

# RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,  
o texto completo desta tese será  
disponibilizado somente a partir  
de 09/09/2023



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

Bruna Emilia Roman

**Infecção do endossimbionte *Wolbachia* em populações de *Drosophila sturtevanti* (Drosophilidae, grupo *saltans*, subgrupo *sturtevanti*): prevalência, efeito no valor adaptativo e aquisição da cepa**

São José do Rio Preto  
2022

Bruna Emilia Roman

**Infecção do endossimbionte *Wolbachia* em populações de *Drosophila sturtevanti* (Drosophilidae, grupo *saltans*, subgrupo *sturtevanti*): prevalência, efeito no valor adaptativo e aquisição da cepa**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora 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.

Financiadora: CAPES

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Lilian Madi-Ravazzi

São José do Rio Preto  
2022

R758i Roman, Bruna Emilia  
Infecção do endossimbionte Wolbachia em populações de *Drosophila sturtevantii* (Drosophilidae, grupo saltans, subgrupo sturtevantii) : prevalência, efeito no valor adaptativo e aquisição da cepa / Bruna Emilia Roman. -- São José do Rio Preto, 2022  
163 p. : il., tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto  
Orientadora: Lilian Madi Ravazzi

1. Incompatibilidade citoplasmática. 2. wStv. 3. Supergrupo A. 4. Transmissão horizontal. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Bruna Emilia Roman

**Infecção do endossimbionte *Wolbachia* em populações de *Drosophila sturtevanti* (Drosophilidae, grupo *saltans*, subgrupo *sturtevanti*): prevalência, efeito no valor adaptativo e aquisição da cepa**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora 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.

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Lilian Madi-Ravazzi  
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto  
Orientador

Prof. Dr. Élgion Lúcio da Silva Loreto  
UFRGS – Porto Alegre

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Luciana Paes de Barros Machado  
UNICENTRO – Guarapuava

Prof. Dr. Luís Gustavo Galego  
UFTM – Uberaba

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

São José do Rio Preto  
09 de setembro de 2022

## AGRADECIMENTOS

O presente trabalho é um esforço de mais de 4 anos de muito trabalho e dedicação, mas se cheguei até aqui, devo meus agradecimentos também às pessoas que permitiram de alguma forma que essa tese se concretizasse.

Agradeço primeiramente aos meus pais, Brás e Néia e à minha irmã Monique, que se dedicaram à minha educação e que sempre me incentivaram a estudar, por terem acreditado em mim desde sempre, pelo apoio fundamental, por cada oração, e pela compreensão ao serem privados em muitos momentos da minha companhia e atenção. E ao meu sobrinho Arthur que me trouxe muita alegria. Sem vocês, eu não teria chegado até onde cheguei!

À minha orientadora, Profa. Dra. Lilian Madi Ravazzi, por ter aceitado me orientar e me dado a oportunidade de trabalhar com as drosófilas e com a *Wolbachia* que eu tanto queria e por toda ajuda e suporte para que o projeto funcionasse.

Aos meus amigos que passaram pelo laboratório de *Drosophila* do IBILCE, Carol, Natália, Guilherme, Jéssica, Samara, Bruna, Segala, Gabriel e Larissa, por todos os momentos compartilhados, pelo bate papo no café da tarde, risadas, fofocas (do bem), pelo apoio nos momentos difíceis, pelas festinhas e por tudo que me ensinaram ao longo de minha trajetória.

Agradeço, em especial, à Samara por todos os ensinamentos durante o mestrado e início do doutorado, por todo o apoio, por tudo que fez por mim, dentro e fora do laboratório e claro por sua amizade que é muito valiosa. E agradeço, em especial também, à Carol, que trabalhou junto comigo, fez análises para mim, pelas valiosas discussões sobre meus dados, pelas soluções e orientação quando eu mais precisava, e por toda amizade fora do laboratório, festinhas e rolês.

À Nayla, por todo apoio e incentivo, que esteve presente nas minhas crises e dificuldades, pelo amor, companheirismo, pelas flores nas comemorações das conquistas e chocolates nos dias tristes. Agradeço também, à Susi, que me aconselhou e por toda conversa sobre a vida acadêmica.

Às minhas amigas de Rio Preto, Marina, Mari, Natália, Carol, Laura, Luana e Bruna, com quem passei a maior parte do meu tempo livre me divertindo, rindo, jogando conversa fora e me aconselhando. Ao Heitor e ao Pig e à todos os meus amigos de Urupês que sempre me acolheram, por todo apoio, por todas as conversas e pelos conselhos. À Mariane por todas as caronas e desabafos.

Aos meus amigos do vôlei da UNESP de Rio Preto que fizeram os meus dias mais felizes e leves.

À todos os colegas, funcionários e professores do Ibilce que de alguma forma contribuíram com a minha trajetória, tirando dúvidas e me auxiliando sempre que necessário. Em especial, ao Tião e à Natália pela ajuda com o meio de cultura e pelos pedidos realizados de última hora.

Aos professores Luciana Paes, Rogério Mateus, Lilian Castiglioni, Cláudia Carareto e aos colegas Maryanna e Willian que se disponibilizaram em me ajudar nas análises mais complicadas.

À Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP, campus São José do Rio Preto, por ter aberto as portas nos últimos 7 anos, para que eu pudesse realizar toda minha pesquisa e pelo suporte, pelas amizades incríveis que fiz e pelo meu vôlezinho.

Ao Programa de Pós-graduação em Biociências pela oportunidade de realização da minha pesquisa e pelo auxílio financeiro, quando precisei.

E à todos que não mencionei aqui, mas que fizeram parte da minha trajetória, meus sinceros agradecimentos!

Agradeço à FAPESP pela concessão do auxílio fornecido ao meu grupo de pesquisa, sob o processo nº 2016/11994-5, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), Código de Financiamento 001.

*“Science and everyday life cannot and should not be separated. Science, for me, gives a partial explanation of life. In so far as it goes, it is based on fact, experience and experiment.”*

Rosalind Franklin, in a letter to her  
father, summer 1940



## RESUMO

*Wolbachia* é um gênero endossimbiótico de Alfabroteobactérias pertencentes à ordem Rickettsiales, que infecta cerca de 50% dos artrópodes e inúmeros nematoides. Muitas cepas causam manipulações reprodutivas em seus hospedeiros que favorecem a disseminação da infecção, como a incompatibilidade citoplasmática, morte dos machos, feminização e indução de paternogênese. A *Wolbachia* é transmitida principalmente verticalmente, da mãe para a prole, entretanto casos de transmissão horizontal, entre espécies, já foram relatados. Os hospedeiros, portanto, podem adquirir a *Wolbachia* por transmissão cladogênica, introgressiva ou ainda por transferência horizontal. O efeito da infecção e o modo de aquisição desse endossimbionte não foram muito bem estudados em muitos hospedeiros naturais. Dentre esses hospedeiros pouco estudados, se encontra a *Drosophila sturtevantii*, uma espécie neotropical, amplamente distribuída em domínios da Mata Atlântica e outros biomas. O presente trabalho buscou identificar a cepa de *Wolbachia* infectante de 14 populações de *D. sturtevantii*, avaliar a prevalência dessa infecção, analisar o efeito no valor adaptativo do hospedeiro e a indução de manipulação reprodutiva em cinco populações. Ainda, avaliar a forma de aquisição da *wStv*, por *D. sturtevantii*, e de outras cepas pertencentes ao supergrupo A, que infectam espécies do gênero *Drosophila*. A cepa *wStv* foi identificada como a única infectante nas populações de *D. sturtevantii*. A infecção apresentou taxas variáveis (0-70%) e prevalência média de 41%, significando que essa cepa não foi fixada nessas populações ainda. Foi observada uma ampla variação no efeito da *Wolbachia* no valor adaptativo das cinco populações de *D. sturtevantii* e também incompatibilidade citoplasmática parcial em duas populações. A variação da infecção observada, possivelmente corresponde ao background genético de cada população hospedeira. Foi observada também uma associação entre prevalência e efeito no valor adaptativo, as populações com maior prevalência apresentam mais efeitos benéficos e as com menor prevalência apresentam mais efeitos negativos. Esses resultados sugerem que a *wStv* esteja sendo mantida nas populações de *D. sturtevantii* devido aos efeitos benéficos e/ou neutros. Os nossos resultados ainda indicam que as aquisições de *wStv*, por *D. sturtevantii*, assim como as demais cepas pelas espécies do gênero *Drosophila* ocorreram por transmissão horizontal.

**Palavras-chave:** Incompatibilidade citoplasmática. *wStv*. Supergrupo A. Transmissão horizontal.

## ABSTRACT

*Wolbachia* is an endosymbiotic genus of Alphaproteobacteria belonging to the order Rickettsiales, which infects about 50% of arthropods and many nematodes. *Wolbachia* is maternally transmitted from mother to offspring. Many strains cause reproductive manipulations in their hosts, which favors the spread of infection, such as cytoplasmic incompatibility, male-killing, feminization, and induction of parthenogenesis. *Wolbachia* is mainly transmitted vertically from mother to offspring, however cases of horizontal transmission, between species, have already been reported. Hosts, therefore, can acquire *Wolbachia* by cladogenic, introgression or horizontal transmission. The effect of infection and the way of acquisition of this endosymbiont has not been very well studied in many natural hosts. Among these poorly studied hosts is *Drosophila sturtevantii*, a neotropical species, widely distributed in areas of the Atlantic Forest and other biomes. The present work aimed to identify the *Wolbachia* strain infecting 14 populations of *D. sturtevantii*, assess the prevalence of this infection, analyze the influence on host fitness and the induction of reproductive manipulation in five populations. And to evaluate the way of acquisition of *wStv*, by *D. sturtevantii*, and other strains belonging to the supergroup A, which infect species of the genus *Drosophila*. The *wStv* strain was identified as the only one infecting the populations of *D. sturtevantii*. The infection showed variable rates (0-70%), and average prevalence of 41%, meaning that it has not been fixed in these populations yet. A wide variation in the effect of *Wolbachia* on the fitness of the five populations of *D. sturtevantii* and partial cytoplasmic incompatibility in two populations was observed. The variation of infection observed possibly corresponds to the genetic background of each host population. An association between prevalence and effect on fitness was also observed, in which populations with higher prevalence present more beneficial effects, and those with lower prevalence present more negative effects. These results suggest that *wStv* is being maintained in *D. sturtevantii* populations due to beneficial and/or neutral effects. Our results also indicate that the acquisition of *wStv*, by *D. sturtevantii*, as well as the other strains by the species of the genus *Drosophila* occurred by horizontal transmission.

**Keywords:** Cytoplasmic incompatibility. *wStv*. Supergroup A. Horizontal transmission.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

### Capítulo I

Figure 1. *Wolbachia* prevalence of 16 populations of *D. sturtevanti*. Black = percentage of infected; Gray = percentage of uninfected .....40

### Capítulo II

Figure 1. Cophylogeny of *Wolbachia* supergroup A (right) and their hosts (left). Branches with support above 95% probability are shown .....63

Figure 2. Heatmap of the pairwise genetic distance of *Wolbachia* strains of the supergroup A (A) and their hosts (B). The clusters were identified through hierarchical analysis. The intensity of the staining is proportional to the genetic distance, the darker the greater the distance .....64

Supplementary Figure S1. Phylogeny of supergroup A *Wolbachia* strains. Supergroup B as outgroup. The branches show support values .....73

Supplementary Figure S2. Phylogeny of hosts. *Dactylopius coccus* (Hemiptera) as outgroup. The branches show support values .....74

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo I

Table 1. Populations and GPS location used in this study, along with the number of males collected from the field and number of isofemale lines and respective codes. + = infected lines, - = uninfected lines.....	36
Table 2. Mean values of emerged adults (fecundity), longevity and development time analyzed for each type of cross of each population of <i>D. sturtevantii</i> studied. $\pm$ se = standard error; UN = uninfected; IN = infected, F = female; M = male; T = total.....	43
Table 3. Correlation between prevalence and effects on fitness .....	45
Supplementary Table S1. Primers used. T°C = annealing temperature. .	53
Supplementary Table S2. Types of crosses and codes of the lines used in crosses. N = number of replicas used in each cross. ....	54
Supplementary Table S3. Probability p values. Smaller than 0.05 (p < 0.05) show statistically significant difference (red).....	54

### Capítulo II

Supplementary Table S1. <i>Wolbachia</i> strains information and its GenBank accession number. ....	74
Supplementary Table S2. Host information and its GenBank accession number .....	76
Supplementary Table S3. Estimates of divergence time among <i>Wolbachia</i> strains .....	76
Supplementary Table S4. P-distances of <i>Wolbachia</i> strains based on third-position substitution rate .....	76
Supplementary Table S5. Estimates of divergence time among host species .....	76
Supplementary Table S6. P-distances of host species based on substitution rate of all three codon positions of the 13 mitochondrial genes .....	76

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

<b>AG</b>	Aguaí
<b>BET</b>	Betary
<b>BRA</b>	Brasília
<b>CANT</b>	Cantareira
<b>CI</b>	Cytoplasmic incompatibility
<b>COI</b>	Cytochrome c oxidase subunit 1
<b>COII</b>	Cytochrome c oxidase subunit 2
<b>CUR</b>	Curió
<b>DOU</b>	Dourados
<b>DCV</b>	<i>Drosophila C</i> vírus
<b>ELD</b>	Eldorado
<b>FHV</b>	Flock House vírus
<b>F1</b>	First filial generation
<b>GLM</b>	Generalized linear model
<b>GUA</b>	Guaribas
<b>IC</b>	Incompatibilidade citoplasmática
<b>MK</b>	Male-killing
<b>ML</b>	Maximum likelihood
<b>MLST</b>	Multilocus Sequence Typing
<b>mtDNA</b>	DNA mitocondrial
<b>mya</b>	Million years ago
<b>NG</b>	Nova Granada
<b>NCBI</b>	National Center for Biotechnology Information
<b>nDNA</b>	DNA nuclear
<b>PCR</b>	Polymerase chain reaction
<b>PER</b>	Pernambuco
<b>PI</b>	Piraí
<b>PIC</b>	Picinguaba
<b>PRA</b>	Pratigi
<b>RI</b>	Ribeirão da Ilha
<b>TIR</b>	Tirimбина
<b>VIT</b>	Vitória

**wsp**      *Wolbachia* surface protein  
**wmk**      WO-mediated killing

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	14
1.1. O endossimbionte <i>Wolbachia</i> .....	14
1.2. Interação <i>Wolbachia</i> -hospedeiro .....	16
1.3. Transmissão da <i>Wolbachia</i> .....	22
1.4. Associação <i>Wolbachia</i> e mtDNA do hospedeiro .....	26
1.5. <i>Drosophila sturtevantii</i> e a cepa <i>wStv</i> .....	27
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	31
2.1. Objetivo geral .....	31
2.2. Objetivos específicos.....	31
<b>3. CAPÍTULO I: <i>Wolbachia</i> infection in natural populations of <i>Drosophila sturtevantii</i>: effects on fitness and reproductive manipulation</b> .....	32
<b>4. CAPÍTULO II: High levels of horizontal transmission of <i>Wolbachia</i> in the genus <i>Drosophila</i></b> .....	55
<b>5. DISCUSSÃO GERAL</b> .....	77
<b>6. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	79
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	80
<b>APÊNDICE A</b> – Probability <i>p</i> values. Smaller than 0.05 ( $p < 0.05$ ) show significant difference (red). F = female; M = male; IN = infected; UN = uninfected. ....	97
<b>APÊNDICE B</b> – Host information and its GenBank accession number. ....	98
<b>APÊNDICE C</b> – Estimates of divergence time among <i>Wolbachia</i> strains. ....	104
<b>APÊNDICE D</b> – P-distances of <i>Wolbachia</i> strains based on third-position substitution rate. ....	120
<b>APÊNDICE E</b> – Estimates of divergence time among hosts species .....	138
<b>APÊNDICE F</b> – P-distances of host species based on substitution rate of all three codon positions of the 13 mitochondrial genes. ....	150

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1. O endossimbionte *Wolbachia*

*Wolbachia* é um gênero endossimbiótico de alfa-proteobactérias, gram-negativas, que pertencem à família Anaplasmataceae e à ordem Rickettsiales (HERTIG; WOLBACH, 1924). *Wolbachia pipientis* é atualmente a única espécie descrita dentro desse gênero e por isso é comumente referida apenas como *Wolbachia* (NEWTON; SLATKO, 2019). Esse endossimbionte é o mais abundante no reino animal (TAYLOR et al., 2018), infecta cerca de 40% dos artrópodes terrestres e 52% dos artrópodes aquáticos (ZUG; HAMMERSTEIN, 2012; SAZAMA et al., 2017), é encontrada em isópodos (ROUSSET et al., 1992), em ácaros (JOHANOWICZ; HOY, 1995), e especialmente em insetos, infectando cerca da metade das espécies (WEINERT et al., 2015; ROSS et al., 2019). Além dos artrópodes, também é encontrada em várias espécies de nematóides (LEFOULON et al., 2016).

*Wolbachia pipientis* foi observada pela primeira vez em ovários do mosquito *Culex pipiens* (HERTIG; WOLBACH, 1924). Essa bactéria é comumente encontrada nos tecidos germinativos dos hospedeiros, a qual promove manipulações reprodutivas e efeitos diversos no valor adaptativo, resultando no aumento de sua transmissão na população hospedeira (MIN; BENZER, 1997). Além disso, esse endossimbionte também é encontrado nos tecidos somáticos dos hospedeiros, como por exemplo em *Drosophila*, a qual já foram observadas infecções no cérebro (intra e extracelular), retina, lobo óptico, gânglios, células-tronco somáticas, glândulas salivares, músculos, intestino médio, túbulos de Malpighi, asas, hemolinfa e em outros tecidos (DOBSON et al., 1999; VENETI et al., 2003; OSBORNE et al. 2009; CASPER-LINDLEY et al., 2011; ALBERTSON et al., 2013; STRUNOV et al., 2013; TOOMEY et al., 2013).

Inicialmente, a diversidade genética da *Wolbachia* foi caracterizada pelos marcadores 16S *rRNA* (gene ribossomal) (O'NEILL et al., 1992) e pelo *wsp* (gene de proteína de superfície de membrana), que apresenta regiões hipervariáveis (ZHOU et al., 1998), ambos foram muito importantes em análises populacionais e filogenéticas. E após, novos marcadores genéticos começaram a ser empregados, como é o caso do sistema *Multilocus Sequence Typing* (MLST) (BALDO et al., 2006). Atualmente, com o avanço da genômica comparativa, foi observado que, em muitos casos, somente dados do MLST não refletem suficientemente bem as propriedades de cada



cepa de *Wolbachia* (BLEIDORN; GERTH, 2018; WOLFE et al., 2021), necessitando o sequenciamento de todo o genoma. Os genes *16S rRNA*, *wsp*, os genes que compõem o MLST e os estudos genômicos recentes, foram amplamente utilizados na classificação do gênero *Wolbachia* em linhagens monofiléticas, geneticamente distintas que hoje são chamados de supergrupos (ZHOU et al., 1998).

Esse gênero é considerado geneticamente diverso, sendo dividido atualmente em 19 supergrupos (A-U) (LEFOULON et al., 2020; LAIDOUDI et al., 2020; KAUR et al., 2021; OLANRATMANEE et al., 2021), com exceção do supergrupo G, descrito em aranhas australianas (ROWLEY et al., 2004) e do supergrupo R, descrito em aranhas das cavernas (WANG et al., 2016), que foram realocadas como pertencentes aos supergrupos B e A, respectivamente (BALDO; WERREN, 2007; GERTH, 2016). Os supergrupos C, D e J são exclusivamente encontrados nos nematoides filarioides (BANDI et al., 1998; CASIRAGHI et al., 2004; LEFOULON et al., 2016). Já o supergrupo L ocorre em nematoides parasitas de plantas *Pratylenchus penetrans* (HAEGEMAN et al., 2009), enquanto o supergrupo F é o único clado composto por cepas infectantes tanto de artrópodes (térmitas), quanto de nematoides (*Mansonella ozzardi*) (CASIRAGHI et al., 2006). E os demais, sendo A e B mais comuns, encontrados na maioria dos artrópodes (VANDEKERCKHOVE et al., 1999; LO et al., 2007).

Ainda, dentro de cada supergrupo, existem cepas diferentes, comumente nomeadas de acordo com sua distribuição inicial ou hospedeiro infectado inicialmente, como por exemplo: a cepa *wHa* que infecta moscas no Hawaii (O'NEILL; KARR, 1990); a *wAu* que inicialmente foi encontrada na Austrália (TURELLI; HOFFMAN, 1995); *wMau* infectante da espécie *Drosophila mauritiana* (GIORDANO et al., 1995), além da cepa *wMel*, que é uma das mais estudadas e presente em *Drosophila melanogaster* (HOLDEN et al., 1993). Essa última cepa é diversa e se encontra subdividida em vários genótipos, como por exemplo, *wMel*, *wMel2*, *wMel3*, *wMelCS*, *wMelCS2* (RIEGLER et al., 2005). Cada cepa pode atuar de maneira diferente em cada hospedeiro, resultando em diferentes efeitos na ecologia e evolução do hospedeiro (GRUNTENKO et al., 2017).

Um único hospedeiro pode estar infectado com mais de um tipo de cepa (coinfecção), assim como hospedeiros de uma mesma espécie podem apresentar infecções por cepas diferentes ou ainda hospedeiros de espécies diferentes podem apresentar infecção por um mesmo tipo de cepa (transmissão horizontal) (WERREN

et al., 2000; MERÇOT; CHARLAT, 2004; RIEGLER et al.; 2005). A prevalência das cepas nos hospedeiros é altamente variável (WEINERT et al., 2015), ocorrendo em taxas baixas e intermediárias de prevalência (HOFFMANN et al., 1996; GIORDANO et al., 1995; CHARLAT et al., 2004; CATTEL et al., 2016; MEANY et al., 2019), que comumente estão correlacionadas com possíveis eventos estocásticos, com a falta de incompatibilidade citoplasmática (IC), IC incompleta, e transmissão maternal imperfeita (HOFFMANN et al., 1990; CHAMPION DE CRESPIGNY et al., 2005). E também ocorrendo em altas taxas de prevalência, que leva a fixação das cepas nas populações hospedeiras, e normalmente estão relacionadas com a capacidade de manipulações reprodutivas e efeitos benéficos dessas cepas aos hospedeiros (WERREN, 1997; KRIESNER et al., 2013).

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os principais achados do trabalho foram:

- A cepa *wStv* foi identificada como a única infectante das 14 populações de *D. sturtevantii*, encontrada sem variabilidade genética pelo marcador *16S rRNA*;
- A infecção apresentou taxas variáveis (0-70%), com prevalência média de 41%;
- Efeitos positivos/benéficos, neutros e negativos no valor adaptativo foram observados entre as populações hospedeiras de *D. sturtevantii*;
- As populações com maior prevalência apresentaram mais efeitos benéficos e as com menor prevalência mais efeitos negativos em relação aos parâmetros do valor adaptativo avaliados;
- A incompatibilidade citoplasmática foi induzida de modo parcial nas populações de CUR e VIT e nas demais populações não foi observada;
- Houve correlação entre a variação do efeito da infecção no valor adaptativo e manipulação reprodutiva (IC), com o *background* genético das populações hospedeiras;
- Não foi observado efeito direto da *Wolbachia* no parâmetro de tempo de desenvolvimento e na indução da manipulação male-killing nas populações analisadas;
- Os nossos resultados indicam fortemente que as aquisições de *wStv*, por *D. sturtevantii*, assim como as demais cepas das espécies do gênero *Drosophila* avaliadas ocorreram por transmissão horizontal.

## REFERÊNCIAS

- AHMED, M. Z.; LI, S.-J.; XUE, X.; YIN, X.-J.; REN, S.-X.; et al. The intracellular bacterium *Wolbachia* uses parasitoid wasps as phoretic vectors for efficient horizontal transmission. **PLoS Pathog**, v. 11: e1004672, 2015.
- ALBERTSON, R.; TAN, V.; LEADS, R. R.; REYES, M.; SULLIVAN, W.; CASPER-LINDLEY, C. Mapping *Wolbachia* distributions in the adult *Drosophila* brain. **Cell Microbiol**, v. 15, p. 1527–1544, 2013.
- ALEXANDROV, I. D.; ALEXANDROVA, M. V.; GORYACHEVA, I. I.; ROSHCHINA, N. V.; SHAĬKEVICH, E. V.; ZAKHAROV, I. A. Removing endosymbiotic *Wolbachia* specifically decreases lifespan of females and competitiveness in a laboratory strain of *Drosophila melanogaster*. **Russ J Genetika**, v. 43(10), p. 1372-1378, 2007.
- ALIOTA, M. T.; PEINADO, S. A.; VELEZ, I. D.; OSORIO, J. E. The wMel strain of *Wolbachia* reduces transmission of Zika virus by *Aedes aegypti*. **Nat Publ Gr**, p. 1–7, 2016.
- ALMEIDA L. M.; CARARETO, C. M. A. Gonadal hybrid dysgenesis in *Drosophila sturtevantii* (Diptera, Drosophilidae). **Iheringia, Sér. Zool**, v. 92(2), p. 71-79, 2002.
- AZZOUNA, A.; GREVE, P.; MARTIN, G. Sexual differentiation traits in functional males with female genital apertures (male symbol fga) in the woodlice *Armadillidium vulgare* Latr. (Isopoda, Crustacea). **Gen Comp Endocrinol**, v. 138, p. 42-49, 2004.
- BALDO, L.; BORDENSTEIN, S.; WERNEGREN, J. J.; WERREN, J. H. Widespread recombination throughout *Wolbachia* genomes. **Mol Biol Evol**, v. 23, n. 2, p. 437–449, 2006.
- BALDO, L.; WERREN, J.H. Revisiting *Wolbachia* supergroup typing based on wsp: Spurious lineages and discordance with MLST. **Curr Microbiol**, v. 55, p. 81–87, 2007.
- BALDO, L.; AYOUB, N. A.; HAYASHI, C. Y.; RUSSELL, J. A.; STAHLHUT, J. K.; WERREN, J. H. Insight into the routes of *Wolbachia* invasion: high levels of horizontal transfer in the spider genus *Agelenopsis* revealed by *Wolbachia* strain and mitochondrial DNA diversity. **Mol Ecol**, v. 17, p. 557–569, 2008.
- BANDI, C.; ANDERSON, T. J.; GENCHI, C.; BLAXTER, M. L. Phylogeny of *Wolbachia* in filarial nematodes. **Proc Biol Sci**, v. 265(1413), p. 2407–2413, 1998.
- BECKMANN, J. F.; RONAU, J. A.; HOCHSTRASSER, M. A *Wolbachia* deubiquitylating enzyme induces cytoplasmic incompatibility. **Nat Microbiol**, v. 2(5), p. 17007, 2017.
- BLEIDORN, C.; GERTH, M. A critical re-evaluation of multilocus sequence typing (MLST) efforts in *Wolbachia*. **FEMS Microbiol Ecol**, v. 94 (1), 2018.
- BOIVIN, T.; HENRI, H.; VAVRE, F.; GIDOIN, C.; VEBER, P.; CANDAU, J.N.; MAGNOUX, E.; ROQUES, A.; AUGER-ROZENBERG, M.A. Epidemiology of asexuality induced by the endosymbiotic *Wolbachia* across phytophagous wasp species: Host plant specialization matters. **Mol Ecol**, v. 23, p. 2362–2375, 2014.

- BONNEAU, M.; ATYAME, C.; BEJI, M.; JUSTY, F.; COHEN-GONSAUD, M.; SICARD, M.; WEILL, M. *Culex pipiens* crossing type diversity is governed by an amplified and polymorphic operon in *Wolbachia* genome. **Nat Commun**, v. 9(1), p. 319, 2018.
- BOURTZIS, K.; NIRGIANAKI, A.; MARKAKIS, G.; SAVAKIS, C. *Wolbachia* infection and cytoplasmic incompatibility in *Drosophila* species. **Genetics**, v. 144(3), p. 1063-1073, 1996.
- BOURTZIS, K. *Wolbachia*-based technologies for insects pest population control. **Adv Exp Med Biol**, v. 627, p. 104–113, 2008.
- BROWN, A. N.; LLOYD, V. K. Evidence for horizontal transfer of *Wolbachia* by a *Drosophila* mite. **Exp Appl Acarol**, v. 66, p. 301–311, 2015.
- BRUMMEL, T.; CHING, A.; SEROUDE, L.; SIMON, A. F.; BENZER, S. *Drosophila* lifespan enhancement by exogenous bacteria. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 101, p. 12974–12979, 2004.
- BYKOV, R. A.; YUDINA, M. A.; GRUNTENKO, N. E. et al. Prevalence and genetic diversity of *Wolbachia* endosymbiont and mtDNA in Palearctic populations of *Drosophila melanogaster*. **BMC Evol Biol**, v. 19, p. 45-53, 2019.
- CALLAINI, G.; DALLAI, R.; RIPARBELLI, M. G. *Wolbachia*-induced delay of paternal chromatin condensation does not prevent maternal chromosomes from entering anaphase in incompatible crosses of *Drosophila simulans*. **J Cell Sci.**, v. 110, p. 271-280, 1997.
- CAPOBIANCO III, F. C.; NANDKUMAR, S.; PARKER, J. D. *Wolbachia* affects survival to different oxidative stressors dependent upon the genetic background in *Drosophila melanogaster*. **Physiol Entomol**, v. 43, p. 239–244, 2018.
- CARARETO, C. M. A.; MOURÃO, C. A. Darwinian fitness in *Drosophila*. III. Fitness components of *Drosophila sturtevantii*. **Revista Brasileira de Genética**, v. 15(2), p. 323-338, 1992.
- CARARETO, C. M. A.; LOURENÇO, M. F.; MOURÃO, C. A. Sensitivity, of fitness to variation in its components in *Drosophila sturtevantii* (Diptera, Drosophilidae). **Iheringia. Ser Zool**, v. 87, p. 37-48, 1999.
- CASIRAGHI, M.; BAIN, O.; GUERRERO, R.; MARTIN, C.; POCACQUA, V.; GARDNER, S. L.; FRANCESCHI, A.; BANDI, C. Mapping the presence of *Wolbachia pipientis* on the phylogeny of filarial nematodes: evidence for symbiont loss during evolution. **Int J Parasitol**, v. 34(2), p. 191–203, 2004.
- CASIRAGHI, M.; BORDENSTEIN, S. R.; BALDO, L.; LO, N.; BENINATI, T.; WERNEGREN, J. J.; WERREN, J. H.; BANDI, C. Phylogeny of *Wolbachia pipientis* based on *gltA*, *groEL* and *ftsZ* gene sequences: Clustering of arthropod and nematode symbionts in the F supergroup, and evidence for further diversity in the *Wolbachia* tree. **Microbiology**, v. 151, p. 4015–4022, 2006.

- CASPER-LINDLEY, C.; KIMURA, S.; SAXTON, D. S.; ESSAW, Y.; SIMPSON, I.; TAN, V.; SULLIVAN, W. Rapid fluorescence-based screening for *Wolbachia* endosymbionts in *Drosophila* germ line and somatic tissues. **Appl Environ Microbiol**, v. 77, p. 4788–4794, 2011.
- CATTEL, J.; KAUR, R.; GIBERT, P.; MARTINEZ, J.; FRAIMOUT, A.; JIGGINS, F.; ANDRIEUX, T.; SIOZIOS, S.; ANFORA, G.; MILLER, W.; ROTA-STABELLI, O.; MOUTON, L. *Wolbachia* in European Populations of the Invasive Pest *Drosophila suzukii*: Regional Variation in Infection Frequencies. **PLoS ONE**, 11(1): e0147766, 2016.
- CHAFEE, M. E.; ZECHER, C. N.; GOURLEY, M. L.; SCHMIDT, V. T.; CHEN, J. H.; BORDENSTEIN, S. R.; CLARK, M. E.; BORDENSTEIN, S. R. (2011). Decoupling of host-symbiont-phage coadaptations following transfer between insect species. **Genetics**, v. 187, p. 203–215, 2011.
- CHAMPION DE CRESPIGNY, F. E.; BUTLIN, R. K.; WEDELL, N. Can cytoplasmic incompatibility inducing *Wolbachia* promote the evolution of mate preferences? **J Evol Biol**, v. 18, p. 967–977, 2005.
- CHARLAT, S.; HURST, G. D. D.; MERÇOT, H. Evolutionary consequences of *Wolbachia* infections. **Trends Genet**, v. 19, p. 217-223, 2003.
- CHARLAT, S.; BALLARD, J. W. O.; MERÇOT, H. What maintains noncytoplasmic incompatibility inducing *Wolbachia* in their hosts: a case study from a natural *Drosophila yakuba* population. **J Evol Biol**, v. 17, 322-330, 2004.
- CHEN, H.; RONA, J. A.; BECKMANN, J. F.; HOCHSTRASSER, M. A *Wolbachia* nuclease and its binding partner comprise a novel mechanism for induction of cytoplasmic incompatibility. **Proc Natl Acad Sci U S A**, v. 116(44), p. 22314–22321, 2019.
- CHROSTEK, E.; MARIALVA, M. S. P.; ESTEVES, S. S.; WEINERT, L. A.; MARTINEZ, J.; JIGGINS, F. M.; TEIXEIRA, L. *Wolbachia* variants induce differential protection to viruses in *Drosophila melanogaster*: a phenotypic and phylogenomic analysis. **PLoS Genet**, 2013.
- CONNER, W. R.; BLAXTER, M. L.; ANFORA, G.; OMETTO, L.; ROTA-STABELLI, O.; TURELLI, M. Genome comparisons indicate recent transfer of wRi-like *Wolbachia* between sister species *Drosophila suzukii* and *D. subpulchrella*. **Ecol Evol**, v. 7, p. 9391–9404, 2017.
- COOPER, B. S.; VANDERPOOL, D.; CONNER, W. R.; MATUTE, D. R.; TURELLI, M. *Wolbachia* Acquisition by *Drosophila yakuba*-Clade Hosts and Transfer of Incompatibility Loci Between Distantly Related *Wolbachia*. **Genetics**, v. 212(4), p. 1399–1419, 2019.
- CORDAUX, R.; MICHEL-SALZAT, A.; BOUCHON, D. *Wolbachia* infection in crustaceans: novel hosts and potential routes for horizontal transmission. **J Evol Biol**, v. 14, p. 237–243, 2001.
- COYNE, J. A.; ORR, H. A. Patterns of speciation in *Drosophila*. **Evolution**, v. 43, p. 362–381, 1989.

- COYNE, J. A.; ORR, H. A. 1997. "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. **Evolution**, v. 51, p. 295–303.
- CURRY, M. M.; PALIULIS, L. V.; WELCH, K. D.; HARWOOD, J. D.; WHITE, J.A. Multiple endosymbiont infections and reproductive manipulations in a linyphiid spider population. **Heredity (Edinb)**, v. 115, p. 146–152. 2015.
- DARBY, A.C.; ARMSTRONG, S. D.; BAH, G. S; KAUR, G.; HUGHES, M. A.; KAY, S. M.; KOLDKJR, P.; RAINBOW, L.; RADFORD, A. D.; BLAXTER, M. L.; TANYA, V. N.; TREES, A. J.; CORDAUX, R.; WASTLING, J. M.; MAKEPEACE, B. L. Analysis of gene expression from the *Wolbachia* genome of a filarial nematode supports both metabolic and defensive roles within the symbiosis. **Genome Res**, v. 22(12), p. 2467–2477, 2012.
- DEDEINE, F.; AHRENS, M.; CALCATERRA, L.; SHOEMAKER, D. D. Social parasitism in fire ants (*Solenopsis* spp.): a potential mechanism for interspecies transfer of *Wolbachia*. **Mol Ecol**, v. 14, p. 1543–1548, 2005.
- DE SETTA, N.; COSTA, A. P.; LOPES, F. R.; VAN SLUYS MA; CARARETO, C. M. Transposon display supports transpositional activity of P elements in species of the *saltans* group of *Drosophila*. **J. Genet**, v. 86(1), p. 37-43, 2007.
- DOBSON, S. L.; BOURTZIS, K.; BRAIG, H. R.; JONES, B. F.; ZHOU, W.; ROUSSET, F.; O'NEILL, S. L. *Wolbachia* infections are distributed throughout insect somatic and germ line tissues. **Insect Mol Biol**, v. 29, p. 153–160, 1999.
- DOBZHANSKY, T. H.; PAVAN, C. Chromosome complements of some south brazilian species of *Drosophila*. **Proc N A S**, v. 29, p. 368-375, 1943.
- DOBZHANSKY, T. Experiments on Sexual Isolation in *Drosophila*: III. Geographic Strains of *Drosophila* Sturtevantii. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 30(11), p. 335–339, 1944.
- DURON, O.; LABBE, P.; BERTICAT, C.; ROUSSET, F.; GUILLOT S.; RAYMOND, M.; WEILL, M. High *Wolbachia* density correlates with cost of infection for insecticide resistant *Culex pipiens* mosquitoes. **Evolution**, v. 60, p. 303–314, 2006.
- DUTRA, H. L. C.; ROCHA, M. N.; DIAS, F. B. S.; MANSUR, S. B.; CARAGATA, E. P.; MOREIRA, L. A. *Wolbachia* blocks currently circulating zika virus isolates in brazilian *Aedes aegypti* mosquitoes. **Cell Host Microbe**, v. 19, p. 771–774, 2016.
- DYER, K. A; JAENIKE, J. Evolutionarily stable infection by a male-killing endosymbiont in *Drosophila innubila* molecular evidence from the host and parasite genomes. **Genetics**, v. 168(3), p. 1443–1455, 2004.
- EKWUDU, O., DEVINE, G. J., AASKOV, J.G.; FRENTIU, F.D. *Wolbachia* strain wAlbB blocks replication of flaviviruses and alphaviruses in mosquito cell culture. **Parasites Vectors**, v. 13, 54pp., 2020.

- FAST, E. M.; TOOMEY, M. E.; PANARAM, K.; DESJARDINS, D.; KOLACZYK, E. D.; FRYDMAN, H. M. *Wolbachia* enhance *Drosophila* stem cell proliferation and target the germline stem cell niche. **Science**, v. 334(6058), p. 990–992, 2011.
- FERRARI, J.; VAVRE, F. Bacterial symbionts in insects or the story of communities affecting communities. **Philos Trans R Soc Lond Ser B Biol Sci**, v. 366, p. 1389–1400, 2011.
- FIALHO, R. F.; STEVENS, L. Male-killing *Wolbachia* in a flour beetle. **Proc Biol Sci**, v. 267, p. 1469-1473, 2000.
- FLATAU, R.; SEGOLI, M.; HAWLENA, H. *Wolbachia* Endosymbionts of Fleas Occur in All Females but Rarely in Males and Do Not Show Evidence of Obligatory Relationships, Fitness Effects, or Sex-Distorting Manipulations. **Frontiers in Microbiology**, v. 12: 649248, 2021.
- FRY, A. J.; RAND, D. M. *Wolbachia* interactions that determine *Drosophila melanogaster* survival. **Evolution**, v. 56, n. 10, p. 1976–1981, 2002.
- FUNKHOUSER-JONES, L. J.; VAN OPSTAL, E. J.; SHARMA, A.; BORDENSTEIN, S. R. The maternal effect gene *Wds* controls *Wolbachia* titer in *Nasonia*. **Curr Biol**, v. 28, p. 1692-1702.e6, 2018.
- GARRIGAN, D.; KINGAN, S. B.; GENEVA, A. J.; ANDOLFATTO, P.; CLARK, A. G.; et al. Genome sequencing reveals complex speciation in the *Drosophila simulans* clade. **Genome Res**, v. 22, p. 1499–1511, 2012.
- GERTH, M. Classification of *Wolbachia* (Alphaproteobacteria, Rickettsiales): No evidence for a distinct supergroup in cave spiders. **Infect Genet Evol**, v. 43, p. 378–380, 2016.
- GERTH, M.; BLEIDORN, C. Comparative genomics provides a timeframe for *Wolbachia* evolution and exposes a recent biotin synthesis operon transfer. **Nat Microbiol**, v.2, p. 16241, 2016.
- GERTH, M.; GANSAUGE, M. -T.; WEIGERT, A.; BLEIDORN, C. Phylogenomic analyses uncover origin and spread of the *Wolbachia* pandemic. **Nat Commun**, v. 5, 5117, 2014.
- GHELELOVITCH, S. Genetic determinism of sterility in the cross-breeding of various strains of *Culex autogenicus* Roubaud. **CR Hebd Séances Acad Sci**, v. 234, p. 2386–2388, 1952.
- GIORDANO, R.; O'NEILL, S. L.; ROBERTSON, H. M. *Wolbachia* infections and the expression of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila sechellia* and *D. mauritiana*. **Genetics**, v. 140(4), p. 1307-1317, 1995.
- GLASER, R. L.; MEOLA, M. A. The native *Wolbachia* endosymbionts of *Drosophila melanogaster* and *Culex quinquefasciatus* increase host resistance to West Nile virus infection. **PLoS one**, v. 5, n. 8, p. e11977, 2010.



- GRAHAM, R. I.; WILSON, K. Male-killing *Wolbachia* and mitochondrial selective sweep in a migratory African insect. **BMC Evol Biol**, v. 12, 204, 2012.
- GRUNTENKO, N. E.; ILINSKY, Y. Y.; ADONYEVA, N. V.; BURDINA, E. V.; BYKOV, R. A.; MENSCHANOV, P. N.; RAUSCHENBACH, I. Y. Various *Wolbachia* genotypes differently influence host *Drosophila* dopamine metabolism and survival under heat stress conditions. **BMC Evol Biol**, v.17(Suppl 2):252, 2017.
- HAEGEMAN, A.; VANHOLME, B.; JACOB, J.; VANDEKERCKHOVE, T. T. M.; CLAEYS, M.; BORGONIE, G.; GHEYSEN, G. An endosymbiotic bacterium in a plantparasitic nematode: Member of a new *Wolbachia* supergroup. **Int J Parasitol**, v. 39, p. 1045–1054, 2009.
- HAINÉ, E. R.; PICKUP, N. J.; COOK, J. M. Horizontal transmission of *Wolbachia* in a *Drosophila* community. **Ecol Entomol**, v. 30, p. 464–472, 2005.
- HEATH, B. D.; BUTCHER, R. D. J.; WHITFIELD, W. G. F.; HUBBARD, S. F. Horizontal transfer of *Wolbachia* between phylogenetically distant insect species by a naturally occurring mechanism. **Curr Biol**, v. 9, p. 313–316, 1999.
- HEDGES, L.M.; BROWNLIE, J.C.; O'NEILL, S.L.; JOHNSON, K.N. *Wolbachia* and virus protection in insects. **Science**, v. 322(5902), p. 702, 2008.
- HE, Z.; ZHANG, H-B.; LI, S-T.; YU, W-J.; BIWOT, J.; YU, X-Q.; PENG, Y.; YU-WANG, Y-F. Effects of *Wolbachia* infection on the postmating response in *Drosophila melanogaster*. **Behav Ecol Sociobiol**, v. 72, p. 146, 2018.
- HERTIG, M; WOLBACH, S. B. Studies on Rickettsia-like micro-organisms in insects. **The journal of medical research**, v. 44, p. 329-374, 1924.
- HOFFMANN, A. A.; TURELLI, M.; HARSHMAN, L. G. Factors affecting the distribution of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*. **Genetics**, v. 126, p. 933-948, 1990.
- HOFFMANN, A. A.; CLANCY, D.; DUNCAN, J. Naturally occurring *Wolbachia* infection in *Drosophila simulans* that does not cause cytoplasmic incompatibility. **Heredity**, v. 76 (1), p. 1-8, 1996.
- HOFFMANN, A. A.; HERCUS, M.; DAGHER, H. Population dynamics of the *Wolbachia* infection causing cytoplasmic incompatibility in *Drosophila melanogaster*. **Genetics**, v. 148, p. 221, 1998.
- HOFFMANN, A A.; MONTGOMERY, B. L.; POPOVICI, J.; ITURBE-ORMAETXE, I. et al. Successful establishment of *Wolbachia* in *Aedes* populations to suppress dengue transmission. **Nature**, v. 476, n. 7361, p. 454–7, 2011.
- HOLDEN, P. R.; JONES, P.; BROOKFIELD, J. F. Evidence for a *Wolbachia* symbiont in *Drosophila melanogaster*. **Genetics Research**, v. 62(1), p. 23-29, 1993.
- HOSOKAWA, T.; KOGA, R.; KIKUCHI, Y.; MENG, X. Y.; AND FUKATSU, T. *Wolbachia* as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist. **Proc Natl Acad Sci U. S. A**, v. 107, p. 769–774, 2010.

- HUIGENS, M. E.; ALMEIDA, R. P.; BOONS, P. A. H.; LUCK, R. F.; STOUTHAMER, R. Natural interspecific and intraspecific horizontal transfer of parthenogenesis-inducing *Wolbachia* in *Trichogramma* wasps. **Proc Biol Sci**, v. 271, p. 509–515, 2004.
- HURST, G. D.; JIGGINS, F. M. Male-killing bacteria in insects: Mechanisms, incidence, and implications. **Emerg Infect Dis**, v. 6, p. 329–336, 2000.
- HURST, G. D.; JIGGINS, F. M. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts. **Proc Biol Sci**, v. 272, p. 1525–1534, 2005.
- HUSSAIN, M. et al. Effect of *Wolbachia* on replication of West Nile virus in a mosquito cell line and adult mosquitoes. **Journal of virology**, v. 87, n. 2, p. 851–8, 2013.
- JAENIKE, J. Coupled population dynamics of endosymbionts within and between hosts. **Oikos**, v. 118, p. 353–362, 2009.
- JAENIKE, J.; DYER, K. A.; REED, L. K. (2003) Within population structure of competition and the dynamics of male-killing *Wolbachia*. **Evol Ecol Res**, v. 5, p. 1023–1036, 2003.
- JIGGINS, F. M.; HURST, G. D.; SCHULENBURG, J. H.; MAJERUS, M. E. Two male-killing *Wolbachia* strains coexist within a population of the butterfly *Acraea encedon*. **Heredity**, v. 86, p. 161-166, 2001.
- JIGGINS, F.M. Male-killing *Wolbachia* and mitochondrial DNA: selective sweeps, hybrid introgression and parasite population dynamics. **Genetics**, v. 164, p. 5–12, 2003.
- JOHANOWICZ, D. L.; HOY, M. A. Molecular evidence for a *Wolbachia* endocytobiont in the predatory mite, *Metaseiulus occidentalis*. **J Cell Biochem**, v. 21A, p. 198, 1995.
- KAGEYAMA, D.; HOSHIZAKI, S.; ISHIKAWA, Y. Female-biased sex ratio in the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*: evidence for the occurrence of feminizing bacteria in an insect. **Heredity**, v. 81, p. 311-316, 1998.
- KAMBHAMPATI, S.; RAI, K. S.; VERLEYE, D. M. Frequencies of mitochondrial-DNA haplotypes in laboratory cage populations of the mosquito, *Aedes albopictus*. **Genetics**, v. 132, p. 205–209, 1992.
- KAUR, R.; SHROPSHIRE, J. D.; CROSS, K. L.; LEIGH, B.; MANSUETO, A. J.; STEWART, V.; BORDENSTEIN, S. R.; BORDENSTEIN, S. R. Living in the endosymbiotic world of *Wolbachia*: A centennial review. **Cell Host & Microbe**, v. 29(6), p. 879-893, 2021.
- KOBAYASHI, M. K. H.; BICUDO, H. E. M. C. Inversion polymorphism in laboratory strains and natural samples of *Drosophila sturtevantii* (*saltans* group, *sturtevantii* subgroup). **Cytobios**, v. 89, p. 7-20, 1997a.
- KOBAYASHI, M. K. H.; BICUDO, H. E. M. C. Reproductive incompatibilities among *Drosophila sturtevantii* laboratory stocks in mass mating and pair mating crosses. **SBPN Scientific Journal**, 1997b.

- KRIESNER, P.; HOFFMANN, A. A.; LEE, S. F.; TURELLI, M.; WEEKS, A. R. Rapid sequential spread of two *Wolbachia* variants in *Drosophila simulans*. **PLoS Pathog.**, v. 9(9):e1003607, 2013.
- KRIESNER, P.; HOFFMANN, A. A. Rapid spread of a *Wolbachia* infection that does not affect host reproduction in *Drosophila simulans* cage populations. **Evolution**, v. 72, n. 7, p. 1475–1487, 2018.
- LAI DOUDI, Y.; LEVASSEUR, A.; MEDKOUR, H.; MAALOU, M.; BEN KHEDHER, M.; SAMBOU, M.; BASSENE, H.; DAVOUST, B.; FENOLLAR, F.; RAOULT, D.; MEDIANNIKOV, O. An Earliest Endosymbiont, *Wolbachia massiliensis* sp. nov., Strain PL13 from the Bed Bug (*Cimex hemipterus*), Type Strain of a New Supergroup T. **Int J Mol Sci**, v.21(21):8064, 2020.
- LASSY, C. W.; KARR, T. L. Cytological analysis of fertilization and early embryonic development in incompatible crosses of *Drosophila simulans*. **Merch Dev**, v. 57, p. 47-58, 1996.
- LAVEN, H. Crossing Experiments with *Culex* Strains. **Evolution**, v. 5, p. 370, 1951.
- LEFOULON, E.; BAIN, O.; MAKEPEACE, B. L.; D'HAESE, C.; UNI, S.; MARTIN, C.; GAVOTTE, L. Breakdown of coevolution between symbiotic bacteria *Wolbachia* and their filarial hosts. **PeerJ**, v. 4:e1840, 2016.
- LEFOULON, E.; CLARK, T.; BORVETO, F.; PERRIAT-SANGUINET, M.; MOULIA C, SLATKO BE, GAVOTTE L. Pseudoscorpion *Wolbachia* symbionts: diversity and evidence for a new supergroup S. **BMC Microbiol.**, v. 20(1):188, 2020.
- LEGRAND, J.J.; JUCHAULT, P.; HEILY, G.; LE BOTE, C. Nouvelles données sur le déterminisme génétique et épigénétique de la monogénie chez le rustacé isopode terrestre *Armadillidium vulgare* Latr. **Genet Sel Evol**, v. 16 (1), p. 57-84, 1984.
- LEPAGE, D. P., METCALF, J. A.; BORDENSTEIN, S. R.; ON, J. M.; PERLMUTTER, J. I.; SHROPSHIRE, J. D.; LAYTON, E. M.; FUNKHOUSER-JONES, L. J.; BECKMANN, J. F.; BORDENSTEIN, S. R. Prophage WO genes recapitulate and enhance *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility. **Nature**, v. 543, p. :243–247, 2017.
- LI, S. J.; AHMED, M. Z.; LV, N.; SHI, P. Q.; WANG, X. M.; HUANG, J. L.; QIU, B. L. Plant mediated horizontal transmission of *Wolbachia* between whiteflies. **ISME J**, v. 11, p. 1019–1028, 2017.
- LINDSEY, A. R. I.; RICE, D.; BORDENSTEIN, S.; BROOKS, A.; BORDENSTEIN, S.; NEWTON, I. L. G. Evolutionary genetics of cytoplasmic incompatibility genes *cifA* and *cifB* in prophage WO of *Wolbachia*. **Genome Biol Evol.**, v. 10(2), p. 434–451, 2018.
- LO, N.; PARASKEVOPOULOS, C.; BOURTZIS, K.; O'NEILL, S. L.; WERREN, J.H.; BORDENSTEIN, S. R.; BANDI, C. Taxonomic status of the intracellular bacterium *Wolbachia pipientis*. **Int J Syst Evol Microbiol**, v. 57, p. 654-657, 2007.

- LÓPEZ-MADRIGAL, S.; DUARTE, E. H. Titer regulation in arthropod-Wolbachia symbioses. **FEMS Microbiol. Lett.** v. 366 (23), fnz232, 2020.
- MADI-RAVAZZI, L.; SEGALA, L. F.; ROMAN, B. E.; ALEVI, K. C. C.; PREDIGER, C.; YASSIN, A.; HUA-VAN, A. L.; MILLER, W. J. Integrative taxonomy and a new species description in the *sturtevanti* subgroup of the *Drosophila saltans* group (Diptera: Drosophilidae). **Zootaxa**, v. 4980(2):269292, 2021.
- MAISTRENKO, O. M.; SERGA, S. V.; VAISERMAN, A. M.; KOZERETSKA, I. A. Longevity-modulating effects of symbiosis: insights from *Drosophila*–*Wolbachia* interaction. **Biogerontology**, v. 17, p. 785-803, 2016.
- MAGALHAES, L.E.; BJÖRNBERG, A.J.S. Estudo da genitalia masculina de *Drosophila* do grupo *saltans* (Diptera). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 17, p. 435–450, 1957.
- MAGALHÃES, L. E. Notes on the taxonomy, morphology and distribution of *saltans* group of *Drosophila*, with description of four new species. **UT Publications** v. 6205, p. 135-154, 1962.
- MARKOV, A. V.; LAZEBNY, O. E.; GORYACHEVA, I. I.; ANTIPIN, M. I.; KULIVOC, A. M. Symbiotic bacteria affect mating choice in *Drosophila melanogaster*. **Animal Behaviour**, v. 77(5), p. 1011–1017, 2009.
- MARTINEZ, J.; LONGDON, B.; BAUER, S.; CHAN, Y.-S.; MILLER, W. J.; BOURTZIS, K.; TEIXEIRA, L.; JIGGINS, F. M. Symbionts commonly provide broad spectrum resistance to viruses in insects: a comparative analysis of *Wolbachia* strains. **PLoS Pathog**, v. 10: e1004369, 2014.
- MARTINEZ, J.; KLASSON, L.; WELCH, J. J.; JIGGINS, F. M. Life and Death of Selfish Genes: Comparative Genomics Reveals the Dynamic Evolution of Cytoplasmic Incompatibility. **Mol Biol Evol**, v. 38(1), p. 2-15, 2021.
- MARTINEZ, J.; OK, S.; SMITH, S.; SNOECK, K.; DAY, J. P.; JIGGINS, F. M. Should Symbionts Be Nice or Selfish? Antiviral Effects of *Wolbachia* Are Costly but Reproductive Parasitism Is Not. **PLoS Pathog**, v. 11(7):e1005021, 2015.
- MATA, R. A.; MCGEOCH, M.; TIDON, R. Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. **Biodivers Conserv**, v. 17, p. 2899, 2008.
- MATEOS, M.; CASTREZANA, S. J.; NANKIVELL, B. J.; ESTES, A. M.; MARKOW, T. A.; MORAN, N. A. Heritable endosymbionts of *Drosophila*. **Genetics**, v. 174(1), p. 363-376, 2006.
- MATEOS, M.; MONTOYA, H. M.; LANZAVECCHIA, S. B.; CONTE, C.; GUÍLLEN, K.; MORÁN-ACEVES, B. M.; TOLEDO, J.; LIEDO, P.; ASIMAKIS, E. D.; DOUDOUMIS, V.; KYRITSIS, G. A.; PAPADOPOULOS, N. T.; AUGUSTINOS, A. A.; SEGURA, D. F.; TSIAMIS, G. *Wolbachia pipientis* associated with Tephritid fruit flies pests: From basic research to applications. **Front Microbiol**, v. 11, p. 1-23, 2020.

MCGRAW, E. A.; MERRITT, D. J.; DROLLER, J. N.; O' NEILL, S. L. *Wolbachia* density and virulence attenuation after transfer into a novel host. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 99, p. 2918-2923, 2002.

MEANY, M. K.; CONNER, W. R.; RICHTER, S. V.; BAILEY, J. A.; TURELLI, M.; COOPER, B. S. Loss of cytoplasmic incompatibility and minimal fecundity effects explain relatively low *Wolbachia* frequencies in *Drosophila mauritiana*. **Evolution**, v. 73(6), p. 1278-1295, 2019.

MERCOT, H.; CHARLAT, S. *Wolbachia* infections in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*: polymorphism and levels of cytoplasmic incompatibility. **Genetica**, v. 120, p. 51–59, 2004.

MERÇOT, H.; POINSOT, D. Infection by *Wolbachia*: from passengers to residents. **C R Biol**, v. 332, p. 284–97, 2009.

METCALF, J. A.; JO, M.; BORDENSTEIN, S. R.; JAENIKE, J.; BORDENSTEIN, S. R. Recent genome reduction of *Wolbachia* in *Drosophila recens* targets phage WO and narrows candidates for reproductive parasitism. **PeerJ**, v. 2:e529, 2014.

MEYER, J. M.; HOY, M. A. *Wolbachia*-associated thelytoky in *Diaphorencyrtus aligarhensis* (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasitoid of the Asian citrus psyllid. **Florida Entomol**, v. 90, p. 776–779, 2007.

MILLER, W. J.; EHRMAN, L.; SCHNEIDER, D. Infectious speciation revisited: impact of symbiont-depletion on female fitness and mating behavior of *Drosophila paulistorum*. **PLoS Pathog.**, v. 6(12):e1001214, 2010.

MILLER, W. J.; RIEGLER, M. Evolutionary dynamics of wAu-like *Wolbachia* variants in neotropical *Drosophila* spp. **Appl Environ Microbiol**, v. 72(1), p. 826-835, 2006.

MIN, K.T.; BENZER, S. *Wolbachia*, normally a symbiont of *Drosophila*, can be virulent, causing degeneration and early death. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 94(20), p. 10792–10796, 1997.

MORAN, N. A.; MCCUTCHEON, J. P.; NAKABACHI, A. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. **Annu Rev Genet**, v. 42, p. 165–190, 2008.

NEGRI, I. *Wolbachia* as an “infectious” extrinsic factor manipulating host signaling pathways. **Front Endocrinol (Lausanne)**. v. 2, 2012.

NEWTON, I.L.G.; SLATKO, B.E. Symbiosis comes of age at the 10th biennial meeting of *Wolbachia* researchers. **Appl Environ Microbiol**, v. 5(8):e03071-18, 2019.

NIKOLOULI, K.; COLINET, H.; RENAULT, D.; ENRIQUEZ, T.; MOUTON, L.; GIBERT, P.; SASSU, F.; CACERES, C.; STAUFFER, C.; PEREIRA, R.; BOURTZIS, K. Sterile insect technique and *Wolbachia* symbiosis as potential tools for the control of the invasive species *Drosophila suzukii*. **J Pest Sci**, v. 91, p. 489–503, 2018.

NODA, H.; MIYOSHI, T.; ZHANG, Q.; WATANABE, K.; DENG, K.; HOSHIZAKI, S. *Wolbachia* infection shared among planthoppers (Homoptera: Delphacidae) and their

- endoparasite (Strepsiptera: Elenchidae): a probable case of interspecies transmission. **Mol Ecol**, v. 10, p. 2101–2106, 2001.
- OLANRATMANEE, P.; BAIMAI, V.; AHANTARIG, A.; TRINACHARTVANIT, W. Novel supergroup U *Wolbachia* in bat mites of Thailand. **Southeast Asian J Trop Med Public Health**, v. 52, p. 48-55, 2021.
- O'NEILL, S. L.; KARR, T. L. Bidirectional incompatibility between conspecific populations of *Drosophila simulans*. **Nature**, v. 348(6297), p. 178–180, 1990.
- O'NEILL, S. L.; GIORDANO, R.; COLBERT, A. M.; KARR, T. R.; ROBERTSON, H. M. 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. **Proc Nacl Acad Sci USA**, v. 89, p. 2699-2702, 1992.
- O'NEILL, S. L.; PETTIGREW, M. M.; SINKINS, S. P.; BRAIG, H. R.; ANDREADIS, T. G.; TESH, R. B. In vitro cultivation of *Wolbachia pipientis* in an *Aedes albopictus* cell line. **Insect Mol Biol**, v. 6(1), p. 33-39, 1997.
- O'NEILL, S. L.; RYAN, P. A.; TURLEY, A. P.; WILSON, G.; RETZKI, K.; ITURBE-ORMAETXE, I.; DONG, Y.; KENNY, N.; PATON, C. J.; RITCHIE, S. A.; BROWN-KENYON, J.; STANFORD, D.; WITTMEIER, N.; JEWELL, N. P.; TANAMAS, S. K.; ANDERS, K. L.; SIMMONS, C. P. Scaled deployment of *Wolbachia* to protect the community from dengue and other *Aedes* transmitted arboviruses. **Gates Open Research**, v. 2, p. 36, 2019.
- OSBORNE, S. E.; SAN LEONG, Y.; O'NEILL, S. L.; JOHNSON, K. N. Variation in antiviral protection mediated by diferente *Wolbachia* strains in *Drosophila simulans*. **PLoS Pathog**, v. 5(11):e1000656, 2009.
- PENARIOL, L. V.; MADI-RAVAZZI, L. Edge-interior differences in the species richness and abundance of drosophilids in a semideciduous forest fragment. **Springer Plus**, v. 2, p. 114, 2013.
- PEREIRA, T. N.; ROCHA, M. N.; SUCUPIRA, P. H. F.; CARVALHO, F. D.; MOREIRA, L. A. *Wolbachia* significantly impacts the vector competence of *Aedes aegypti* for Mayaro virus. **Sci Rep**, v. 8, 6889, 2018.
- PERLMUTTER, J. I.; BORDENSTEIN, S. R.; UNCKLESS, R. L.; LEPAGE, D. P.; METCALF, J. A.; HILL, T.; MARTINEZ, J.; JIGGINS, F. M.; BORDENSTEIN, S.R. The phage gene wmk is a candidate for male killing by a bacterial endosymbiont. **PLoS Pathog**, v. 15 (9): e1007936, 2019.
- PIETRI, J.; DEBRUHL, H.; SULLIVAN. The rich somatic life of *Wolbachia*. **Microbiology Open**, p. 1-14, 2016.
- RAYCHOUDHURY, R.; GRILLENBERGER, B.K.; GADAU, J.; BIJLSMA, R.; VAN DE ZANDE, L.; WERREN, J.H.; BEUKEBOOM, L.W. Phylogeography of *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera) indicates a mitochondrial–*Wolbachia* sweep in North America. **Heredity**, v. 104, p. 318–326, 2010.

REYNOLDS, K. T.; HOFFMANN, A. A. Male age, host effects and the weak expression or non-expression of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila* strains infected by maternally transmitted. **Genet Res**, v. 80, p. 79-87, 2002.

RICHARDSON K. M., SCHIFFER, M., ROSS, P. A., THIA, J. A. & HOFFMANN, A. A. Characterization of the first *Wolbachia* from the genus *Scaptodrosophila*, a male-killer from the rainforest species *S. claytoni*. **J Insect Sci**, v. 0, p. 1-13, 2022.

RIEGLER, M.; SIDHU, M.; MILLER, W. J.; O'NEILL, S. L. Evidence for a global *Wolbachia* replacement in *Drosophila melanogaster*. **Curr Biol**, v. 15, p. 1428–1433, 2005.

RIGAUD, T.; JUCHAULT, P. Success and failure of horizontal transfers of feminizing *Wolbachia* endosymbionts in woodlice. **J Evol Biol**, v. 8, p. 249–255, 1995.

ROSS, P. A.; TURELLI, M.; HOFFMANN, A. A. Evolutionary Ecology of *Wolbachia* Releases for Disease Control. **Annu Rev Genet**, v. 53, p. 93-116, 2019.

ROUSSET F.; BOUCHON, D.; PINTUREAU, B.; JUCHAULT, P.; SOLIGNAC, M. *Wolbachia* endosymbionts responsible for various alterations of sexuality in arthropods. **Proc R Soc London Ser B**, v. 250, p. 91–98, 1992.

ROUSSET, F.; SOLIGNAC, M. Evolution of single and double *Wolbachia* symbioses during speciation in the *Drosophila simulans* complex. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 92, p. 6389–6393, 1995.

ROY, V.; GIRONDOT, M.; HARRY, M. The distribution of *Wolbachia* in cubitermes (termitidae, termitinae) castes and colonies: A modelling approach. **PLoS ONE**, v. 10, e0116070, 2015.

ROWLEY, S.M.; RAVEN, R.J.; MCGRAW, E.A. *Wolbachia pipientis* in Australian Spiders. **Curr Microbiol**, v. 49, 2004.

SAEED, N.; BATTISTI, A.; MARTINEZ-SAÑUDO, I.; MORI, N. Combined effect of temperature and *Wolbachia* infection on the fitness of *Drosophila suzukii*. **Bull Insectology**, v. 71, n. 2, p. 161-169, 2018.

SANAEI, E.; CHARLAT, S.; ENGELSTÄDTER, J. *Wolbachia* host shifts: routes, mechanisms, constraints and evolutionary consequences. **Biol Rev**, v. 96 (2), p. 433-453, 2020.

SAZAMA, E. J.; BOSCH, M. J.; SHOULDIS, C. S.; QUELLETTE, S. P.; WESNER, J. S. Incidence of *Wolbachia* in aquatic insects. **Ecol Evol**, v. 7, p. 1165-1169, 2017.

SCHOLZ, M.; ALBANESE, D.; TUOHY, K.; DONATI, C.; SEGATA, N.; ROTA-STABELLI, O. Large scale genome reconstructions illuminate *Wolbachia* evolution. **Nat Commun**, v. 11, p. 5235, 2020.

SEGALA, L. F. **Diferenciação populacional em *Drosophila sturtevantii* (subgrupo *sturtevantii*, grupo *saltans*) avaliada por morfometria geométrica da asa e do edeago**. 2019. Tese (Doutorado em Genética) – Instituto de Biociências, Letras e

Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto, 2019.

SERBUS, L. R.; FERRECCIO, A.; ZHUKOVA, M.; MCMORRIS, C. L.; KISELEVA, E.; SULLIVAN, W. A feedback loop between *Wolbachia* and the *Drosophila* gurken mRNP complex influences *Wolbachia* titer. **J Cell Sci**, v. 124(24), p. 4299–4308, 2011.

SERGA, S.; MAISTRENKO, O. M.; ROZHOK, A.; MOUSSEAU, T.; KOZERETSKA, I. Fecundity as one of possible factors contributing to the dominance of the wMel genotype of *Wolbachia* in natural populations of *Drosophila melanogaster*. **Symbiosis**, v. 63, p. 11-17, 2014.

SINTUPACHEE, S.; MILNE, J. R.; POONCHAISRI, S.; BAIMAI, V.; KITTAYAPONG, P. Closely related *Wolbachia* strains within the pumpkin arthropod community and the potential for horizontal transmission via the plant. **Microb Ecol**, v. 51, p. 294–301, 2006.

SIGNOR, S. Population genomics of *Wolbachia* and mtDNA in *Drosophila simulans* from California. **Sci Rep**, v. 7, 13369, 2017.

SHARON, G.; SEGAL, D.; RINGO, J. M.; HEFETZ, A.; ZILBER-ROSENBERG, I.; ROSENBERG, E. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 107(46), p. 20051–20056, 2010.

SHROPSHIRE, J. D.; ON, J.; LAYTON, EM.; ZHOU, H.; BORDENSTEIN, S. R. 2018. One prophage WO gene rescues cytoplasmic incompatibility in *Drosophila melanogaster*. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 115(19), p. 4987–4991, 2018.

SHROPSHIRE, J. D.; BORDENSTEIN, S. R. 2019. Two-By-One model of cytoplasmic incompatibility: synthetic recapitulation by transgenic expression of *cifA* and *cifB* in *Drosophila*. **PLOS Genet**, v. 15(6):e1008221, 2019.

SHROPSHIRE JD, KALRA M, BORDENSTEIN SR. Evolution-guided mutagenesis of the cytoplasmic incompatibility proteins: Identifying CifA’s complex functional repertoire and new essential regions in CifB. **PLoS Pathog**, v. 16(8): e1008794, 2020.

SMITH, M. A.; BERTRAND, C.; CROSBY, K.; EVELEIGH, E. S.; FERNANDEZ-TRIANA, J.; FISHER, B. L.; GIBBS, J.; HAJIBABAEI, M.; HALLWACHS, W.; HIND, K.; HRCEK, J.; HUANG, D-W.; JANDA, M.; JANZEN, D. H.; LI, Y.; MILLER, S. E.; PACKER, L.; QUICKE, D.; RATNASINGHAM, S.; RODRIGUEZ, J.; ROUGERIE, R.; SHAW, M. R.; SHEFFIELD, C.; STAHLHUT, J. K.; STEINKE, D.; WHITFIELD, J.; WOOD, M.; ZHOU, X. *Wolbachia* and DNA Barcoding Insects: Patterns, Potential, and Problems. **PlosOne**, v. 7, e36514, 2012.

SOLIGNAC, M.; VAUTRIN, D.; ROUSSET, F. Widespread occurrence of the proteobacteria *Wolbachia* and partial cytoplasmic incompatibility in *Drosophila melanogaster*. **Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie**, v. 317(5), p. 461-470, 1994.

STOUTHAMER, R.; BREEUWERT, J. A.; LUCK, R. F.; WERREN, J. H. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. **Nature**, v. 361, p. 66–68, 1993.



- STOUTHAMER, R. J.; BREEUWER, A. J.; HURST, G. D. D. *Wolbachia Pipientis*: Microbial Manipulator of Arthropod Reproduction. **Annu Rev Microbiol**, v. 53, p. 71-102, 1999.
- STRUNOV, A.; KISELEVA, E.; GOTTLIEB, Y. Spatial and temporal distribution of pathogenic *Wolbachia* strain wMelpop in *Drosophila melanogaster* central nervous system under different temperature conditions. **J Invertebr Pathol**, v. 114, p. 22–30, 2013.
- STRUNOV, A.; SCHMIDT, K.; KAPUN, M.; MILLER, W. J. Restriction of *Wolbachia* Bacteria in Early Embryogenesis of Neotropical *Drosophila* Species via Endoplasmic Reticulum-Mediated Autophagy. **mBio**. e0386321, 2022.
- SU, Q.; HU, G.; YUN, Y.; PENG, Y. Horizontal transmission of *Wolbachia* in *Hylyphantes graminicola* is more likely via intraspecies than interspecies transfer. **Symbiosis**, v. 2, p. 123-128, 2019.
- TADEI, W. J.; MOURÃO, C. A. Cyclic oscillations in population size of *Drosophila sturtevantii*. **Rev Brasil Genet**, v. 2, p. 149-164, 1981.
- TAN, C. H.; WONG, P. J.; LI, M. I.; YANG, H.; NG, L. C.; O'NEILL, S. L. wMel limits zika and chikungunya virus infection in a Singapore *Wolbachia*-introgressed *Ae. aegypti* strain, wMel-Sg. **Plos Negl Trop Dis**, 11(5): e0005496, 2017.
- TAYLOR, M. J.; BORDENSTEIN, S. R.; SLATKO, B. Microbe profile: *Wolbachia*: A sex selector, a viral protector and a target to treat filarial nematodes. **Microbiol (United Kingdom)**, v. 164, p. 1345–1347, 2018.
- THROCKMORTON, L. H. The phylogeny, ecology, and geography of *Drosophila* [A]. In: King 411 RC. Handbook of Genetics. **Plenum Press**., v. 3, p. 421-469, 1975.
- TEIXEIRA, L.; FERREIRA, A.; ASHBURNER, M. The bacterial symbiont *Wolbachia* induces resistance to RNA viral infections in *Drosophila melanogaster*. **PLoS Biol**, v. 6(12):e1000002, 2008.
- TOLLEY, S. J. A.; NONACS, P.; SAPOUNTZIS, P. *Wolbachia* horizontal transmission events in ants: what do we know and what can we learn? **Front Microbiol**, v. 10: 296, 2019.
- TOOMEY, M. E.; PANARAM, K.; FAST, E. M.; BEATTY, C.; FRYDMAN, H. M. Evolutionarily conserved *Wolbachia*-encoded factors control pattern of stem-cell niche tropism in *Drosophila ovaries* and favor infection. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 110, p. 10788–10793, 2013.
- TRAVA, B. M.; MATEUS, R. P.; MACHADO, L. P. B.; MADI-RAVAZZI, L. Moderate Population Structure in *Drosophila sturtevantii* from the South American Atlantic Forest Biome. **Zoological Studies**, v. 60, p. 1-13, 2021.
- TURELLI, M.; HOFFMANN, A. A. Rapid spread of an inherited incompatibility factor in California *Drosophila*. **Nature**, v. 353, p. 440–442, 1991.

- TURELLI, M.; HOFFMANN, A. A.; MCKECHNIE, S. W. Dynamics of cytoplasmic incompatibility and mtDNA variation in natural *Drosophila simulans* populations. **Genetics**, v. 132, p. 713–723, 1992.
- TURELLI, M.; HOFFMANN, A. A. Cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*: dynamics and parameter estimates from natural populations. **Genetics**, v. 140, p. 1319–1338, 1995.
- TURELLI, M.; LIPKOWITZ, J. R.; BRANDVAIN, Y. 2014. On the Coyne and Orr-origin of species: effects of intrinsic postzygotic isolation, ecological differentiation, X chromosome size, and sympatry on *Drosophila* speciation. **Evolution**, v. 68, p. 1176–1187, 2014.
- TURELLI, M.; COOPER, B. S.; RICHARDSON, K. M.; GINSBERG, P. S.; PECKENPAUGH, B.; ANTELOPE, C. X.; KIM, K. J.; MAY, M. R.; ABRIEUX, A.; WILSON, D.A.; et al. Rapid global spread of wRi-like *Wolbachia* across multiple *Drosophila*. **Curr Biol**, v. 28, p. 963-971.e8, 2018.
- UNCKLESS, R. L.; JAENIKE, J. Maintenance of a male-killing *Wolbachia* in *Drosophila innubila* by male-killing dependent and male-killing independent mechanisms. **Evolution**, v. 66(3), p. 678–689, 2012.
- VAN DEN HURK, A. F. et al. Impact of *Wolbachia* on infection with chikungunya and yellow fever viruses in the mosquito vector *Aedes aegypti*. **Plos Negl Trop Dis**, v. 6, n. 11, p. e1892, 2012.
- VANDEKERCKHOVE, T. T. M.; WATTEYNE, S.; WILLEMS, A.; SWINGS, J. G.; MERTENS, J.; GILLIS, M. Phylogenetic analysis of the 16S rDNA of the cytoplasmic bacterium *Wolbachia* from the novel host *Folsomia candida* (Hexapoda, Collembola) and its implications for *Wolbachia* taxonomy. **FEMS Microbiol Lett**, v. 180, p. 279–286, 1999.
- VAVRE, F.; FLEURY, F.; LEPETIT, D.; FOUILLET, P.; BOULE´TREAU, M. Phylogenetic evidence for horizontal transmission of *Wolbachia* in host-parasitoid associations. **Mol Biol Evol**, v. 16, p. 1711–1723, 1999.
- VENETI, Z.; CLARK, M. E.; ZABALOU, S.; KARR, T. L.; SAVAKIS, C.; BOURTZIS, K. Cytoplasmic incompatibility and sperm cyst infection in different *Drosophila-Wolbachia* associations. **Genetics**, v. 164, p. 545–552, 2003.
- WALKER, T.; JOHNSON, P. H.; MOREIRA, L. A.; ITURBE-ORMAETXE, I.; FRENTIU, F. D.; MCMENIMAN, C. J.; LEONG, Y. S.; DONG, Y.; AXFORD, J.; KRIESNER, P., et al. The wMel *Wolbachia* strain blocks dengue and invades caged *Aedes aegypti* populations. **Nature**, v. 476, p. 450–453, 2011.
- WANG, G.H.; JIA, L.Y.; XIAO, J.H.; HUANG, D.W. Discovery of a new *Wolbachia* supergroup in cave spider species and the lateral transfer of phage WO among distant hosts. **Infect. Genet Evol**, v. 41, p. 1–7, 2016.

- WANG, X.; XIONG, X.; CAO, W.; ZHANG, C.; WERREN, J. H.; WANG, X. Phylogenomic Analysis of *Wolbachia* Strains Reveals Patterns of Genome Evolution and Recombination. **Genome Biol Evol**, v. 12(12), p. 2508-2520, 2020.
- WEEKS, A. R.; MAREC, F.; BREEUWER, J. A. J. A mite species that consists entirely of haploid females. **Science**, v. 292, p. 2479–2482, 2001.
- WEINERT, L. A.; ARAUJO-JNR, E. V.; AHMED, M. Z.; WELCH, J. J. The incidence of bacterial endosymbionts in terrestrial arthropods. **Proc R Soc B**, v. 282(1807):20150249, 2015.
- WERREN, J. H. Biology of *Wolbachia*. **Annu Rev Entomol**, v. 42, p. 587-609, 1997.
- WERREN, J. H.; WINDSOR, D. M. *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? **Proc R Soc Lond B**, v. 267, p. 1277–1285, 2000.
- WERREN, J.H. Heritable microorganisms and reproductive parasitism. In: J S, editor. Microbial phylogeny and evolution: concepts and controversies: **Oxford University Press**, p. 290–315, 2005.
- WERREN, J. H.; BALDO, L.; CLARK, M. E. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. **Nat Rev Microbiol**, v. 6, p. 741–751, 2008.
- WOLFE, T. M.; BRUZZESE, D. J.; KLASSON, L.; CORRETTO, E.; LEČIĆ, S.; STAUFFER, C.; FEDER, J. L.; SCHULER, H. Comparative genome sequencing reveals insights into the dynamics of *Wolbachia* in native and invasive cherry fruit flies. **Mol Ecol**, v. 30(23), p. 6259-6272, 2021.
- XIAO, J. H.; WANG, N. X.; MURPHY, R. W.; COOK, J.; JIA, L. Y.; HUANG, D. W. *Wolbachia* infection and dramatic intraspecific mitochondrial DNA divergence in a fig wasp. **Evolution**, v. 66, p. 1907–1916, 2012.
- YEN, J. H.; BARR, A. R. New hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in *Culex pipiens* L. **Nature**, v. 232, p. 657-658, 1971.
- ZCHORI-FEIN, E.; ROUSH, R.T.; AND HUNTER, M.S. Male production induced by antibiotic treatment in *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae), an asexual species. **Experientia**, v. 48, p. 102–105, 1992.
- ZEH, D. M.; ZEH, J. A.; BONILLA, M. M. *Wolbachia*, sex ratio bias and apparent male killing in the harlequin beetle riding pseudoscorpion. **Heredity**, v. 95, p. 41-49, 2005.
- ZHOU, W.; ROUSSET. F.; O'NEIL, S. Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using *wsp* gene sequences. **Proc Biol Sci**, v. 265, p. 509–515, 1998.
- ZORZATO, S. V.; YASSIN, A.; MADI-RAVAZZI, L. Signature of climatic differentiation on mitochondrial DNA of *Drosophila sturtevantii*. **Mitochondrial DNA Part A**, v. 9, p. 1-9, 2022.

ZUG, R.; HAMMERSTEIN, P. Still a host of hosts for *Wolbachia*: analysis of recent data suggests that 40% of terrestrial arthropod species are infected. **PloS one**, v. 7, n. 6, p. e38544, 2012.

ZUG, R.; HAMMERSTEIN, P. Bad guys turned nice? A critical assessment of *Wolbachia* mutualisms in arthropod hosts. **Biological Reviews**, v. 90, p. 89-111, 2015.