

# RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 18/02/2021.

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA CELULAR E MOLECULAR)**

---

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DO CUPIM NEOTROPICAL  
*Nasutitermes aquilinus* (ISOPTERA: TERMITIDAE)**

**Iago Bueno da Silva**

**IAGO BUENO DA SILVA**

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DO CUPIM NEOTROPICAL**

*Nasutitermes aquilinus* (ISOPTERA: TERMITIDAE)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Celular e Molecular.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Ana Maria Costa Leonardo

Coorientador: Prof. Dr. Ives Haifig

Rio Claro - SP

2019

S586e      **Silva, Iago Bueno**  
Estratégias reprodutivas do cupim Neotropical  
*Nasutitermes aquilinus* (Isoptera: Termitidae) / Iago  
Bueno Silva. -- Rio Claro, 2019  
70 p. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista  
(Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro  
Orientadora: Ana Maria Costa Leonardo  
Coorientador: Ives Haifig

1. reprodução. 2. Nasutitermitinae. 3. Neotênicos  
ergatoides. 4. marcadores microssatélites. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do  
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

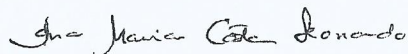
TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DO CUPIM NEOTROPICAL *Nasutitermes aquilinus* (ISOPTERA: TERMITIDAE)

**AUTOR: IAGO BUENO DA SILVA**

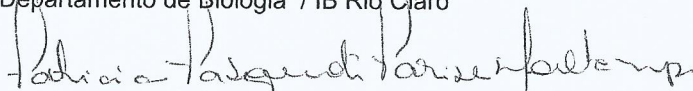
**ORIENTADORA: ANA MARIA COSTA LEONARDO**

**COORIENTADOR: IVES HAIFIG**

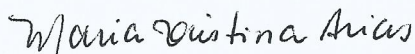
Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA CELULAR E MOLECULAR), pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. ANA MARIA COSTA LEONARDO  
Departamento de Biologia / IB Rio Claro



Profa. Dra. PATRICIA PASQUALI PARISE MALTEMPI  
Departamento de Biologia / IB Rio Claro



Profa. Dra. MARIA CRISTINA ARIAS  
Departamento de Genética e Biologia Evolutiva / Universidade de São Paulo

Rio Claro, 18 de fevereiro de 2019

À Nair, José, Bruna, Maryani e Makuta, dedico.

## **Agradecimentos**

Este trabalho não seria possível sem o apoio de inúmeras pessoas, fosse pela ajuda com métodos de laboratório ou através de simples conversas para aliviar a pressão.

Gostaria de agradecer a minha família, Nair, José e Bruna, por sempre me apoiarem em minhas decisões. Mesmo não tendo conhecimento sobre o mundo dos cupins, sempre reconheceram meu esforço estudando este grupo e também sua importância.

À Maryani, que desde 2013 acompanha meu amor pela pesquisa e pela ciência, sendo paciente e otimista nos momentos em que eu não era. Sem dúvida, sua parceria e todo o seu amor foram fundamentais, não só para que eu permanecesse forte diante das dificuldades, mas para o meu crescimento pessoal. Eu te amo.

À Ana Marcato, por ser um pilar na minha caminhada científica, sempre com sugestões e críticas construtivas, que sem dúvida me fizeram enxergar meu trabalho de outra forma. A área acadêmica precisa de mais pessoas como você!

Aos membros do Laboratório de Cupins, pela dedicação e compromisso, principalmente Van, Célia e Amanda, pela ajuda em campo e no laboratório.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Processo 2017/04525-1.

Ao GECEA (Grupo de Estudos de Citogenética e Evolução Animal) por ceder o laboratório para condução das análises genéticas, e aos colegas Murilo, Vanessa, Ana Beatriz, Carol, Luísa e Diogo, pela ajuda com os métodos, dicas e conversas.

À minha orientadora, Profa. Ana Maria Costa Leonardo, por ser incansável no ensino da biologia de cupins, contagiando outras pessoas com o seu amor pela ciência. Obrigado pelos conselhos e pela dedicação durante todos estes anos.

Ao meu coorientador, Prof. Ives, por toda a ajuda na coleta e análise de dados, além do conhecimento transferido durante coletas de campo, laboratório e congressos.

A todos os funcionários com os quais convivi nestes dois anos, por um simples “bom dia” até os conselhos mais valiosos.

## Resumo

Estudos recentes têm sugerido um novo panorama para a reprodução dos cupins, embora existam muitas lacunas, principalmente em relação aos cupins neotropicais da família Termitidae. O aparecimento de reprodutores neotênicos em algumas espécies de Isoptera já está bem documentado, mas a contribuição para a dinâmica da colônia dos reprodutores neotênicos ergatoides, derivados de operários, permanece desconhecida. *Nasutitermes aquilinus*, espécie abordada na presente pesquisa, é um cupim Neotropical que comumente apresenta reprodutores neotênicos ergatoides. Contudo, os estudos disponíveis na literatura se limitam a descrições morfológicas destes reprodutores. Assim, a presente pesquisa teve por objetivo avaliar a estrutura reprodutiva e genética de *N. aquilinus* envolvendo reprodutores ergatoides, utilizando marcadores de microssatélites e mitocondriais. Além disso, análises morfológicas e histológicas foram utilizadas para avaliar as características imaginais, o grau de maturação do sistema reprodutor, tipo de corpo gorduroso e presença de espermatozoides nas espermatecas das fêmeas ergatoides amostradas nos ninhos. Cinco marcadores microssatélites foram utilizados para genotipar 258 indivíduos provenientes de 11 ninhos, incluindo 43 fêmeas ergatoides. O gene mitocondrial COI foi sequenciado em todas as fêmeas ergatoides para determinar a linhagem materna nas colônias onde estas fêmeas neotênicas estavam presentes. As fêmeas ergatoides apresentaram diferentes graus de fisogastria e algumas características imaginais. As análises histológicas do abdome destas fêmeas mostraram ovócitos em diferentes estágios de desenvolvimento, incluindo estágios vitelogênicos terminais, além de corpo gorduroso real e espermatozoides no lúmen da espermateca. De acordo com as análises moleculares, oito colônias de *N. aquilinus* foram classificadas como famílias simples, com quantidade de alelos e genótipos compatíveis com a monogamia. Os ninhos N2, N6 (ambos com presença de ergatoides) e N3 (com ausência de ergatoides) apresentaram genótipos inconsistentes para endogamia, possibilitando a ocorrência de famílias estendidas. Pelo fato de somente quatro alelos serem identificados por ninho, a ocorrência de famílias mistas, a qual inclui reprodutores não aparentados, foi suprimida para *N. aquilinus*. No entanto, a baixa diversidade de alelos pode ter mascarado a ocorrência destas famílias. Os índices de diversidade genética ( $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{ST}$ ) apontaram baixa endogamia e diversidade genética moderada, mesmo com a possível formação de famílias estendidas (N2, N3, N6), as quais tendem a perder diversidade genética em decorrência da reprodução entre aparentados. Sendo assim, fêmeas neotênicas ergatoides possivelmente estão atuando em ciclos simples de endogamia nestas colônias, de modo que a diversidade genética e taxa de endogamia não se iguale àquelas observadas normalmente em



famílias estendidas. Na colônia N11, mesmo com as fêmeas ergatoides apresentando espermatozoides na espermateca e ovócitos vitelogênicos terminais, os genótipos indicaram reprodução envolvendo somente um casal de reprodutores, sugerindo que estas fêmeas estão em estágios iniciais de oviposição ou que a amostragem de castas não contemplou os descendentes destas fêmeas.

**Palavras-chave:** genotipagem, marcadores de microssatélites, mtDNA, maturação reprodutiva, Nasutitermitinae, neotênicos ergatoides, reprodução, ovócitos.

## Abstract

Recent investigations have shown a new perspective concerning the termite reproduction, although many questions remain answered, principally in the Neotropical representatives of the family Termitidae. The development of neotenic reproductives in some species within Isoptera is well established, but the development and reproductive contribution of the ergatoid neotronics, which differentiate from workers, are still unknown. *Nasutitermes aquilinus*, a Neotropical species investigated in the present study, usually develops ergatoid reproductives after the death of the royal couple. However, previous investigations available for *N. aquilinus* are limited to morphological descriptions of these reproductives. Thus, the objective of the present study was to investigate the reproductive and genetic structure involving ergatoid reproductives in *N. aquilinus*, using microsatellite and mitochondrial markers. Additionally, morphological and histological analyses were performed to evaluate the presence of imaginal characteristics, maturation of the reproductive organs, type of fat body, and presence of spermatozoa inside the spermatheca of the ergatoid females. In total, 258 individuals from 11 nests, including 43 ergatoid females, were genotyped using five microsatellite loci. The mitochondrial gene COI was sequenced in all the ergatoid neotronics, aiming to identify the matriline present in the colonies. The ergatoid females presented different physogastry rate and some imaginal traits. Histological sections of the abdomen of ergatoid females showed oocytes in different stages, including terminal vitellogenic oocytes, along with spherical and aflagellate spermatozoa inside the spermatheca. According to the molecular analyses, nine colonies of *N. aquilinus* were classified into simple families, with alleles and genotypes consistent with monogamy. The nests N2, N6 (both with sampled ergatoids) and N3 (with ergatoids absent) presented genotypes inconsistent with a single pair of reproductives, thus these colonies were classified as possible extended families. Mixed families, which present unrelated reproductives, were not identified for *N. aquilinus*, due the presence of no more than four alleles per nest. However, the low allele diversity may have obfuscated the occurrence of mixed families. The  $F$ -statistics ( $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{ST}$ ) pointed a low inbreeding rate and high genetic diversity, even in colonies classified as possible extended families (N2, N3 and N6), which generally suffer the loss of genetic diversity due a reproductive system involving related individuals. Therefore, it is possible that those colonies present simple cycles of inbreeding, and the genetic diversity and endogamy rate do not follow the values usually observed in extended families. In the colonies N11, the genotypes indicated a breeding system involving only a pair of reproductives, although ergatoid females from these nests presented spermatozoa in the spermatheca and terminal vitellogenic oocytes. In this case,

it is suggested that the ergatoid females from this nest have just started their first oviposition cycle, or their offspring was not genotyped in our genetic analyses.

**Keywords:** genotyping, microsatellite markers, mtDNA, reproductive maturation, Nasutitermitinae, ergatoid neotenic, reproduction, oocytes.

# Sumário

1. Introdução geral .....	10
1.1. Composição do ninho .....	10
1.2. Diferenciação das castas .....	11
2. Revisão bibliográfica .....	14
2.1. Estrutura reprodutiva em Termitidae .....	17
2.2. O gênero <i>Nasutitermes</i> .....	19
2.3. Estratégias reprodutivas em <i>Nasutitermes</i> .....	20
2.4. Poliginia primária e reprodução secundária em <i>Nasutitermes</i> spp .....	21
2.5. Impacto genético dos reprodutores secundários .....	23
2.6. Mecanismos reprodutivos e potencial praga em <i>Nasutitermes</i> spp .....	24
2.7. A espécie <i>Nasutitermes aquilinus</i> .....	26
3. Objetivos gerais.....	28
4. Material e métodos .....	29
4.1. Cupins .....	29
4.2. Morfologia e morfometria dos reprodutores .....	30
4.3. Histologia .....	31
4.4. Análises genéticas .....	31
4.4.1. Seleção de primers .....	31
4.4.2. Amplificação por PCR.....	32
4.4.3. Genotipagem.....	33
4.4.4. Sequenciamento e identificação de haplótipos mitocondriais .....	33
5. Resultados .....	34
5.1. Morfologia externa e morfometria dos reprodutores .....	34
5.2. Histologia.....	36
5.3. Genotipagem.....	40
5.4. Sequenciamento e identificação de haplótipos mitocondriais .....	41
6. Discussão .....	42
7. Considerações gerais.....	46
8. Referências.....	47
9. Anexos .....	59

## 1. Introdução geral

Os cupins são insetos eussociais da ordem Blattaria, infraordem Isoptera (INWARD et al., 2007; KRISHNA et al., 2013). A eussocialidade é atribuída a estes insetos, pois em suas colônias ocorre divisão reprodutiva de tarefas, cuidado cooperativo com a prole e sobreposição de gerações (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). No passado, os cupins eram classificados como uma ordem a parte e, atualmente, estão incluídos na mesma ordem das baratas, resultado de abordagens filogenéticas, moleculares e morfológicas, as quais apontaram estes insetos como sendo grupo irmão do gênero de baratas *Cryptocercus* (NALEPA; LENZ, 2000; LO et al., 2000; INWARD et al., 2007). Segundo Inward et al (2007), os cupins evoluíram de baratas onívoras ancestrais, as quais eram diploides e apresentavam ootecas para proteger os ovos contra dessecação. É sugerido que a evolução da eussocialidade nos cupins influenciou na perda da ooteca, uma vez que a construção de ninhos propiciava um ambiente com clima controlado. Além disso, a formação de sociedades permanentes pode ter conduzida à evolução das castas estéreis (operários e soldados) em resposta a necessidade de busca por alimento, cuidado aloparental da prole e defesa da colônia (HIGASHI et al., 2000).

Os Isoptera abrangem nove famílias (Mastotermitidae, Hodotermitidae, Archotermopsidae, Stolotermitidae, Kalotermitidae, Stylotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae), sendo as quatro últimas incluídas no clado Neoisoptera (ENGEL et al., 2009). A família Termitidae possui radiação mais recente, compreendendo aproximadamente 85% dos gêneros e 70% das espécies de cupins (OHKUMA et al., 2004; ENGEL et al., 2009). Admite-se que Termitidae surgiu na África durante o Eoceno, há 54 milhões de anos, atingindo outras regiões do planeta por meio de pelo menos 24 eventos de dispersão (BOURGUIGNON et al., 2014; 2017). Os Termitidae estão distribuídos em oito subfamílias, das quais quatro estão presentes na região Neotropical, incluindo no Brasil: Termitinae, Apicotermitinae, Nasutitermitinae e Syntermitinae. Na subfamília Nasutitermitinae estão incluídos os cupins do gênero *Nasutitermes*, com um total de 76 espécies neotropicais (CONSTANTINO, 2018).

### 1.1. Composição do ninho

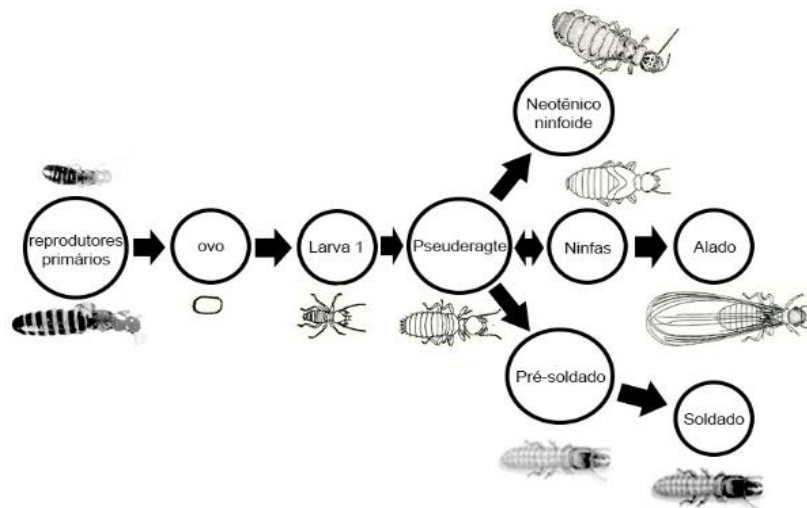
Uma colônia de cupins possui diferentes castas, as quais atuam de forma coordenada nas mais variadas tarefas. As *larvas* e *ninfas* são os indivíduos imaturos da colônia, os quais se diferenciam em indivíduos da linhagem áptera ou reprodutiva. As *ninfas* apresentam brotos

alares e se originam de larvas ápteras, sendo que sofrem sucessivas mudas até atingirem o estado de imago na linhagem reprodutiva. Em cada muda, ocorre uma diferenciação gradual de característica imaginiais, como surgimento de asas, olhos e órgãos reprodutores. Além dos indivíduos imaturos, na colônia de cupins existem indivíduos estéreis e férteis, estes últimos responsáveis pela reprodução. Os *operários* constituem uma casta estéril e áptera, responsável pela construção e manutenção do ninho, além do forrageamento e alimentação de castas dependentes. Famílias mais basais não possuem operários e sim falsos operários (“pseudergates”) (Fig. 1), que constituem uma casta totipotente, com capacidade de se diferenciar em indivíduos reprodutores, dependendo das condições ambientais do ninho. Os *soldados* também são ápteros e estéreis, sendo responsáveis pela defesa da colônia, já que possuem adaptações morfológicas e fisiológicas para tal função. Já os *reprodutores* alados ou imagos são aqueles indivíduos que iniciam uma colônia, e depois de estabelecida, como fundadores do ninho, são conhecidos como reprodutores primários. Contudo, os que substituem os primários em uma eventual morte, são denominados reprodutores secundários (WILSON, 1971). Estes reprodutores secundários podem se originar de operários (ergatoides), ninfas (ninfoides) ou de reprodutores alados (adultoides), sendo as duas primeiras formas denominadas neotênicas (MYLES, 1999). Portanto, um reprodutor neotênico é um indivíduo que amadurece o aparelho reprodutor sem alcançar a idade adulta (NOIROT, 1989). Em casos excepcionais, e somente em cupins basais, podem aparecer soldados neotênicos (JOHNSON et al., 2011). Diferente dos Hymenoptera, os cupins são insetos hemimetábolos e possuem colônias bissexuais (NOIROT, 1989; MATSUURA, 2010). Sendo assim, estágios imaturos e de ambos os sexos são capazes de executar diferentes tarefas na colônia, incluindo as reprodutivas, por meio da diferenciação de reprodutores neotênicos (NOIROT, 1989).

## 1.2. Diferenciação das castas

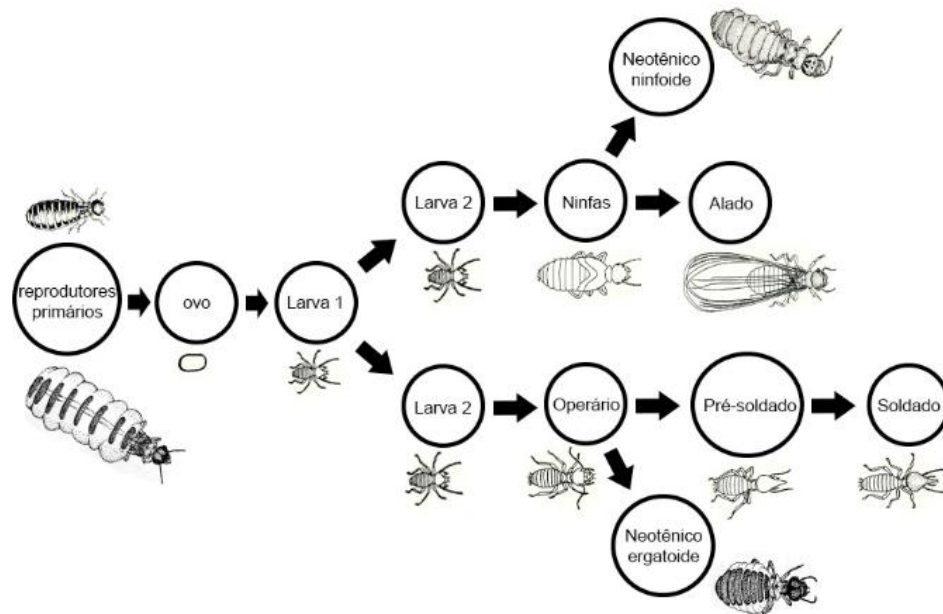
O desenvolvimento das castas em cupins pode ocorrer de duas formas: diferenciação linear e bifurcada. Na diferenciação linear (Fig. 1), existe uma casta totipotente, que é denominada falso operário (“pseudergate”). Esta casta pode sofrer mudas estacionárias ou se diferenciar em ninfas, as quais continuam sofrendo mudas até se tornarem alados, ou estas ninfas podem sofrer mudas regressivas, voltando ao estágio de pseudergate (ROISIN; KORB, 2010). Assim, o desenvolvimento de castas em espécies que adotam a diferenciação linear é plástico e uma muda irreversível ocorre somente em estágios tardios do desenvolvimento. Os fatores que determinam o tipo de diferenciação em falsos operários (“pseudergates”) são principalmente ambientais, tais como temperatura, oferta de alimento, ações de feromônios e

interações sociais com companheiros do ninho (NOIROT; BORDEREAU, 1991; WATANABE et al., 2014). A alteração na síntese de hormônio juvenil (JH) é um dos principais responsáveis pela diferenciação de castas em insetos sociais e desempenha grande influência nas diferentes transformações sofridas por pseudergates em cupins (CORNETTE et al., 2008).



**Figura 1.** Padrão de desenvolvimento linear de castas. A larva se diferencia em um instar larval tardio, conhecido como pseudergate. Este indivíduo é totipotente, podendo se diferenciar em outras castas ou sofrer mudas estacionárias (Adaptado de GRASSÉ, 1982).

A segunda forma de desenvolvimento consiste na diferenciação “bifurcada” (Fig. 2), onde ocorre separação precoce e irreversível entre as linhagens áptera e reprodutiva (ROISIN, 2000; HARTKE; BAER, 2011). Aproximadamente 80% das espécies de cupins apresentam desenvolvimento de castas bifurcado, sendo que a grande maioria da prole sofre uma muda irreversível para a linhagem áptera e estéril, compondo os operários verdadeiros e os soldados (ROISIN, 2000; HAYASHI et al., 2007). Em contrapartida, uma parte menor da prole se diferencia na linhagem reprodutiva, a qual também é irreversível e caracterizada pelo desenvolvimento gradual de asas, olhos e órgãos reprodutores (MAEKAWA et al., 2008). O padrão bifurcado de desenvolvimento e, conseqüentemente, o surgimento de operários verdadeiros aparece como uma condição derivada em cupins, não ocorrendo em espécies do gênero *Prorhinotermes* (Rhinotermitidae) e nas famílias Kalotermitidae, Termopsidae e Serritermitidae, onde existem falsos operários (BOURGUIGNON et al., 2009; ROISIN; KORB, 2010, BARBOSA; CONSTANTINO, 2017). Na família Termitidae, os operários sempre se diferenciam após dois estágios larvais, exceto na subfamília Macrotermitinae, onde os operários são precedidos de três instares larvais (MILLER, 1969).



**Figura 2.** Padrão de desenvolvimento bifurcado de castas. A linhagem reprodutiva (ninfas e alados) e a áptera (operários e soldados) se diferenciam de modo irreversível e precoce. Os operários são verdadeiros, podendo sofrer muda terminal para uma casta de defesa ou para um reprodutor neotênico ergatoide (Adaptado de GRASSÉ, 1982).

De acordo com a origem, quantidade e o parentesco dos reprodutores em uma colônia, as sociedades de cupins podem ser classificadas como famílias simples, nas quais todos os indivíduos são filhos de um único casal real; famílias estendidas, em que todos os indivíduos descendem de reprodutores secundários aparentados; e famílias mistas, com múltiplos reprodutores não aparentados envolvidos nas tarefas reprodutivas (VARGO; HUSSENER, 2010). Uma vez que colônias possuem sinais específicos, facilitando o reconhecimento de companheiros de ninhos e intrusos, os custos e benefícios da fusão de colônias têm sido investigada em diferentes insetos sociais (KRONAUER et al., 2010; KORB; ROUX, 2012). O sucesso na fusão de colônias pode estar associado à baixa diversidade genética decorrente de eventos como os “gargalos de garrafa”, os quais reduzem a discriminação entre companheiros de ninho e indivíduos oriundos de outras colônias (GARCIA et al., 2003). No entanto, a fusão de colônias com alta diversidade genética também tem sido observada, indicando que outros mecanismos estão associados à tolerância entre indivíduos de ninhos diferentes (ADAMS et al., 2007; LUCHETTI et al., 2013).



## 7. Considerações gerais

- As análises histológicas do abdômen de fêmeas ergatoides de *N. aquilinus* com diferentes graus de fisogastría mostraram desenvolvimento do aparelho reprodutor, com ovócitos em todos os estágios de ovogênese, incluindo estágios terminais, onde a deposição de vitelo atinge as maiores proporções.

- Fêmeas neotênicas ergatoides apresentam espermatozoides no lúmen da espermateca, fato que corrobora a ocorrência de reprodutores machos nas colônias. Além disso, estas fêmeas possuem corpo gorduroso real, característicos de rainhas, diferente do corpo gorduroso normal presente em outras castas, o qual é rico em lipídios.

- As análises genéticas conduzidas no presente estudo mostraram que *N. aquilinus* pode formar famílias simples ou estendidas. No entanto, a baixa diversidade de alelos e as poucas alterações no gene COI precisam ser destacadas, pois podem ter mascarado a formação de famílias mistas.

- A ausência de genótipos associados a família estendida na colônia N11 de *N. aquilinus* mostra que as fêmeas ergatoides presentes nessa colônia poderiam estar em estágios iniciais de oviposição, ou que a prole proveniente destas não foi amostrada. Baseado nos genótipos das amostras e no índice de parentesco ( $r = 0.496 \pm 0.080$ ), é possível concluir que as fêmeas ergatoides eram irmãs das castas estéreis analisadas.

- As colônias N2, N3 e N6 apresentaram estrutura genética semelhante ao de famílias estendidas. Porém, a diversidade genética manteve-se moderada entre as amostras, enquanto o índice de endogamia permaneceu baixo. A baixa diversidade de alelos entre as colônias pode ter mascarado a formação de famílias mistas, de modo que este cenário deve ser considerado em futuras análises conduzidas com *N. aquilinus*.

- Os resultados sugerem que reprodutores ergatoides de *N. aquilinus* não exercem influência no desenvolvimento de ninfas, considerando a ocorrência de ninfas tanto em ninhos com múltiplas fêmeas ergatoides quanto naqueles onde somente um casal atuava na reprodução.

## 8. Referências

- ABREU, S.; SILVA, K.E.S. Resistência natural de dez espécies madeireiras da Amazônia ao ataque de *Nasutitermes macrocephalus* (Silvestri) e *N. surinamensis* (Holmgren) (Isoptera: Termitidae). **Revista Árvore**, v. 24, n. 2, p. 229-234, 2000.
- ACDA, M.N. Geographical distribution of subterranean termites (Isoptera) in economically important regions of Luzon, Philippines. **The Philippine Agricultural Scientist**, v. 96, n.2, p. 205-209, 2013.
- ADAMS, E.S.; LEVINGS, S.C. Territory size and population limits in mangrove termites. **The Journal of Animal Ecology**, v. 56, n. 3, p. 1069-1081, 1987.
- 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.
- ALVAREZ, S. Potential economic costs of invasive structural pests: conehead termites, *Nasutitermes corniger*, in Florida. **Journal of Environmental Planning and Management**, v. 59, n. 12, p. 2145-2162, 2016.
- ALDRICH, B. T.; KAMBHAMPATI, S. Population structure and colony composition of two *Zootermopsis nevadensis* subspecies. **Nature**, v. 99, n. 4, p. 443–451, 2007.
- ANDREWS, E.A. Observations on termites of Jamaica. **Journal of Animal Behavior**, v. 1, p. 193-228, 1911.
- 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, 1997a.
- ATKINSON, L.; ADAMS, E.S. Double-strand conformation polymorphism (DSCP) analysis of the mitochondrial control region generates highly variable markers for population studies in a social insect. **Insect Molecular Biology**, v. 6, n. 4, p. 369- 376, 1997b.
- ATKINSON, L.; ADAMS, E.S.; CROZIER, R.H. Microsatellite markers for the polygamous termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae). **Molecular Ecology Resources**, v. 7, n. 2, p. 299-301, 2007.
- ATKINSON, L.; TESCHENDORF, G.; ADAMS, E.S. Lack of evidence for nepotism by workers tending queens of the polygynous termite *Nasutitermes corniger*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 62, n. 5, p. 805-812, 2008.
- BANDEIRA, A.G.; GOMES, J.I.; LISBOA, P.L.B.; SOUZA, P.C.S. Insetos pragas de madeiras de edificações em Belém-Para. **Embrapa Amazônia Oriental-Séries anteriores**, p. 1-25, 1989.

BANDEIRA, A.G. Danos causados por cupins na Amazônia. In: FONTES, L.R.; BERTI-FILHO, E. (Org.). **Cupins: O desafio do conhecimento**. Piracicaba: FEALQ, p. 87–98, 1998.

BARBOSA, J.R.C.; MOURA, F.M.D.S.; BANDEIRA, A.G.; VASCONCELLOS, A. Caste differentiation pathways in the neotropical termite *Armitermes holmgreni* (Isoptera: Termitidae). **Zoological Science**, v. 2, n. 11, p. 738-742, 2012.

BARBOSA, J. R. C.; CONSTANTINO, R. Polymorphism in the neotropical termite *Serritermes serrifer*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 163, p. 1, p.43-50, 2017.

BATHELLIER, J. Contribution à l'étude systématique et biologie des termites de l'Indochine. **Faune des Colonies Francaises**, v. 1, p. 121-365, 1927.

BOURGUIGNON, T.; ŠOBOTNÍK, J.; HANUS, R.; ROISIN, Y. Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. **Evolution & development**, v. 11, n.6, p. 659-668, 2009.

BOURGUIGNON, T.; LO, N.; CAMERON, S.L.; ŠOBOTNÍK, J.; HAYASHI, Y.; SHIGENOBU, S.; WATANABE, S.; 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, 2014.

BOURGUIGNON, T.; ŠOBOTNÍK, J.; DAHLSJÖ, C.A.L.; ROISIN, Y. The soldierless Apicotermatinae: insights into a poorly known and ecologically dominant tropical taxon. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 1, p. 39-50, 2016.

BOURGUIGNON, T.; LO, N.; ŠOBOTNÍK, J.; HO, S.Y.; IQBAL, N.; COISSAC, E.; LEE, M.; JENDRYKA, M.M.; SILLAM-DUSSÈS, 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.

BRIGHTSMITH, D.J. Use of arboreal termitaria by nesting birds in the Peruvian Amazon. **The Condor**, v. 102, n. 3, p. 529-538, 2000.

BULMER, M.S.; ADAMS, E.S.; TRANIELLO, J.F.A. Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 49, p. 236-243, 2001.

CARVALHO, T.M.; CARVALHO, C.M. Interrelation of geomorphology and fauna of Lavrado region in Roraima, Brazil-suggestions for future studies. **Quaternary Science Journal**, v. 61, n. 2, p. 146–155, 2012.

CHOUVENC, T.; SU, N.Y. Irreversible transfer of brood care duties and insights into the burden of caregiving in incipient subterranean termite colonies. **Ecological entomology**, v. 42, n. 6, p. 777-784, 2017.

CONSTANTINO, R. Notes on the type-species and synonymy of the genus *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 40, n. 3, p. 533-538, 2002a.

- CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal of Applied Entomology**, v. 126, n. 7- 8, p. 355-365, 2002b.
- CONSTANTINO, R. **Online Termite Database**. Disponível em: <<http://164.41.140.9/catal/>>. Acesso em 15 nov 2018.
- CORNETTE, R.; GOTOH, H.; KOSHIKAWA, S; MIURA, T. Juvenile hormone titers and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termopsidae). **Journal of Insect Physiology**, v. 54, n. 6, p. 922-930, 2008.
- COSARINSKY, M. I. Comparative micromorphology of arboreal and terrestrial carton nests of the neotropical termite *Nasutitermes aquilinus* (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 45, p. 839-852, 2005.
- COSTA-LEONARDO, A.M.; SOARES, H.X.; BARSOTTI, R.C. Response to orphaning in two Neotropical termites: *Armitermes euamignathus* and *Embiratermes festivellus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 88, n. 2, p. 109-114, 1998.
- COSTA-LEONARDO, A.M.; BARSOTTI, R.C.; SOARES, H.X. Morphology of the nymphoid replacement reproductives in the neotropical termite *Silvestritermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Journal of Morphology**, v. 239, n. 2, p. 131-141, 1999.
- CUNHA, H.F.D.; BRANDÃO, D. Multiple reproductives in nests of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 46, n. 1, p. 21-24, 2002.
- DECHMANN, D.K.; SANTANA, S.E.; DUMONT, E.R. Roost making in bats—adaptations for excavating active termite nests. **Journal of Mammalogy**, v. 90, n. 6, p. 1461- 1468, 2009.
- 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, p. 778-790, 2016.
- DEHEER, C. J.; VARGO, E. L. Strong mitochondrial DNA similarity but low relatedness at microsatellite loci among families within fused colonies of the termite *Reticulitermes flavipes*. **Insectes Sociaux**, v. 55, n. 2, p. 190-199, 2008.
- DRONNET, S.; CHAPUISAT, M.; VARGO, E. L.; LOHOU, C.; BAGNÈRES, A. G. Genetic analysis of the breeding system of an invasive subterranean termite, *Reticulitermes santonensis*, in urban and natural habitats. **Molecular Ecology**, v. 14, p.1311–1320, 2005.
- DYTHAM, C.; TRAVIS, J. Evolving dispersal and age at death. **Oikos**, v. 113, n. 3, p. 530-538, 2006.

- ELLIOT, K. L.; STAY, B. Changes in juvenile hormone synthesis in the termite *Reticulitermes flavipes* during development of soldiers and neotenic reproductives from groups of isolated workers. **Journal of insect physiology**, v. 54, n. 2, p.492-500, 2008.
- ENGEL, M.S.; GRIMALDI, D.A.; KRISHNA, K. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. **American Museum Novitates**, p. 1-27, 2009.
- EVANS, T.A. Invasive termites. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (Org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. London: Kluwer Academic, Springer, Dordrecht, p. 519-562, 2010.
- FONTES, L.R. *Atlantitermes*, novo genero de cupim, com duas novas especies do Brasil (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 23, p. 219-227, 1979.
- FONTES, L.R.; MILANO, S. Termites as an urban problem in South America. **Sociobiology**, v. 40, n.1, p. 103-152, 2002.
- FOUGEYROLLAS, R. DOLEJŠOVA, K.; SILLAM-DUSSÈS, D.; ROY, V.; POTEAUX, C.; HANUS, R.; ROISIN, Y. Asexual queen succession in the higher termite *Embiratermes neotenicus*. **Proceedings Royal Society B**, v. 282: 20150260, 2015.
- FOUGEYROLLAS, R.; KRIVANÉK, J.; ROY, V.; DOLEJŠOVA, K.; FRECHAULT, S.; ROISIN, S.; HANUS, R.; SILLAM-DUSSÈS, D. Asexual queen succession mediates an accelerated colony life cycle in the termite *Silvestritermes minutus*. **Molecular Biology**, 2017. doi: 10.1111/mec.14095.
- FOURNIER, D.; HELLEMANS, S.; HANUS, R.; ROISIN, Y. asexual reproduction and genetic diversity of populations in the humivorous termite *Cavitermes tuberosus*. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 283, n. 1832: 20160196, 2016.
- GARCIA, J.; MAEKAWA, K.; MIURA, T.; CONSTANTINO, R.; MATSUMOTO, T. Genetic distance between nests and population genetic diversity of *Nasutitermes nigriceps* and *N. corniger* (Isoptera: Termitidae) in Guatemala using AFLP markers. **Sociobiology**, v. 56, p. 70-83, 2003.
- GAY, F.J.; CALAB, J.H. Termites of the Australian region. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. (Org.). **Biology of Termites**. New York: Academic Press, 1970. p. 393-448.
- GOODISMAN, M.A.; CROZIER, R.H. Population and colony genetic structure of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. **Evolution**, v. 56, n.1, p. 70-83, 2002.
- GOUDET, J. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices, 2001.2
- GRANDI, G.; BARBIERI, R.; COLOMBO, G. Oogenesis in *Kaloterme flavicollis* (Fabr.) (Isoptera: Kalotermitidae). I. Differentiation and maturation of oocytes in female supplementary reproductives. **Italian Journal of Zoology**, v. 55, p. 103-122, 1988

- GRASSÉ, P. P. Termitologia, vol. I. **Anatomie, physiologie, reproduction des termites**, 1982.
- HAIFIG, I.; COSTA-LEONARDO, A.M. Caste differentiation pathways in the Neotropical termite *Silvestritermes euamignathus* (Isoptera: Termitidae). **Entomological Science**, v. 19, n. 3, p. 174-179, 2016.
- HAIFIG, I.; VARGO, E.L.; LABADIE, P.; COSTA-LEONARDO, A.M. Unrelated secondary reproductives in the neotropical termite *Silvestritermes euamignathus* (Isoptera: Termitidae). **The Science of Nature**, v. 103, n. 1-2, p. 2-8, 2016.
- HACKER, M.; KAIB, M.; BAGINE, R.K.N.; EPPLER, J.T.; BRANDL, R. Unrelated queens coexist in colonies of the termite *Macrotermes michaelseni*. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 5, p. 1527- 1532, 2005.
- HAN; BORDEREAU. Ultrastructure of the fat body of the reproductives in higher termites. **Journal of Morphology**, v. 172, n. 3, p. 313-322, 1982.
- HARTKE, T. R.; BAER, B. The mating biology of termites: a comparative review. **Animal Behaviour**, v. 82, n. 5, p. 927-936, 2011.
- HARTKE, T.R.; ROSENGAUS, R.B. Costs of pleometrosis in a polygamous termite. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 280, n. 1756: 20122563, 2013.
- HAYASHI, Y.; LO, N.; MIYATA, H.; KITADE, O. Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. **Science**, v. 318, n. 5852, p. 985-987, 2007.
- HELLEMANS, S.; FOURNIER, D.; HANUS, R.; ROISIN, Y. Investigating key traits for AQS emergence in Termitinae. In: **Proceedings of the 6th European Meeting of the International Union for the Study of Social Insects**, 8–11 August 2016. p. 67 (University of Helsinki: Helsinki, Finland), 2016.
- HELLEMANS, S.; FOURNIER, D.; HANUS, R.; ROISIN. Secondary queens in the parthenogenetic termite *Cavitermes tuberosus* develop through a transitional helper stage. **Evolution & Development**, v. 19, n. 6, p.253-262, 2017.
- HEINZE, J.; SCHREMPF, A. 2008. Aging and reproduction in social insects – A mini review. *Gerontology*, 54: 160-167.
- HIGASHI, M.; Yamamura, N.; ABE, T. Theories on the sociality of termites. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (eds.), **Termites: Evolution, sociality, symbioses, ecology**. p. 169-187. Dordrecht: Springer, 2000.
- HILL, G.F. Termites (Isoptera) from the Australian region. **Council for Scientific and Industrial Research Organisation**, Melbourne, 1942.
- HOLMGREN, N. Termites from British India (near Bombay, in Gujarat and Bangalore) collected by De. J. ASSMUTH, S.J. **Journal of the Bombay Natural History Society**, v. 22, p. 107-117, 1913.

- 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. e69070, 2013.
- HUSSENER, C.; POWELL, J. E.; GRACE, J. K.; VARGO, E. L.; MATSUURA, K. Worker size in the Formosan subterranean termite in relation to colony breeding structure as inferred from molecular markers. **Environmental entomology**, v.37, n. 2, p. 400-408, 2008.
- INWARD, D.; BECCALONI, G. 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.
- JOHNSON, S.E.; BREISCH, N.L.; MOMEN, B.; THORNE, B.L. Morphology and gonad development of normal soldiers and reproductive soldiers of the termite *Zootermopsis nevadensis nevadensis* (Isoptera, Archotermopsidae). **ZooKeys**, v. 148, p. 15-30, 2011.
- KEMNER, N.A. Systematische und biologische Studien über die Termiten Javas und Celebes'. **Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar**, v. 13, p. 41–241, 1934.
- KITADE, O.; HOSHI, M.; ODAIRA, S.; ASANO, A.; SHIMIZU, M.; HAYASHI, Y.; LO, N. Evidence for genetically influenced caste determination in phylogenetically diverse species of the termite genus *Reticulitermes*. **Biology Letters**, v. 7, p. 257-260, 2011.
- KORB, J.; ROUX, E.A. Why join a neighbour: fitness consequences of colony fusions in termites. **Journal of evolutionary biology**, v. 25, n. 11, 2161-2170, 2012.
- 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. 377, p. 1- 2704, 2013.
- KRONAUER, D.J.; SCHÖNING, C; D'ETTORRE, P.; BOOMSMA, J. J. Colony fusion and worker reproduction after queen loss in army ants. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 277, p. 755-763, 2010.
- LAFFONT, E. R. Nest Architecture, Colony Composition and Feeding Substrates of *Nasutitermes coxipoensis* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in Subtropical Biomes of Northeastern Argentina. **Sociobiology**, v. 59, n. 4, p. 1297-1313, 2014.
- LEFEUVE, P. Replacement queens in the neotropical termite *Nasutitermes coxipoensis*. **Insectes sociaux**, v. 34, n. 1, p. 10-19, 1987.
- LENIAUD, L.; DEDEINE, F.; PICHON, A.; DUPONT, S.; BAGNÈRES, A. G. Geographical distribution, genetic diversity and social organization of a new European termite, *Reticulitermes urbis* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Biological invasions**, v. 12, n. 5, p. 1389-1402, 2010.
- LIMA, J. T.; VARGO, E. L.; COSTA-LEONARDO, A. M. Desenvolvimento de marcadores microsatélites para análises genéticas em *Velocitermes heteropterus* (Isoptera: Termitidae). **Resumo do I Workshop sobre Insetos Sociais**, Ribeirão Preto, SP., 2013.

- LISBOA, J.T.; COUTO, E.D.C.G.; SANTOS, P.P.; DELABIE, J.H.C.; ARAUJO, P.B. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) in termite nests (Blattodea: Termitidae) in a cocoa plantation in Brazil. **Biota Neotropica**, v. 13, n. 3, p. 393-397, 2013.
- 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, p. 801–804, 2000.
- LUCHETTI, A.; VELONÀ, A.; MUELLER, M.; MANTOVANI, B. Breeding system and reproductive strategies in Italian *Reticulitermes* colonies (Isoptera: Rhinotermitidae). **Insectes Sociaux**, v. 60, n. 2, p. 203-211, 2013.
- MAEKAWA, K.; MIZUNO, S.; KOSHIKAWA, S.; MIURA, T. Compound eye development during caste differentiation in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Zoological Science**, v. 25, n. 7, p. 699-705, 2008.
- MARTIUS, C. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. **Pedobiology**, v. 38, p. 407-428, 1994.
- MATSUURA, K. Sexual and asexual reproduction in termites. In: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (eds.) **Biology of termites: a modern synthesis**. Dordrecht: Springer, p. 255-277, 2010.
- MATSUURA, K. Evolution of the asexual queen succession system and its underlying mechanisms in termites. **Journal of Experimental Biology**, v. 220, n.1, p. 63-72, 2017.
- MATSUURA, K.; NISHIDA, T. Colony fusion in a termite: What makes the society "open"? **Insectes Sociaux**, v. 48, n. 4, p. 378-383, 2001.
- MATSUURA, K.; VARGO, E. L.; KAWATSU, K.; LABADIE, P.; NAKANO, H.; YASHIRO, T.; TSUJI, K. Queen succession through asexual reproduction in termites. **Science**, v. 323, n. 5922, p. 1687-1687, 2009.
- MILL, A.E. Termites as agricultural pests in Amazonia, Brazil. **Outlook on Agriculture**, v. 21, p. 41–46, 1992.
- MILLER, E. M. Caste differentiation in lower termites. In: KRISHNA, K; WEESNER, F. M. (Eds). **Biology of termites**. New York, Academic Press, p. 283-307, 1969.
- MITCHELL, J.D. Swarming and pairing in the fungus-growing termite, *Macrotermes natalensis* (Haviland) (Isoptera: Macrotermitinae). **African Entomology**, v. 15, n. 1, p.153-160, 2007.
- MITCHELL J.D. Swarming flights of the fungus-growing termite, *Macrotermes natalensis* (Haviland) (Isoptera: Macrotermitinae), and the environmental factors affecting their timing and duration. **African Entomology**, v. 16, n. 2, p. 143-152, 2008.
- MIURA, T. Morphogenesis and gene expression in the soldier-caste differentiation of termites. **Insectes Sociaux**, v. 48, n. 3, p. 216-223, 2001



- MIURA T.; MATSUMOTO, T. Ergatoid reproductives in *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 27, n. 2, p. 223-238, 1996.
- 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.
- MYLES, T.G. Review of secondary reproduction in termites (Insecta: Isoptera). **Sociobiology**, v. 33, p. 1-91, 1999.
- NALEPA, C. A.; LENZ, M. The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cockroach oothecae. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1454, p. 1809-1813.
- NEOH, K.B.; LENZ, M.; LEE, C.Y. Impact of orphaning on field colonies of Southeast Asian *Macrotermes gilvus* (Hagen) and *M. carbonarius* (Hagen) (Termitidae, Macrotermitinae). **Insectes sociaux**, v. 57, n. 4, p.431-439, 2010.
- NOIROT, C. Les sexués de remplacement chez les termites supérieurs (Termitidae). **Insectes Sociaux**, v. 3, n. 1, p. 145-158, 1956.
- NOIROT, C. Formation of castes in the higher termites. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. (Org.). **Biology of termites**. New York, Academic Press, p. 311–350, 1969.
- NOIROT, C. Differentiation of reproductives in higher termites. In: WATSON, J.A.L.; OKOT-KOTBER, B.N.; NOIROT, C. (Org.). **Caste Differentiation in Social Insects**. Oxford, Pergamon Press, p. 177–186, 1985.
- NOIROT, C. Social structure in termite societies. **Ethology, Ecology & Evolution**, v. 1, n. 1, p. 1-17, 1989.
- NOIROT, C. Sexual castes and reproductive strategies in termites. In: ENGELS, W. (Org.). **Social Insects**. Heidelberg, Springer, p. 5-35, 1990.
- NOIROT, C.; THORNE, B.L. Ergatoid reproductives in *Nasutitermes columbicus* (Isoptera, Termitidae). **Journal of Morphology**, v. 195, n. 1, p. 83-93, 1988.
- NOIROT, C.; BORDEREAU, C. Termite polymorphism and morphogenetic hormones. **Morphogenetic hormones of arthropods**, v. 3, p. 295-324, 1991.
- NUTTING, W.L. Flight and colony foundation. In: KRISHNA, K; WEESNER, F.M. (Org.). **Biology of termites**. New York, Academic Press, p. 233-282, 1969.
- 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.

- OLIVEIRA, D.E.; CARRIJO, T.F.; BRANDÃO, D. Species composition of termites (Isoptera) in different Cerrado vegetation physiognomies. **Sociobiology**, v. 60, n. 2, p. 190-197, 2013.
- PARMAN, V.; VARGO, E.L. Population density, species abundance, and breeding structure of subterranean termite colonies in and around infested houses in central North Carolina. **Journal of economic entomology**, v. 101, n. 4, p. 1349-1359, 2008.
- PEARCE, M.J. A list of termite genera (Isoptera) with comments on taxonomic changes and regional distribution. **Sociobiology**, v. 23, p. 247-263, 1994.
- PERDEREAU, E.; BAGNÈRES, A. G.; VARGO, E. L.; BAUDOUIN, G.; XU, Y.; LABADIE, P.; DUPONT, S.; DEDEINE, F. Relationship between invasion success and colony breeding structure in a subterranean termite. **Molecular Ecology**, v. 24, n. 9, p. 2125-2142, 2015.
- RAINA, A.; MURPHY, C.; FLORANE, C.; WILLIAMS, K.; PARK, Y.I.; INGBER, B. Structure of the spermatheca, sperm dynamics, and associated bacteria in Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 100, n. 3, p. 418-424, 2007.
- REEVE, H.K. The evolution of conspecific acceptance thresholds. **The American Naturalist**, v. 133, n.3, p. 407-435, 1989.
- ROISIN, Y. Queen replacement in the termite *Microcerotermes papuanus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 56, n.1, p. 83-90, 1990.
- ROISIN, Y. Selective pressures on pleometrosis and secondary polygyny: a comparison of termites and ants. In: KELLER, L. (Org.). **Queen number and sociality in insects**. Oxford, Oxford University Press, 1993. p. 402-421, 1993.
- ROISIN, Y. Diversity and evolution of caste patterns. In: ABE, T.; BIGNELL, D.E.; HIGASHI, M. (Org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. London, Kluwer Academic, 2000. p. 95-119.
- ROISIN, Y.; KORB, J. Social organisation and the status of workers in termites. In: BIGNELL, D.E.; ROISIN, Y.; LO, N. (Org.). **Biology of termites: a modern synthesis**. Springer, Dordrecht, p. 133-164, 2010.
- ROISIN, Y.; PASTEELS, J.M. Imaginal polymorphism and polygyny in the Neo- Guinean termite *Nasutitermes princeps* (Desneux). **Insectes Sociaux**, v. 32, n. 2, p. 140-157, 1985.
- ROISIN, Y.; PASTEELS, J.M. Replacement of reproductives in *Nasutitermes princeps* (Desneux) (Isoptera: Termitidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 18, n. 6, p. 437-442, 1986.
- ROISIN, Y.; PASTEELS, J.M. Caste developmental potentialities in the termite *Nasutitermes novarumhebridarum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 44, n. 3, p. 277-287, 1987.

- ROONWAL, M.L. Termites of the Oriental Region. In: KRISHNA, K.; WEESNERM F.M. **Biology of termites**. New York, Academic Press, 1970. p. 315–391.
- ROSENGAUS, R.B.; TRANIELLO, J.F. Biparental care in incipient colonies of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* Hagen (Isoptera: termopsidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 4, n. 5, p. 633-647, 1991.
- ROY, V.; DUPONT, L.; HARRY, M. Parentage analysis in Gabonese colonies of soil-feeding termites belonging to the *Cubitermes sp. affinis subarquatus* complex of species (Termitidae: Termitinae). **Insect science**, v. 17, n. 2, p. 84-90, 2010.
- SANDS, W.A. The soldierless termites of Africa (Isoptera: Termitidae). **Bulletin of the British Museum (Natural History)**, v. 18, p. 1–244, 1972.
- SCHEFFRAHN, R.H.; CABRERA, B.J.; KERN JR, W.H.; SU, N.Y. *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) in Florida: first record of a non-endemic establishment by a higher termite. **Florida Entomologist**, v. 85, n. 1, p. 273-275, 2002.
- SCHEFFRAHN, R.H.; HOCHMAIR, H.H.; KERN JR, W.H.; WARNERN, J.; KRECEK, J.; MAHARAJH, B.; CABRERA, B.J.; HICKMAN, R.B. Targeted elimination of the exotic termite, *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), from infested tracts in southeastern Florida. **International Journal of Pest Management**, v. 60, n. 1, p. 9-21, 2014.
- MILLSILVA, A.G.A.; GONÇALVES, C.R.; GALVÃO, D.M.; GONÇALVES, A.J.L.; GOMES, J; SILVA, M.N.; SIMONI, L. **Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil, seus parasitas e predadores**. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura, 1968.
- SJÖSTEDT, Y. Termiten aus Kamerun. **Entomologisk Tidskrift**, v. 17, p. 297-298, 1896.
- SNYDER, T.E. **Catalog of the termites (Isoptera) of the world** (Vol. 112). Washington: Smithsonian Institution, 1949.
- STANSLY, P.A. Parthénogenèse chez *Velocitermes* spp. (Isoptera: Nasutitermitinae). **Comptes rendus de l'Academie de Sciences**, v. 304, n. 17, p. 457-460, 1987.
- STANSLY, P.A.; KORMAN, A.K. Parthenogenic development in *Velocitermes* spp. (Isoptera: Nasutitermitinae). **Sociobiology**, 23 (1), 13-24.
- THOMPSON, G.J.; HEBERT, P.D. Population genetic structure of the neotropical termite *Nasutitermes nigriceps* (Isoptera: Termitidae). **Nature Heredity**, v. 80, n. 1, p. 48, 1998.
- THORNE, B.L. Polygyny in termites: Multiple primary queens in colonies of *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). **Insectes Sociaux**, v. 29, n.1, p. 102-117, 1982.
- THORNE, B.L. Polygyny in the Neotropical termite *Nasutitermes corniger*: life history consequences of queen mutualism. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 14, n. 2, p. 117-136, 1984.

- THORNE, B.L. Termite terminology. **Sociobiology**, v. 28, n. 3, p. 253-263, 1996.
- THORNE, B.L.; NOIROT, C. Ergatoid reproductives in *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, v. 11, n. 3-4, p. 213-226, 1982.
- THORNE, B.L.; TRANIELLO, J.F.A.; ADAMS, E.S.; BULMER, M. 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 & Evolution**, v. 11, n. 2, p. 149-169, 1999.
- TORALES, G.J. Rol de los isópteros en la Argentina. In: FONTES, L.R.; BERTI-FILHO, E. (Org.). **Cupins: O desafio do conhecimento**. Piracicaba, FEALQ, p. 413–435, 1998.
- TORALES, G. J.; LAFFONT, E. R.; ARBINO, M. O.; GODOY, M. C. Primera lista faunística de los isópteros de la Argentina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**. v. 56, p. 47-53, 1997.
- TORALES, G.J.; CORONEL, J.M. Reproductive ergatoids in nests of *Nasutitermes aquilinus* (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 48, n. 1, p. 209-221, 2006.
- TSANTARLIS, K. **Polimorfismo e poligenia de rainhas no cupim neotropical *Nasutitermes aquilinus* (Dictyoptera: Termitidae: Nasutitermitinae)**. [s.l.] Universidade Federal de São Paulo, 2015.
- VARGO, E.L. Genetic structure of *Reticulitermes flavipes* and *R. virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae) colonies in an urban habitat and tracking of colonies following treatment Hexaflumuron bait. **Molecular Ecology and Evolution**, v. 32, n. 5, p. 1271-1282, 2003.
- VARGO, E. L. Diversity of termite breeding system. **Insects**, v. 10, n. 2, p. 52, 2019.
- 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 (Org.). **Biology of termites: a modern synthesis**. Dordrecht, Springer, 2010. p. 321-347, 2010.
- VARGO, E.L.; LABADIE, P.; MATSUURA, K. Asexual queen succession in the subterranean termite *Reticulitermes virginicus*. **Proceedings of the Royal Society of London** 2, v. 279, n. 1729, p. 813 – 819, 2012.

VARGO, E.L.; LENIAUD, L.; SWOBODA, L.E.; DIAMOND, S.E.; WEISER, M.D.; MILLER, D.M.; BAGNÈRES, A.G. Clinal variation in colony breeding structure and level of inbreeding in the subterranean termites *Reticulitermes flavipes* and *R. grassei*. **Molecular ecology**, v. 22, n. 5, p. 1447-1462, 2013.

VASCONCELLOS, A.; MOURA, F.M.S. Wood litter consumption by three species of *Nasutitermes* termites in an area of the Atlantic Coastal Forest in northeastern Brazil. **Journal of Insect Science**, v. 10, n. 1, p. 1-9, 2010.

WALLIS, D.I. Aggression in social insects. In: CARTHY, J.D.; EBELING, F.J. (Org.). **The natural history of aggression**. New York, Academic Press, 1964. p. 15-22.

WATANABE, D.; GOTOH, H.; MIURA, T.; MAEKAWA, K. Social interactions affecting caste development through physiological actions in termites. **Frontiers in physiology**, v. 5, p. 127, 2014.

WEESNER, F.M. Evolution and biology of the termites. **Annual Review of Entomology**, v. 5, n. 1, p. 153-170, 1960.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge: Harvard University Press, 1971.

WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 38, p. 13367-13371, 2005.