-em-andamento>>. Acesso em: 20 jan. 2018.

LARA, M. C.; GEISE, L.; SCHNEIDER, C. J. Diversification of small mammals in the Atlantic forest of Brazil: testing the alternatives. In: LACEY, E. A.; MYERS, P. **Mammalian diversification: from chromosomes to phylogeography (a celebration of the career of James L. Patton)**. Berkeley, Los Angeles e London: University of California Press, 2005. p. 311-333.

LAVELLE, P.; BIGNELL, D.; LEPAGE, M.; WOLTERS, W.; ROGER, P.; INESON, P.; HEAL, O. W.; DHILLION, S. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. **European Journal of Soil Biology**, v. 33, n. 4, p. 159-193, 1997.

LEFEBVRE, T.; CHÂLINE, N.; LIMOUSIN, D.; DUPONT, S.; BAGNÈRES, A.-G. From speciation to introgressive hybridization: the phylogeographic structure of an island subspecies of termite, *Reticulitermes lucifugus corsicus*. **BMC evolutionary biology**, v. 8, n. 38, p. 1-13, 2008.

LEFEBVRE, T.; VARGO, E. L.; ZIMMERMANN, M.; DUPONT, S.; KUTNIK, M.; BAGNÈRES, A.-G. Subterranean termite phylogeography reveals multiple postglacial colonization events in southwestern Europe. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 16, p. 5987-6004, 2016.



- LEGENDRE, F.; NEL, A.; SVENSON, G. J.; ROBILLARD, T.; PELLENS, R.; GRANDCOLAS, P. Phylogeny of Dictyoptera: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. **PLoS ONE**, v. 10, n. 7, p. 1-27, 2015.
- LEGENDRE, F.; WHITING, M. F.; BORDEREAU, C.; CANCELLO, E. M.; EVANS, T. A.; GRANDCOLAS, P. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 48, n. 2, p. 615-627, 2008.
- LEPAGE, M.; DARLINGTON, J. P. E. C. Population dynamics of termites. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. cap. 16, p. 333-361.
- LI, H.; YE, W.; SU, N.; KANZAKI, N. Phylogeography of *Coptotermes gestroi* and *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Taiwan. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 102, n. 4, p. 684-693, 2009.
- LIBRADO, P.; ROZAS, J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**, v. 25, n. 11, p. 1451-1452, 2009.
- LIU, H.; BECKENBACH, A. T. Evolution of the mitochondrial cytochrome oxidase II gene among ten orders of insects. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 1, n. 1, p. 41-52, 1992.
- LO, N.; ENGEL, M. S.; CAMERON, S.; NALEPA, C. A.; TOKUDA, G.; GRIMALDI, D.; KITADE, O.; KRISHNA, K.; KLASS, K.-D.; MAEKAWA, K.; MIURA, T.; THOMPSON, G. J. Save Isoptera: a comment on Inward et al. **Biology letters**, v. 3, n. 5, p. 562-563, 2007.
- LO, N.; TOKUDA, G.; WATANABE, H.; ROSE, H.; SLAYTOR, M.; MAEKAWA, K.; BANDI, C.; NODA, H. Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. **Current Biology**, v. 10, n. 13, p. 801-804, 2000.
- LONG, J. C. The allelic correlation structure of Gainj and Kalam speaking people. I. The estimation and interpretation of Wright's F-statistics. **Genetics**, v. 112, n. 3, p. 629-647, 1986.
- LUCHETTI, A.; SCICCHITANO, V.; MANTOVANI, B. Origin and evolution of the Italian subterranean termite *Reticulitermes lucifugus* (Blattodea, Termitoidae, Rhinotermitidae). **Bulletin of entomological research**, v. 103, n. 6, p. 743-741, 2013.
- MANTEL, N. The Detection of disease clustering and a generalized regression approach. **Nature**, v. 27, n. 2, p. 209-220, 1967.
- MARTINS, F. M.; TEMPLETON, A. R.; PAVAN, A. C.; KOHLBACH, B. C.; MORGANTE, J. S. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. **BMC Evolutionary Biology**, v. 9, n. 1, p. 1-13, 2009.

- MAYDEN, R. L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. (Ed.). **Species: the units of biodiversity**. London: Chapman & Hall, 1997. cap. 19, p. 381-423.
- MAYR, E.; O'HARA, R. J. The biogeographical evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. **Evolution**, v. 40, n. 1, p. 55-67, 1986.
- MCKERN, J. A.; SZALANSKI, A. L.; AUSTIN, J. W.; MESSENGER, M. T.; MAHN, J.; GOLD, R. E. Phylogeography of termites (Isoptera) from Oregon and Washington. **Sociobiology**, v. 50, n. 2, p. 607-622, 2007.
- MCWILLIAM, H.; LI, W.; ULUDAG, M.; SQUIZZATO, S.; PARK, Y. M.; BUSO, N.; COWLEY, A. P.; LOPEZ, R. Analysis tool web services from the EMBL-EBI. **Nucleic Acids Research**, v. 41, n. W1, p. W597-W600, 2013.
- MILLER, M. A.; PFEIFFER, W.; SCHWARTZ, T. Creating the CIPRES Science Gateway v.3.3 Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: PROCEEDINGS OF THE GATEWAY COMPUTING ENVIRONMENTS WORKSHOP (GCE), 2010, New Orleans, p. 1-8.
- MILLER, M. P. Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analyses of allozyme and molecular population genetic data. [S. I.]: Software de computador distribuído pelo autor, 1997. Disponível em: <<http://www.marksgeneticsoftware.net/tfpga.htm>>. Acesso em: 17 jan. 2018.
- MISHLER, B. D. The morphological, developmental, and phylogenetic basis of species concepts in bryophytes. **Bryologist**, v. 88, n. 3, p. 207-214, 1985.
- MITTERMEIER, R. A.; ROBLES-GIL, P.; HOFFMANN, M.; PILGRIM, J. D.; BROOKS, T. B.; MITTERMEIER, C. G.; LAMOREUX, J. L.; FONSECA, G. A. B. **Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered ecoregions**. Mexico City: Cemex, 2004. 390 pp.
- MIURA, T.; ROISIN, Y.; MATSUMOTO, T. Molecular phylogeny and biogeography of the nasute termite genus *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in the pacific tropics. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 17, n. 1, p. 1-10, 2000.
- MIYAMOTO, M. M.; CRACRAFT, J. Phylogenetic inference, DNA sequence analysis, and the future of molecular systematics. In: \_\_\_\_\_. (Ed.). **Phylogenetic analysis of DNA sequences**. New York: Oxford University Press, 1991. cap. 1, p. 3-17.
- MONAGHAN, M. T.; WILD, R.; ELLIOT, M.; FUJISAWA, T.; BALKE, M.; INWARD, D. J. G.; LEES, D. C.; RANAIVOSOLO, R.; EGGLETON, P.; BARRACLOUGH, T. G.; VOGLER, A. P. Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation. **Systematic Biology**, v. 58, n. 3, p. 298-311, 2009.
- MORAES-BARROS, N.; SILVA, J. A. B.; MIYAKI, C. Y.; MORGANTE, J. S. Comparative phylogeography of the Atlantic forest endemic sloth (*Bradypus torquatus*) and the widespread three-toed sloth (*Bradypus variegates*) (Bracypodidae, Xenarthra). **Genetica**, v. 126, n. 1-2, p. 189-198, 2006.

MOREAU, R. E. **The bird faunas of Africa and its islands**. New York: Academic Press, 1966. 424 pp.

MORLEY, R. J. **Origin and Evolution of Tropical Rain Forests**. Chichester: John Wiley & Sons, 2000. xv+362 pp.

MOUSSET, S.; DEROME, N.; VEUILLE, M. A test of neutrality and constant population size based on the mismatch distribution. **Molecular Biology and Evolution**, v. 21, n. 4, p. 724-731, 2004.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NEI, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. **Genetics**, v. 89, n. 3, p. 583-590, 1978.

NEI, M. Phylogenetic analysis in molecular evolutionary genetics. **Annual review of genetics**, v. 30, p. 371-403, 1996.

NEI, M.; KUMAR, S. **Molecular Evolution and Phylogenetics**. New York: Oxford University Press, 2000. 333 pp.

NELSON, G.; PLATNICK, N. I. **Systematics and biogeography: cladistics and vicariance**. New York: Columbia University Press, 1981. xi+567 pp.

NIXON, K. C.; WHEELER, Q. D. An amplification of the phylogenetic species concept. **Cladistics**, v. 6, n. 3, p. 211-223, 1990.

NOBRE, T.; EGGLETON, P.; AANEN, D. K. Vertical transmission as the key to the colonization of Madagascar by fungus-growing termites? **Proceedings of the Royal Society B**, v. 277, n. 1680, p. 359-365, 2010.

NOIROT, C. The nests of termites. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (Ed.), **Biology of Termites**. v. 2. New York: Academic Press, 1970. p. 73-125.

NOIROT, C.; DARLIGTON, J. P. E. C. Termites nest: architecture, regulation and defence. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. cap. 6, p. 121-139.

NORKRANS, B. Degradation of Cellulose. **Annual Review of Phytopathology**, v. 1, n. 1, p. 325-350, 1963.

NUTTING, W. L. Flight and colony foundation. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (Ed.), **Biology of Termites**. v. 1. New York: Academic Press, 1969. p. 233-282.

OHKUMA, M.; YUZAWA, H.; AMORNSAK, W.; SORNNUWAT, Y.; TAKEMATSU, Y.; YAMADA, A.; VONGKALUANG, C.; SARNTHOY, O.; KIRTIBUTR, N.; NOPARATNARAPORN, N.; KUDO, T.; INOUE, T. Molecular phylogeny of Asian termites (Isoptera) of the families Termitidae and Rhinotermitidae based on mitochondrial COII sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 31, n. 2, p. 701-710, 2004.

ORR, M. R.; SMITH, T. B. Ecology and speciation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, n. 12, p. 502-506, 1998.

OZEKI, M.; ISAGI, Y.; TSUBOTA, H.; JACKLYN, P.; BOWMAN, D. M. J. S. Phylogeography of an Australian termite, *Amitermes laurensis* (Isoptera, Termitidae), with special reference to the variety of mound shapes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 42, n. 1, p. 236-247, 2007.

PAGE, R. D. M.; HOLMES, E. C. **Molecular evolution: a phylogenetic approach**. Oxford: Blackwell Science, 1998. 352 pp.

PARK, Y. C.; KITADE, O.; SCHWARZ, M.; KIM, J. P.; KIM, W. Intraspecific molecular phylogeny, genetic variation and phylogeography of *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Molecules and cells**, v. 21, n. 1, p. 89-103, 2006.

PELLEGRINO, K. C. M.; RODRIGUES, M. T.; WAITE, A. N.; MORANDO, M.; YASSUDA, Y. Y.; SITES JR, J. W. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 85, n. 1, p. 13-26, 2005.

PERALTA, R. C. G.; MENEZES, E. B.; CARVALHO, A. G.; AGUIAR-MENEZES, E. de L. Wood consumption rates of forest species by subterranean termites (Isoptera) under field conditions. **Revista árvore**, v. 28, n. 2, p. 283-289, 2004.

PIGRAM, C. J.; PANGGABEAN, H. Age of the Banda Sea, eastern Indonesia. **Nature**, v. 301, p. 231-234, 1983.

PIGRAM, C. J.; PANGGABEAN, H. Rifting of the Northern Margin of the Australian. **Tectonophysics**, v. 107, p. 331-353, 1984.

POSADA, D.; CRANDALL, K. A. MODELTEST: Testing the model of DNA substitution. **Bioinformatics**, v. 14, n. 9, p. 817-818, 1998.

POSADA, D.; CRANDALL, K. A.; TEMPLETON, A. R. GeoDis: A program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. **Molecular Ecology**, v. 9, n. 4, p. 487-488, 2000.

PROCHEŞ, Ş., RAMDHANI, S. The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. **Bioscience**, v. 62, n. 3, p. 260-270, 2012.

RAMBAUT A. **FigTree v.1.4.2**. 2006-2016. Disponível em: <<http://beast.bio.ed.ac.uk/FigTree>>. Acesso em: 5 mai. 2016.

RAMBAUT A, DRUMMOND AJ. **Tree Annotator v1.8.2**. 2002-2015. Disponível em: <<http://beast.bio.ed.ac.uk/TreeAnnotator>>. Acesso em: 5 mai. 2016.

RAMBAUT, A.; SUCHARD, M. A.; XIE, D.; DRUMMOND, A. J. **Tracer v1.6**. 2014. Disponível em: <<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>>. Acesso em: 5 mai. 2016. 43.

RAMOS-ONSINS, S. E.; ROZAS, J. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. **Molecular biology and evolution**, v. 19, n. 12, p. 2092-2100, 2002.

REILLY, L. M. Measurements of inbreeding and average relatedness in a termite population. **The American Naturalist**, v. 130, n. 3, p. 339-349, 1987.

REIS, Y. T.; CANCELLO, E. M. Riqueza de cupins (Insecta, Isoptera) em áreas de Mata Atlântica primária e secundária do sudeste da Bahia. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 97, n. 3, p. 229-234, 2007.

RESENDE, H. C.; YOTOKO, K. S. C.; DELABIE, J. H. C.; COSTA, M. A.; CAMPIOLO, S.; TAVARES, M. G.; CAMPOS, L. A. O.; FERNANDES-SALOMÃO, T. M. Pliocene and Pleistocene events shaping the genetic diversity within the central corridor of the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 101, n. 4, p. 949-960, 2010.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RIBEIRO, R. A.; LEMOS-FILHO, J. P.; RAMOS, A. C. S.; LOVATO, M. B. Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Heredity**, v. 106, n. 1, p. 46-57, 2011.

RICE, W. R.; HOSTERT, E. E. Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years. **Evolution**, v. 47, n. 6, p. 1637-1653, 1993.

ROGERS, A. R.; HARPENDING, H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. **Molecular Biology and Evolution**, v. 9, n. 3, p. 552-569, 1992.

ROISIN, Y. Diversity and evolution of caste patterns. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. cap. 5, p. 95-119.

ROISIN, Y. Selective pressures on pleometrosis and secondary polygyny: a comparison of termites and ants. In: KELLER, L. (Ed.). **Queen number and sociality in insects**. Oxford: Oxford Science Publications, 1993. p. 402-422.

ROSEN, D.E. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative biogeography. **Bulletin American Museum of Natural History**, v. 162, p. 267-376, 1979.

ROY, V.; CONSTANTINO, R.; CHASSANY, V.; GIUSTI-MILLER, S.; DIOUF, M.; MORA, P.; HARRY, M. Species delimitation and phylogeny in the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) in French Guiana. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 4, p. 902-920, 2014.

ROY, V.; DEMANCHE, C.; LIVET, A.; HARRY, M. Genetic differentiation in the soil-feeding termite *Cubitermes* sp. *affinis subarquatus*: Occurrence of cryptic species revealed by nuclear and mitochondrial markers. **BMC Evolutionary Biology**, v. 6, n. 102, p. 1-12, 2006.

SANTOS, A. F.; FERNANDES CARRIJO, T.; MARQUES CANCELLO, E.; COLETTI MORALES-CORRÊA E CASTRO, A. Phylogeography of *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae) in the Neotropical Region. **BMC Evolutionary Biology**, v. 17, n. 230, p. 1-12, 2017.

SANTOS, T. **Variação temporal da atividade de forrageio de cupins (Insecta, Isoptera) sobre iscas de papel higiênico em Hidrolândia, Goiás**. 2008. 51 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2008.

SCICCHITANO, V.; DEDEINE, F.; MANTOVANI, B.; LUCHETTI, A. Molecular systematics, biogeography, and colony fusion in the European dry-wood termites *Kaloterme* spp. (Blattodea, Termitidae, Kalotermitidae). **Bulletin of Entomological Research**, p. 1-9, 2017a.

SCICCHITANO, V.; DEDEINE, F.; BAGNÈRES, A-G.; LUCHETTI, A.; MANTOVANI, B. Genetic diversity and invasion history of the European subterranean termite *Reticulitermes urbis* (Blattodea, Termitidae, Rhinotermitidae). **Biological Invasions**, v. 20, n. 1, p. 33-44, 2017b.

SIGRIST, M. S.; CARVALHO, C. J. B. Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 4, p. 33-42, 2008.

SIMON, C.; FRATI, F.; BECKENBACH, A.; LIU, H.; FLOOK, P. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 87, n. 6, p. 651-701, 1994.

SIMPSON, G. G. The species concept. **Evolution**, v. 5, n. 4, p. 285-298, 1951.

SILVA, M.; NOLL, F. B.; MORALES-CORRÊA E CASTRO, A. C. Phylogeographic analysis reveals high genetic structure with uniform phenotypes in the paper wasp *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera: Vespidae). **PLoS ONE**, v. 13, n. 3, p. e0194424, 2018.

SLATKIN, M.; HUDSON, R. R. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. **Genetics**, v. 129, n. 2, p. 555-562, 1991.

SMITH, T. B.; WAYNE, R. K.; GIRMAN, D. J.; BRUFORD, M. W. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. **Science**, v. 276, n. 5320, p. 1855-1857, 1997.

- STAMATAKIS, A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, v. 30, n. 9, p. 1312-1313, 2014.
- SZALANSKI, A. L.; AUSTIN, J. W.; MCKERN, J. A.; SCHEFFRAHN, R. H.; OWENS, C. B.; MESSENGER, M. T. Molecular phylogeography of *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) termites from Florida. **Sociobiology**, v. 52, n. 3, p. 619-632, 2008.
- SZALANSKI, A. L.; SCHEFFRAHN, R. H.; AUSTIN, J. W.; KRECEK, J.; SU, N.-Y. Molecular phylogeny and biogeography of *Heterotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in the West Indies. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 97, n. 3, p. 556-566, 2004.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2328-2340, 2010.
- TAJIMA, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics**, v. 123, n. 3, p. 585-595, 1989.
- TAMURA, K.; STECHER, G.; PETERSON, D.; FILIPSKI, A.; KUMAR, S. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, n. 12, p. 2725-2729, 2013.
- TCHAICKA, L.; EIZIRIK, E.; OLIVEIRA, T. G.; CANDIDO JR, J. F.; FREITAS, T. R. O. Phylogeography and population history of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*). **Molecular Ecology**, v. 16: n. 4, p. 819-838, 2007.
- TEMPLETON, A. R. Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors. **Molecular Ecology**, v. 13, n. 4, p. 789-809, 2004.
- TEMPLETON, A. R. **Genética de populações e teoria microevolutiva**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2011. 705 pp.
- TEMPLETON, A. R.; BOERWINKLE, E.; SING, C. F. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. I. Basic theory and an analysis of alcohol dehydrogenase activity in *Drosophila*. **Genetics**, v. 117, n. 2, p. 343-351, 1987.
- TEMPLETON, A. R.; ROUTMAN, E.; PHILLIPS, C. A. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. **Genetics**, v. 140, n. 2, p. 767-782, 1995.
- THOMÉ, M. T. C.; ZAMUDIO, K. R.; GIOVANELLI, J. G. R.; HADDAD, C. F. B.; BALDISSERA, F. A.; ALEXANDRINO, J. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 55, n. 3, p. 1018-1031, 2010.
- THOMPSON, G. J.; HEBERT, P. D. N. Population genetic structure of the Neotropical termite *Nasutitermes nigriceps* (Isoptera: Termitidae). **Heredity**, v. 80, p. 48-55, 1998.

THORNE, B. L. Termite polygyny: the ecological dynamics of queen mutualism. In: HÖLLDOBLER, B.; LINDAUER, M. (Ed.). **Experimental behavioral ecology and sociobiology**. New York: Sinauer Associates, 1985, p. 325-342.

THORNE, B. L.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, K. Early fossil history of the termites. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. cap. 4, p. 77-93.

THORNE, B. L.; TRANIELLO, J. F. A.; BULMER, M.; ADAMS, E. S. Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera Rhinotermitidae): a review of the evidence from behavioral, ecological, and genetic studies. **Ethology Ecology and Evolution**, v. 11, n. 2, p. 149-169, 1999.

THORNE, J. L.; KISHINO, H.; PAINTER, I. S. Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. **Molecular Biology And Evolution**, v. 15, n. 12, p. 1647-1657, 1998.

TREVISAN, H.; MARQUES, F. M. T.; CARVALHO, A. G. Degradação natural de toras de cinco espécies florestais em dois ambientes. **Floresta**, v. 38, n. 1, p. 33-41, 2008.

TRIPODI, A.; AUSTIN, J.; SZALANSKI, A.; MCKERN, J.; CARROLL, M. K.; SARAN, R. K.; MESSENGER, M. T. Phylogeography of *Reticulitermes* termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in California inferred from mitochondrial DNA sequences. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 94, n. 4, p. 697-706, 2006.

UNTERGASSER, A.; NIJVEEN, H.; RAO, X.; BISSELING, T.; GEURTS, R.; LEUNISSEN, J. A. M. Primer3Plus, an enhanced web interface to Primer3. **Nucleic Acids Research**, v. 35, n. SUPPL.2, p. 71-74, 2007.

VANZOLINI, P. E.; WILLIAMS, E. E. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria: Iguanidae). **Arquivos de Zoologia**, v. 19, n. 1-2, p. 1-298, 1970.

VARGO, E. L. Hierarchical analysis of colony and population genetic structure of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. **Evolution**, v. 57, n. 12, p. 2805-2518, 2003.

VARGO, E. L.; CARLSON, J. R. Comparative study of breeding systems of sympatric subterranean termites (*Reticulitermes flavipes* and *R. hageni*) in Central North Carolina using two classes of molecular genetic markers. **Environmental Entomology**, v. 35, n. 1, p. 173-187, 2006.

VARGO, E. L.; HUSSENER, C. Biology of subterranean termites: insights from molecular studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. **Annual Review of Entomology**, v. 54, p. 379-403, 2009.

VARGO, E. L.; HUSSENER, C. Genetic structure of termite colonies and populations. In: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (Ed.). **Biology of termites: a modern synthesis**. Dordrecht: Springer, 2011. cap. 12, p. 321-347.



- VARGO, E. L.; HUSSENER, C.; GRACE, J. K. Colony and population genetic structure of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, in Japan. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 10, p. 2599-2608, 2003.
- VEERA SINGHAM, G.; OTHMAN, A. S.; LEE, C. Y. Phylogeography of the termite *Macrotermes gilvus* and insight into ancient dispersal corridors in Pleistocene Southeast Asia. **PLoS ONE**, v. 12, n. 11, p. 1-22, 2017.
- VELONÀ, A.; GHESINI, S.; LUCHETTI, A.; MARINI, M.; MANTOVANI, B. Starting from Crete, a phylogenetic re-analysis of the genus *Reticulitermes* in the Mediterranean area. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 56, n. 3, p. 1051-1058, 2010.
- WALLACE, A. R. On the monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society London**, v. 20, p. 107-110, 1852.
- WARE, J. L.; GRIMALDI, D. A.; ENGEL, M. S. The effects of fossil placement and calibration on divergence times and rates: an example from the termites (Insecta: Isoptera). **Arthropod Structure and Development**, v. 39, n. 2-3, p. 204-219, 2010.
- WEIR, B. S.; COCKERHAM, C. C. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. **Evolution**, v. 38, n. 6, p. 1358, 1984.
- WHITING, M. F. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. **Zoologica Scripta**, v. 31, n. 1, p. 93-104, 2002.
- WILEY, E.O. The evolutionary species concept reconsidered. **Systematic Zoology**, v. 27, n. 1, p. 17-26, 1978.
- WILFERT, L.; KAIB, M.; DURKA, W.; BRANDL, R. Differentiation between populations of a termite in eastern Africa: implications for biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 11, p. 1993-2000, 2006.
- WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Cambridge: Harvard University Press, 1971. X+548 pp.
- WRIGHT, S. **Evolution and the genetics of populations: variability within and among natural populations**. Chicago: The University of Chicago Press, 1978. 590 pp.
- XIA, X. DAMBE5: A comprehensive software package for data analysis in molecular biology and evolution. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, n. 7, p. 1720-1728, 2013.
- XIA, X.; LEMEY, P. Assessing substitution saturation with DAMBE. In: LEMEY, P.; SALEMI, M.; VANDAMME, A. (Ed.). **The phylogenetic handbook: a practical approach to DNA and protein phylogeny**. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. p. 615-630.
- XIA, X.; XIE, Z.; SALEMI, M.; CHEN, L.; WANG, Y. An index of substitution saturation and its application. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 26, n. 1, p. 1-7, 2003.
- XIONG, B.; KOCHER, T. D. Comparison of mitochondrial DNA sequences of seven morphospecies of black flies (Diptera: Simuliidae). **Genome**, v. 34, n. 2, p. 306-311, 1991.

YEAP, B-K.; OTHMAN, A. S.; LEE, C.-Y. Genetic analysis of population structure of *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae) in native and introduced populations. **Environmental Entomology**, v. 40, n. 2, p. 470-476, 2011.

YULE, G. U. A Mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis, F.R.S. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 213, n. 402-410, p. 21-87, 1925.