



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA  
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

**ROZZANNA ESTHER CAVALCANTI REIS DE FIGUEIREDO CHAVES**

**Diversidade genética de térmitas (Blattodea: Isoptera) em fragmentos de Floresta  
Atlântica: A permeabilidade da matriz urbana**

JOÃO PESSOA

2025

ROZZANNA ESTHER CAVALCANTI REIS DE FIGUEIREDO CHAVES

**Diversidade genética de térmitas (Blattodea: Isoptera) em fragmentos de Floresta Atlântica: A permeabilidade da matriz urbana**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Vasconcellos

Segundo orientador: Prof. Dr. Ricardo Koroiva

Coorientadora: Dra. Alane Ayana Vieira de Oliveira Couto

JOÃO PESSOA

2025

**Catálogo na publicação**  
**Seção de Catalogação e Classificação**

C512d Chaves, Rozzanna Esther Cavalcanti Reis de  
Figueiredo.

Diversidade genética de térmitas (Blattodea:  
Isoptera) em fragmentos de Floresta Atlântica : a  
permeabilidade da matriz urbana / Rozzanna Esther  
Cavalcanti Reis de Figueiredo Chaves. - João Pessoa,  
2025.

82 f. : il.

Orientação: Alexandre Vasconcellos, Ricardo Koroiva.  
Coorientação: Alane Ayana Vieira de Oliveira Couto.  
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Ecossistema urbano - Áreas de proteção. 2.  
Fragmentação ambiental. 3. Genética de populações. I.  
Vasconcellos, Alexandre. II. Koroiva, Ricardo. III.  
Couto, Alane Ayana Vieira de Oliveira. IV. Título.


UFPB/BC

CDU 502.15(043)

## Ata da 178ª Apresentação e Banca de Defesa de Doutorado de Rozzanna Esther Cavalcanti Reis de Figueiredo Chaves

Ao(s) vinte e cinco dias do mês de março de dois mil e vinte e cinco, às 14:00 horas, no(a) ambiente virtual, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **Rozzanna Esther Cavalcanti Reis de Figueiredo Chaves**, candidato(a) ao grau de Doutor(a) em Ciências Biológicas. A banca examinadora foi composta pelos seguintes membros: **Dr. Alexandre Vasconcellos (Orientador- UFPB-PB); Dra. Adriana Coletto Morales (FCAV-UNESP); Dr. Ives Haifig (Universidade Federal do ABC – UFABC); Dr. Tássio Brito de Oliveira (UFPB/PB) e o Dr. Felipe Magalhães (UFPB/PB)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra ao(à) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **Rozzanna Esther Cavalcanti Reis de Figueiredo Chaves**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado **“Diversidade genética de térmitas (Blattodea: Isoptera) em fragmentos de Floresta Atlântica: A permeabilidade da matriz urbana”**. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito APROVADA. Perante o resultado proclamado, os documentos da banca foram preparados para trâmites seguintes. Encerrados os trabalhos, nada mais havendo a tratar, eu, orientador(a), como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.


João Pessoa, 25/03/2025.

Documento assinado digitalmente  
 **ALEXANDRE VASCONCELLOS**  
Data: 25/03/2025 17:21:00-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Orientador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **IVES HAIFIG**  
Data: 25/03/2025 17:53:07-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **FELIPE DE MEDEIROS MAGALHAES**  
Data: 25/03/2025 18:13:57-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **TASSIO BRITO DE OLIVEIRA**  
Data: 25/03/2025 18:18:31-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **ADRIANA COLETTI MORALES**  
Data: 25/03/2025 21:40:07-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **ROZZANNA ESTHER CAVALCANTI REIS DE FIGUE**  
Data: 27/03/2025 13:05:26-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Rozzanna Esther Cavalcanti Reis de Figueiredo Chaves  
(discente ciente do resultado)

(Em modo de webconferência, as assinaturas digitalizadas são certificadas pelo presidente da banca)

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, fonte de toda sabedoria e força, por me guiar ao longo desta jornada acadêmica. A Tua luz e energia guiaram o meu caminho e a minha fé em Ti me deu coragem para enfrentar os desafios.

Alexandre Vasconcellos pela amizade, ensinamentos... Com mente no multiverso, de uma inteligência peculiar, agradeço por fazer parte da minha trajetória acadêmica, de colega à mentor científico, uma honra!

Agradeço a Alane Couto pelas ricas trocas, minha total admiração ao seu jeito sereno, assertivo e objetivo de orientar.

A Wellington Fava e Ricardo Koroiva pelas sugestões, contribuições, muito obrigada!

Agradeço a Matilde Ernesto pela colaboração nas coletas, desenvolvimento dos textos e suporte psicológico e científico.

A Israel Soares pelas ricas contribuições, gratidão!

A equipe do LabTermes, além das interações científicas, pelo contato diário, pelos risos e acolhimento. Solicitei muito “auxílio aos universitários” e TODOS sempre dispostos a me socorrer, o quanto eu aprendi com cada um de vocês. Meu profundo agradecimento!

A Gabriel de Sá, pela parceria, companheirismo e por estarmos juntos nesta jornada (pós). Você foi propulsor dos meus estudos. Agradeço imensamente!

Agradeço aos professores do PPGCB, pelos ensinamentos.

Aos servidores da pós Franklin Silva, Josias Xavier e em especial, a minha amiga Patrícia Almeida, por prestarem apoio e estarem sempre disponíveis a me auxiliar. Meu muitíssimo obrigada!

Ao senhor Josenildo Felipe, por manter o nosso ambiente de estudo frequentável, pela presteza sempre que solicitado, eu o agradeço.

A minha filha Júlia Figueiredo, que muitas vezes teve que me cobrir no papel de mãe de Léo, sem você, eu não concluiria as disciplinas, não teria tempo para estudar. E se no passado, você foi um hiato nos meus estudos, na atualidade, você é uma ponte para que eu me realize profissionalmente. Imensamente, grata a você!

João Pedro Figueiredo por todo suporte tecnológico, meu filho, muito obrigada!

Ao meu pai Mozart Figueiredo (in memorian), que não teve oportunidade de concluir nem o ensino fundamental e sonhava com um filho(a) “doutor(a)”. Esse desejo me impulsionou, agradeço-te!

Maria dos Anjos Figueiredo, mulher de pulso forte, guerreira muito à frente do seu tempo, provedora, lutadora e que muito me inspirou. Minha mãe, meu muito obrigada por TUDO!

Expresso a minha gratidão à Pró-Reitoria de Pesquisa da UFPB (PROPESQ), que financiou o projeto Produtividade em Pesquisa 04/2021, cujo fomento auxiliou na realização da parte molecular do doutorado. Agradeço também à CNPq pela bolsa de doutorado, que desempenhou um papel crucial na minha jornada acadêmica, possibilitando que eu concluísse o meu doutorado.

## RESUMO

Os térmitas são organismos abundantes em florestas tropicais e importantes na dinâmica dos processos ecológicos relacionados ao fluxo de energia e ciclagem de nutrientes. O êxito da propagação de suas colônias depende diretamente da eficiência da revoada dos alados que, conseqüentemente, influencia no fluxo gênico entre as populações. Em ecossistemas fragmentados, como é o caso da Floresta Atlântica, esse fluxo gênico pode ser reduzido ou inexistente, o que tende a diminuir a diversidade genética das populações. Essa tese, estruturada em dois capítulos, pretendeu analisar o efeito da fragmentação do habitat na diversidade genética de populações de térmitas em quatro fragmentos de Floresta Atlântica, na Paraíba. No primeiro capítulo, avaliamos a influência da permeabilidade da matriz urbana sobre a dispersão de térmitas entre fragmentos de Floresta Atlântica, e para tanto realizamos coletas dos alados de térmitas em corpos d'água ou ativamente nas edificações em 57 pontos de João Pessoa. Dos espécimes amostrados, foram determinadas 43 espécies, sendo 16 xilófagos, 16 humívoros, sete intermediários xilófago/humívoro e quatro intermediários xilófago/folívoro, com alados de todas as espécies presentes nas áreas mais urbanizadas da cidade. Esse estudo preencheu algumas lacunas e promoveu *insights* sobre a biodiversidade de térmitas em ecossistemas urbanos. O segundo capítulo versa sobre a influência da matriz urbana na diversidade genética de térmitas e na conectividade funcional entre os fragmentos de Floresta Atlântica. Para isso, realizamos a genotipagem de quatro marcadores de microsatélites em 36 colônias, sendo quatro indivíduos amostrados em cada uma (N = 144), distribuídos entre *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (humívoro), *Embiratermes neotenicus* (Holmgren, 1906) (intermediário xilófago/humívoro) e *Nasutitermes corniger* (Mostchulsky, 1855) (xilófago). Constatamos fluxo gênico entre os remanescentes, sendo irrestrito para *N. corniger*, baixa restrição para *E. neotenicus* e restrição moderada para *A. banksi*, sendo 20% influenciada pela distância entre os fragmentos. A configuração estrutural da matriz urbana, no caso dos térmitas, favorece a conectividade funcional. Se tratando da Floresta Atlântica, uma das maiores florestas tropicais do planeta, é essencial ao expandir a matriz urbana buscar estratégias a fim de manter fragmentos para que permita a migração dos indivíduos, minimizando o isolamento das populações e futuras extinções das espécies, alinhando crescimento urbano à preservação da biodiversidade.

**Palavras-chave:** Áreas de proteção, ecossistema urbano, fragmentação ambiental, genética de populações, João Pessoa.

## ABSTRACT

Termites are abundant organisms in tropical forests and play an important role in the dynamics of ecological processes related to energy flow and nutrient cycling. The success of their colony propagation directly depends on the efficiency of the alate swarming, which consequently influences gene flow between populations. In fragmented ecosystems, such as the Atlantic Forest, this gene flow may be reduced or nonexistent, which tends to decrease the genetic diversity of populations. This thesis, structured in two chapters, aims to analyze the effect of habitat fragmentation on the genetic diversity of termite populations in four fragments of the Atlantic Forest in Paraíba. In the first chapter, we evaluate the influence of urban matrix permeability on termite dispersion between fragments of the Atlantic Forest. To this end, we collected alates from termites in water bodies or actively in buildings, across 57 points in João Pessoa. From the sampled specimens, 43 species were identified, including 16 wood-feeders, 16 soil-feeders, seven intermediate wood/humus, and four intermediate wood/leaves, with alates of all species present in the more urbanized areas of the city. This study provides insights and may fill gaps regarding termite biodiversity in urban ecosystems. The second chapter discusses the influence of the urban matrix on the genetic diversity of termites and the functional connectivity between fragments of the Atlantic Forest. For this, we performed genotyping using four microsatellite markers in 36 populations, with four individuals sampled ( $N = 144$ ), distributed among *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (soil-feeder), *Embirationes neotenicus* (Holmgren, 1906) (intermediate wood/soil-feeder), and *Nasutitermes corniger* (Mostchulsky, 1855) (wood-feeder). We found gene flow among the remnants, which was unrestricted for *N. corniger*, with low population structuring for *E. neotenicus* and moderate for *A. banksi*, with 20% influenced by the distance between fragments. The structural configuration of the urban matrix, in the case of termites, favors functional connectivity. Considering the Atlantic Forest, one of the largest tropical forests on the planet, it is essential to seek strategies to maintain fragments that allow for individual migration, minimizing population isolation and future species extinctions, aligning urban growth with biodiversity preservation.

**Keywords:** Environmental fragmentation, genetic variability, João Pessoa, population genetics, protected areas.



## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

**Figura 1** Os 57 pontos amostrais do município de João Pessoa, estado do Nordeste do Brasil. Em cada ponto um *buffer* circular de 400 metros (imagem superior esquerda) foi adotado para estimar o nível de urbanização dentro deles.....31

**Figura 2** Regressão entre o nível de urbanização e a riqueza de espécies de térmitas coletadas numa matriz urbana, no município de João Pessoa, estado do Nordeste do Brasil.....33

**Figura 3** Nível de urbanização por espécie (mediana, percentil e amplitude mínima e máxima) de alados de térmitas coletados numa matriz urbana, no município de João Pessoa, estado do Nordeste do Brasil. (K – Kalotermitidae; H – Heterotermitidae; A – Amitermitinae; C – Cylindrotermitinae; M – Microcerotermitinae; Ne – Neocapritermitinae; T – Termitidae; S – Syntermitinae; N – Nasutitermitinae; Ap – Apicotermitinae).....34

### Capítulo 2

**Figura 1** Localização dos fragmentos de Floresta Atlântica amostrados. 1- Parque Estadual Mata do Xém-Xém (XX); 2- Refúgio de Vida Silvestre da Mata do Buraquinho (MB); 3- Mata da UFPB (UF); 4- Parque Natural Municipal do Cuiá (CU).....52

**Figura 2** Espécies escolhidas para a realização do estudo: A - *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Apicotermitinae; Termitidae); B - *Embiratermes neotenicus* (Holmgren, 1906) (Syntermitinae; Termitidae); C - *Nasutitermes corniger* (Mostchulsky, 1855) (Nasutitermitinae; Termitidae). Com os respectivos ninhos em D, E e F.....53

**Figura 3** Distribuição dos *clusters* entre os fragmentos de Floresta Atlântica, numa matriz urbana no Nordeste do Brasil com estimativas para o melhor K, com respectivo *barplot* e as cores cada barra horizontal, que representa a proporção do genótipo individual atribuído a um determinado *cluster* (frações dos membros). Rede de conectividade com limite automático (0,25), baseados em Fsc gerado com software EDENetwork analisando as 12 colônias de *Anoplotermes banksi* (a, b, c); *Embiratermes neotenicus* (d, e, f) e *Nasutitermes corniger* (g, h, i). (\**barplots* para k = 3; k = 2 e k = 5 respectivamente e 1 MB; 2 UF; 3 CU e 4 XX).....59

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

**Tabela 1** Espécies, nível de urbanização da área onde as amostras foram coletadas, número de revoadas registradas, frequência de ocorrência (F) e grupos alimentares (GA) nas áreas de estudo, no município de João Pessoa, Paraíba, Brasil. GA = grupos alimentares. W = comedor de madeira (xilófago); S = comedor de húmus (humívoro); W/S = intermediário xilófago/humívoro; W/L = intermediário xilófago/folívoro.....35

### Capítulo 2

**Tabela 1** Fragmentos de Floresta Atlântica circundado por matrizes urbanas no estado da Paraíba, escolhidas para realização do estudo.....52

**Tabela 2** Caracterização de doze colônias de *Anoplotermes banksi*, *Embiratermes neotenicus* e *Nasutitermes corniger*, coletados em fragmentos de Floresta Atlântica circundados por uma matriz urbana no município de João Pessoa, PB, Brasil. N- número de alelos efetivos; Ho- heterozigosidade observada; He- heterozigosidade esperada; F- Índice de fixação; Np- número de alelos privados.....58

**Tabela 3** Probabilidade posterior para diferentes modelos construídos no GESTE considerando diferentes combinações de características da paisagem. Ab *Anoplotermes banksi*, En *Embiratermes neotenicus* e Nc *Nasutitermes corniger*. IC: Índice de circularidade e DCF: Distância entre o fragmento mais próximo.....60

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A	Amitermitinae
Ap	Apicotermitinae
<i>Ab</i>	<i>Anoplotermes banksi</i>
AMOVA	Análise de Variância Molecular
AQS	Sistema de reprodução assexuada
BC	Centralidade de intermediação
CU	Parque Natural Municipal do Cuiá
C	Cylindrotermitinae
DCF	Distância entre o fragmento mais próximo
DNA	Ácido Dessoxirribonucleico
dNTPs	Desoxirribonucleotídios
<i>En</i>	<i>Embiratermes neotenicus</i>
Equilíbrio de HW	Equilíbrio de Hardy-Weinberg
F	Índice de fixação
Fct	Divergência entre os grupos das áreas
Fsc	Divergência intrapopulacional
Fst	Divergência interpopulacional
GA	Grupo Alimentar
H	Heterotermitidae
He	Heterozigosidade esperada
Ho	Heterozigosidade observada
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
IC	Índice de circularidade
JP	João Pessoa
K	Cluster
K	Kalotermitidae
MCMC	Cadeias de Markov e Monte Carlo
M	Microcerotermitinae
MB	Refúgio de Vida Silvestre da Mata do Buraquinho
N	Número de alelos privados
N	Nasutitermitinae

N <sub>A</sub>	Número de alelos
<i>Nc</i>	<i>Nasutitermes corniger</i>
Ne	Neocapritermitinae
P	Probabilidade posterior
PCR	Reação em cadeia de polimerase
S	Humívoro
S	Syntermitinae
SEMAN	Secretaria Municipal de Planejamento
SSR	Sequência de repetições
T	Termitidae
UF	Mata da UFPB
W	Xilófago
W/L	Xilófago/Folívoro
W/S	Xilófago/Humívoro
XX	Parque Estadual Mata do Xém-Xém

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>13</b>
<b>REFERENCIAL TEÓRICO .....</b>	<b>15</b>
1. Mata Atlântica .....	15
2. Ecossistemas urbanos .....	16
3. Térmitas.....	17
4. Grupos alimentares.....	18
5. Genética de Populações.....	18
6. Microssatélites.....	19
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>20</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>20</b>
<b>CAPÍTULO 1: VOO DE DISPERSÃO DE TÉRMITAS EM UM ECOSSISTEMA URBANO DO NORDESTE DO BRASIL .....</b>	<b>26</b>
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>26</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>28</b>
2.1. Área de Estudo .....	28
2.2. Amostragem .....	29
2.3. Identificação.....	29
2.4. Grupos Alimentares.....	30
2.5. Distâncias do Voo.....	30
2.6. Níveis de Urbanização .....	31
2.7. Análises.....	32
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>32</b>
<b>4. DISCUSSÃO.....</b>	<b>36</b>
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>40</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>41</b>
<b>CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DA MATRIZ URBANA NA DIVERSIDADE GENÉTICA DE TÉRMITAS E NA CONECTIVIDADE FUNCIONAL ENTRE FRAGMENTOS DE FLORESTA ATLÂNTICA.....</b>	<b>48</b>
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>49</b>
<b>2. MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>51</b>
2.1. Área de Estudo .....	51
2.2. Espécies utilizadas neste estudo.....	52
2.3. Coleta de material biológico para análises moleculares.....	53
2.4. Análise molecular - extração, amplificação do DNA e genotipagem dos microssatélites.....	54

2.5. Análise estatísticas dos dados .....	54
2.5.1.    Diversidade genética .....	54
2.5.2.    Estrutura genética e conectividade populacional/funcional .....	55
2.6. Relação da diversidade genética com o tamanho, forma ou distâncias entre os fragmentos.....	56
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>56</b>
3.1. Diversidade genética .....	56
3.2. Estrutura genética e conectividade populacional/funcional .....	57
3.3. Relação da diversidade genética com o tamanho, forma ou distâncias entre os fragmentos.....	59
<b>4. DISCUSSÃO.....</b>	<b>60</b>
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>66</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>67</b>
<b>APÊNDICE A – CARACTERÍSTICAS DOS MARCADORES MICROSSATÉLITES NUCLEARES UTILIZADOS .....</b>	<b>75</b>
<b>APÊNDICE B – RESULTADOS GLOBAIS DAS ANÁLISES DE VARIÂNCIA MOLECULAR</b>	<b>78</b>
<b>APÊNDICE C – ANÁLISE DE VARIÂNCIA MOLECULAR (AMOVA) .....</b>	<b>79</b>
<b>APÊNDICE D – RESULTADOS DAS MÉDIAS DAS DIVERGÊNCIAS ENTRE AS FREQUÊNCIAS DOS ALELOS – <i>ANOPLITERMES BANKSI</i> .....</b>	<b>80</b>
<b>APÊNDICE E – RESULTADOS DAS MÉDIAS DAS DIVERGÊNCIAS ENTRE AS FREQUÊNCIAS DOS ALELOS – <i>EMBIRATERMES NEOTENICUS</i>.....</b>	<b>81</b>
<b>APÊNDICE F – RESULTADOS DAS MÉDIAS DAS DIVERGÊNCIAS ENTRE AS FREQUÊNCIAS DOS ALELOS – <i>NASUTITERMES CORNIGER</i> .....</b>	<b>82</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

A fragmentação ambiental atinge as florestas tropicais de todo o mundo (Taubert, 2018) e as principais causas apontadas para esse cenário de degradação são a exploração madeireira e a expansão agrícola e das populações humanas (Morris, 2010; Lewis; Edwards; Galbraith, 2015). O processo de urbanização, caracterizado pela atuação antrópica sob os ecossistemas, está dentre as principais causas da fragmentação e perda do habitat. A urbanização é um fenômeno generalizado que modifica drasticamente a estrutura da paisagem e as funções do ecossistema (Seto *et al.*, 2013), causando perda de espécies e homogeneização biótica (McKinney, 2006, 2008). Durante esse longo processo de perda e fragmentação do habitat, muitas regiões metropolitanas reconquistaram e dominaram as paisagens agrícolas que primeiro substituíram a floresta (Joly; Metzger; Tabarelli, 2014; Stevens, 2014). Estima-se que cerca de 70% da população brasileira vive em área de distribuição da Floresta Atlântica (Reis *et al.*, 2002; WWF, 2019) e, assim como em outras regiões do mundo, cidades e densos assentamentos mostram uma clara tendência de crescimento na Floresta Atlântica brasileira (Seto *et al.*, 2013; United Nations, 2015). Esse quadro vem sendo um pouco contrabalanceado pela transformação destes remanescentes de Floresta Atlântica das áreas urbanas em áreas protegidas nas esferas municipal, estadual ou federal (Enedino; Loures-Ribeiro; Santos, 2018).

O município de João Pessoa possui 817.511 habitantes (IBGE, 2020) e tem 210,45 km<sup>2</sup> de área territorial, apresentando uma densidade bruta de 32,02 habitantes/km<sup>2</sup>, que ocupa 78% da área urbana (SEMAN, 2010). A expansão urbana tem sido apontada como o maior fator de degradação da Floresta Atlântica na cidade, desde a sua fundação até o início da década de 1970 (385 anos) ocupou apenas 30% do seu território. Já nos últimos 37 anos (de 1971 a 2008), houve uma expansão urbana exacerbada que atingiu a ocupação de 76,1% da área do Município. A Cobertura Vegetal em 2005 tinha um índice geral de 59,15% e, nos últimos cinco anos, este número caiu para 30,67% em todo o território municipal, entre áreas públicas e privadas e seus remanescentes vegetais somam 3.439,58 hectares (SEMAN, 2010).

A urbanização causa a perda de espécies em todo o mundo, mas seus efeitos sobre a diversidade genética são pouco conhecidos para organismos de florestas tropicais. Os insetos sociais, por exemplo, especialmente os térmitas e as formigas, detacam-se por sua dominância ecológica global em ecossistemas terrestres, em termos de biomassa e impacto nas comunidades biológicas (Tuma; Eggleton; Fayle, 2019). Os térmitas (Blattodea: Isoptera) são eussociais e têm impacto ecológico significativo nos trópicos (Engel; Grimaldi; Krishna, 2009), sendo elementos-modelo para estudos voltados à conservação por apresentarem algumas

características: taxonomia viável, alta taxa de endemismo, fidelidade de habitat, grande abundância e papel importante no ecossistema, facilidade de amostragem através de protocolos padronizados e independência da sazonalidade, e forte suscetibilidade às alterações antrópicas (Constantino, 2005). As espécies de térmitas são categorizadas por hábito alimentar em: xilófagos - comedores de madeira, humívoros - comedores de solo, interface intermediário - comedores de madeira e folhas e intermediário - comedores de madeira e húmus. A depender de alguns fatores, como o hábito alimentar, os efeitos das perturbações no ambiente podem ser diferentes, por exemplo, os térmitas que se alimentam das partículas orgânicas do solo são altamente sensíveis a perturbações e ambientes áridos quando comparados aos térmitas que se alimentam de madeira (Wood *et al.*, 1982; Eggleton *et al.*, 2002; Davies *et al.*, 2003; Bourguignon *et al.*, 2017).

Devido à dispersão ativa restrita dos térmitas poder-se-ia esperar uma diferenciação genética considerável e variável entre populações próximas, em pequenas escalas espaciais (Brandl *et al.*, 2005). Os alados de térmitas são os principais responsáveis pela fundação de novas colônias e ampliação das áreas de distribuição das espécies (Lucena, 2019). Suas revoadas são resultado de diversas respostas comportamentais complexas, influenciadas inclusive por padrões climáticos regionais. Pressão atmosférica, umidade do solo, temperatura e densidade do ar apresentam efeitos significativos sobre as revoadas e, portanto, em escala local, as variáveis ambientais urbanas podem afetar a estrutura genética dos térmitas (Baudouin *et al.*, 2018). Tais revoadas ocorrem quando os alados saem das suas colônias em busca de um par (Tong *et al.*, 2017). Quando as revoadas são sincronizadas entre várias colônias da mesma espécie, há uma maior possibilidade de *outbreeding*, o que garante menores níveis de endogamia e maior variabilidade genética da população (Martius, 2003; Husseneder; Simms; Ring, 2006).

Linkando o poder de dispersão que é inerente a cada espécie de térmita à fragmentação ambiental proveniente da urbanização, espera-se que, em áreas mais urbanizadas, haverá uma baixa frequência de registros de espécies nativas e humívoras, predominando os alados das espécies pragas e xilófagos, e que haverá uma baixa diversidade de térmitas urbanos, quando comparados com inventários realizados nos fragmentos do município. Isso, pois, a configuração estrutural da fragmentação da floresta tropical no município de João Pessoa pode facilitar e/ou restringir encontros dos alados de térmitas dos diferentes grupos funcionais nessa matriz, o que pode aumentar o risco de extinção de dispersores com maior limitação em propagação e fundação de novas colônias, variando em resposta às condições ecológicas locais (Couto, 2018).

A utilização de ferramentas biomoleculares para estudos da variabilidade genética, tais



como marcadores baseados na amplificação do DNA via reação em cadeia de polimerase, podem auxiliar no avanço do conhecimento da organização da diversidade genética entre e dentro as populações (Mills; Tallmon, 1999). As repetições de sequência única (SSRs), com fácil detecção em PCR, e, quando associados a análises estatísticas, tornam-se amplamente utilizados para estudos populacionais. Existem variáveis peculiares que influenciam diretamente na variabilidade genética nas espécies de térmitas, sendo assim, numa análise, torna-se relevante considerar um conjunto de dados, tais como: (i) tipo de formação da colônia; (ii) potencial de dispersão e invasivo da espécie intimamente ligada ao hábito alimentar; (iii) tipo de reprodução, sexuada e/ou assexuada (com presença ou ausência do sistema AQS – sucessão assexuada das rainhas por partenogênese).

No geral, o sistema de criação adotado por uma colônia, o potencial de dispersão e invasivo atrelado ao seu hábito alimentar e de nidificar, e o tipo de reprodução proporcionam impacto sobre a genética e dinâmica da população de térmitas, influenciando o grau da variabilidade genética, bem como a extensão da relação genética entre companheiros de colônia (Dupont *et al.*, 2009). Em ambientes fragmentados, como a Floresta Atlântica, além dos fatores intrínsecos supracitados das espécies, as variáveis ambientais, tais como tamanho e distância entre os fragmentos, podem influenciar na conectividade funcional das populações das distintas guildas alimentares dos térmitas.

Muitos estudos mostraram que a expansão urbana promove a perda de espécies nativas (McKinney, 2006, 2008). Embora generalizações sobre o efeito da urbanização na diversidade das espécies sejam frequentemente elencados, os efeitos podem realmente variar com região, biomas e história de urbanização (Müller *et al.*, 2013). Esta lacuna de conhecimento limita nossa capacidade de alinhar a expansão urbana com a conservação da biodiversidade, que é particularmente relevante para aferir o potencial das regiões metropolitanas para salvaguardar a biodiversidade dentro de suas reservas de proteção da biodiversidade global (Enedino; Loures-Ribeiro; Santos, 2018).

## **REFERENCIAL TEÓRICO**

### **1. Mata Atlântica**

O bioma Mata Atlântica possui clima predominantemente tropical úmido, apresentando temperaturas médias elevadas ao longo de todo o ano, com precipitações pluviométricas que ocorrem de forma regular e bem distribuída (Tabarelli *et al.*, 2005). O relevo é composto por planaltos e serras. A Mata Atlântica possui grande relevância hidrográfica, pois abriga algumas

das maiores bacias do Brasil, incluindo as bacias do Paraná, Uruguai, Paraíba do Sul, Doce, Jequitinhonha e São Francisco (Marques; Grelle, 2021). É composta por diferentes fitofisionomias, sendo 79% distribuídas entre florestas tropical úmida, florestas de restinga, florestas de tabuleiro, manguezais e estuários (Stevens, 2014.; Enedino *et al.*, 2018), e o restante encontra-se dividido entre enclaves de cerrado, formações pioneiras e refúgios ecológicos (Capobianco, 2001).

O Domínio Mata Atlântica ocorre desde o estado do Rio Grande do Norte, no Nordeste brasileiro, até o Rio Grande do Sul, na Região Sul do país, se estendendo no Paraguai e na Argentina (Marques; Grelle, 2021). Essa floresta compreendia 20% do território brasileiro (Tabarelli, 2005), mas, após séculos de intervenção humana, restam menos 16% da cobertura original, distribuída em manchas florestais diminutas e, em sua grande maioria, distantes entre si (SOS Mata Atlântica, 2002). No geral, há ainda cerca de 16 milhões de hectares de florestas nativas mais preservadas, acima de 3 hectares, mas, ainda assim, esses remanescentes abrigam cerca de 1-8% da biodiversidade mundial (Ribeiro *et al.*, 2009; Marques; Grelle, 2021), sendo considerada o *hotspot* de diversidade mais ameaçado do mundo, em se tratando de florestas úmidas (Marques; Grelle, 2021; Almeida; Souza, 2023).

## **2. Ecossistemas urbanos**

Ecossistemas urbanos são áreas espacialmente heterogêneas, compostos por aglomerados de ecossistemas naturais e modificados antropicamente, onde ambos integram e interagem numa dada região (Forman; Godron, 1986). Atividades antrópicas, tais como expansão urbana, comprometem padrões estruturais de paisagem atingindo a integridade funcional, pois interfere nos processos ecológicos necessários para a persistência de populações e manutenções da biodiversidade e saúde dos ecossistemas naturais e que, consequentemente, promovem mudanças na diversidade e composição das comunidades (McGarigal, 1995). Na atualidade, a perda e a fragmentação de habitats é uma das maiores ameaças globais à biodiversidade, pois acarreta a desagregação de um habitat contíguo, subdividindo em manchas menores e mais isoladas.

O município de João Pessoa, localizado no estado da Paraíba, no Nordeste do Brasil (34°58' W, 7°15' S e 34°47' W, 6°54' S), abrange uma área de 63.000 hectares e possui uma população estimada em 1,2 milhão de habitantes (IBGE, 2022), com uma área territorial de 210,45 km<sup>2</sup>, sendo 78% dessa área urbana. Os fragmentos de vegetação urbana são remanescentes do Complexo da Floresta Atlântica, com 3.439 hectares ainda preservados (SEMAN, 2010), embora bastante fragmentados, entre áreas públicas e privadas (Andrade;

Medeiros; Adams, 2019). Apesar do Art. 229 da Lei de 1989, que proíbe construções com altura superior a 12,9 metros na orla até a terceira quadra, e do Plano Gestor que regulamenta as áreas de supressão vegetal na cidade, a expansão urbana é considerada o principal fator de degradação da Floresta Atlântica em João Pessoa. A maior parte da área urbana está pavimentada, com apenas 21,1% não pavimentada (Filipeia, 2023), resultando em um mosaico urbano caracterizado por construções mistas que incluem residências, indústrias, áreas comerciais, áreas verdes e fragmentos de vegetação (Andrade; Medeiros; Chiarello, 2020).

### 3. Térmitas

Os insetos sociais, especialmente térmitas e formigas, são organismos dominantes e estão entre os animais com maior biomassa nos ecossistemas terrestres (Tuma; Eggleton; Fayle, 2019; Rosenberg *et al.*, 2023). Térmitas são insetos eussociais abundantes no planeta, com quase 3000 espécies viventes descritas no mundo e apenas 3% são considerados pragas. O Brasil, conhecido por abrigar a maior biodiversidade do planeta (Nash, 2022), apresenta 348 espécies descritas e distribuídas em cinco famílias, de 13 existentes (Constantino, 2025): Heterotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae, sendo esta última a mais diversa e abundante.

Esses insetos estão entre os maiores decompositores de necromassa vegetal e engenheiros de ecossistemas em escalas regional e global, tendo uma influência direta e indireta na manutenção da biodiversidade de outros táxons, pois muitos predadores utilizam esses insetos como fonte de alimento, principalmente em épocas de seca e escassez de recursos (Monteiro, 2021; Grandcolas; Constantino; Pellens, 2024) e no fluxo de energia e nutrientes (Vasconcellos *et al.*, 2023).

Em ecossistemas urbanos, onde a perda de habitat e de espécies gera escassez de recurso alimentar, tende a surgir as espécies sinantrópicas, incluindo espécies de térmitas (Bandeira; Vasconcellos *et al.*, 2002; Constantino, 2002; Boulogne *et al.*, 2017; Santos, 2021; Vasconcellos *et al.*, 2023). Embora esses insetos sejam apontados como fonte nutricional para outros táxons, inclusive no meio urbano, a grande maioria das publicações envolvendo este grupo nesses ambientes está ligada aos danos e prejuízos causados em objetos, construções residenciais e comerciais, e métodos de controle de infestações (Santos, 2021). Sendo assim, estudos sobre a biodiversidade urbana de térmitas proporcionam *insights* futuros sobre a presença, funcionalidade e relevância deste táxon na matriz urbana.

As comunidades de térmitas da Mata Atlântica já foram foco de vários estudos (Canello *et al.*, 2014; Ernesto *et al.*, 2014; Feitosa *et al.*, 2021; Vasconcellos *et al.*, 2023). Mas, dada a

importância desses organismos para os ecossistemas em que estão inseridos, estudos de distribuição, riqueza de espécies, abundância, biomassa e grupos tróficos ainda são fundamentais para a identificação dos padrões de diversidade, bem como a implementação correta de medidas de conservação dos ambientes naturais.

#### **4. Grupos alimentares**

A categorização das espécies de térmitas por hábito alimentar pode variar de acordo com o autor. Donovan *et al.* (2001) propuseram uma classificação em quatro grupos, de acordo com o grau de humificação do recurso alimentar, sendo Grupo I – espécies pertencentes às famílias basais e que se alimentam de madeira morta e gramíneas; Grupo II – espécies pertencentes a família Termitidae com diversos hábitos alimentares que inclui madeira morta, gramíneas, serrapilheira e microepífitas; Grupo III – espécies pertencentes a família Termitidae que se alimentam das camadas superficiais do solo, ricas em matéria orgânica; Grupo IV – espécies pertencentes à família Termitidae que são consideradas verdadeiras humívoras, aparentemente ingerindo partículas minerais do solo.

Uma outra proposta, sugerida por Plaza (2019), classifica os grupos alimentares em cinco categorias, considerando hábitos alimentares: (1) W = comedores de madeira que se alimentam de madeira e serrapilheira; (2) L = comedores de folhas que cortam material vegetal vivo durante o forrageamento para se nutrir; (3) S = comedores de solo que se nutrem de partículas orgânicas em decomposição e solo; (4) W/S = comedores de interface madeira/solo que usam madeira em estágio avançado de decomposição; e (5) I = térmitas inquilinos obrigatórios que se alimentam de compostos orgânicos das espécies construtoras de ninhos das quais são inquilinos. A caracterização desses grupos alimentares segue critérios adaptados de estudos anteriores (De Souza; Brown, 1994; Eggleton *et al.*, 1995; Vasconcellos *et al.*, 2010; Canello *et al.*, 2014).

Estudos realizados por Bourguignon *et al.* (2017) mostraram que os térmitas que se alimentam das partículas orgânicas do solo são altamente sensíveis a perturbações e ambientes áridos quando comparados aos térmitas que se alimentam de madeira, corroborando com estudos realizados (Wood *et al.*, 1982; Eggleton *et al.*, 2002; Davies *et al.*, 2003).

#### **5. Genética de Populações**

A Genética de Populações é uma ciência que permite aplicabilidade das leis de Mendel, considerando a origem, proporção e composição da diversidade genética presente nas populações inteiras de uma gama de organismos, sendo essas, naturais ou experimentais, distribuídas em ambientes diversos com a variação do tempo (Templeton, 2011; Freeland,

2020). Os polimorfismos em sequências de um mesmo segmento de DNA que são gerados por mecanismo de recombinação ou mutação, podem ser detectados e, portanto, estudados (Futuyma, 2005; Hartl; Clark, 2010).

Mecanismos de deriva genética, fluxo gênico e seleção natural influenciam a variabilidade dos alelos, que estão contidos coletivamente em todos os indivíduos e são cruciais para estruturação genética das populações. A diversidade genética é extremamente importante para evolução biológica, adaptação e conservação das espécies (Freeland, 2020). A dispersão das espécies aliada ao fluxo gênico mantém as populações como unidades coesas e as estimativas de diferenciação populacional nos permitem fazer inferências sobre o poder de dispersão inerente a cada espécie, sendo assim, dados genéticos moleculares de populações naturais podem nos dar insights sobre ecologia comportamental (Hartl; Clark, 2010).

As estruturas populacionais dos térmitas podem ser influenciadas por múltiplos fatores, tais como tipo de formação da colônia, potencial de dispersão, capacidade de aclimação à diferentes paisagens, intimamente ligada aos hábitos alimentares e de nidificação, e tipo de reprodução, sexuada e/ou assexuada (Matsuura, 2011; Matsuura *et al.*, 2009). Estas vêm sendo amplamente estudadas e reportadas (Reilly, 1987; Husseneder *et al.*, 1998, 2005; Thorne *et al.*, 1999; Goodisman; Crozier, 2002; Vargo; Husseneder; Grace, 2003; Vargo, 2003; Fournier *et al.*, 2016).

## 6. Microssatélites

Marcadores do tipo microssatélites (SSR – *Simple Sequence Repeats*) são repetições em *tandem* de 1 a 6 nucleotídeos que podem ser classificados de acordo com seu tamanho e o tipo de unidade de repetição (Litt; Luty, 1989; Tautz, 1989; Edwards *et al.*, 1991; Jacob; Lindpaintner; Kusumir, 1991). Eles são frequentes tanto em organismos procariotos, como também são comuns nos genomas nucleares e organelares de organismos eucariotos (Zane; Bargelloni; Artanello, 2002). Por serem abundantes no genoma, fáceis de automatizar e codominantes, os SSR podem se diferenciar entre indivíduos homozigotos e heterozigotos, multialélicos, robustos e reprodutíveis, com elevada taxa mutacional (Buschiazzi; Gemmell, 2006).

Os padrões de polimorfismo exibidos pelos SSR são maiores do que qualquer outro sistema de marcador contemporâneo. Microssatélites são amplamente utilizados para avaliar a estruturação genética de populações naturais, mapeamento e análises de similaridade e, ainda, distâncias genéticas, frequência de fenômenos migratórios, o afinamento demográfico, a redução do tamanho efetivo de uma população, a diagnose de hibridismo e biologia forense,

sendo importantes ferramentas em estratégias conservacionistas. Segundo Whittaker *et al.* (2003), o desenvolvimento de SSRs para uma dada espécie abre possibilidades para sua aplicação em estudos populacionais de outras espécies que são filogeneticamente relacionadas, bem como elucidam sobre a biologia reprodutiva e ecologia das espécies, pois podem estimar a conectividade entre as populações através das estatísticas hierárquica (Weir; Cockerham, 1984). Desta forma, podem nortear programas de conservação, que envolve preservação, recuperação e manejo de áreas.

## OBJETIVOS

Geral:

Avaliar o efeito da matriz urbana sobre a dispersão e estrutura genética das populações de térmitas de distintos grupos funcionais em fragmentos de Floresta Atlântica, no Estado da Paraíba.

Específicos:

- a. Avaliar a biodiversidade de alados presentes na matriz urbana;
- b. Relacionar a biodiversidade dos alados urbanos com o nível de urbanização dos bairros amostrados, no município de João Pessoa, Nordeste brasileiro;
- c. Avaliar se há permeabilidade da matriz urbana;
- d. Verificar se a presença da matriz urbana influencia o fluxo gênico entre as populações distribuídas pelos fragmentos de Floresta Atlântica;
- e. Avaliar a diversidade genética intra e interpopulacional em espécies de térmitas pertencentes a distintos grupos alimentares, em quatro fragmentos de Floresta Atlântica localizados estado da Paraíba, Nordeste do Brasil;
- f. Estimar se os fatores abióticos, tamanho do fragmento, índice de circularidade e proximidade entre os fragmentos influenciam na diversidade genética.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, A. M.; SOUZA, A. F. Northern Atlantic Forest: conservation status and perspectives. *In*: PEREIRA FILHO, G. A. *et al.* (org.). **Animal Biodiversity and Conservation in Brazil's Northern Atlantic Forest**. Springer, Cham, 2023. p. 7-22. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1_2). Acesso em: 10 fev. 2024.
- ANDRADE, A.C.; MEDEIROS, W.; ADAMS, M. Urban forest fragments as unexpected sanctuaries for the rare endemic ghost butterfly from the Atlantic Forest. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 18, p. 10767-10776, 2019.

- BANDEIRA, A. G.; VASCONCELLOS, A. A quantitative survey of termites in a gradient of disturbed highland forest in Northeastern Brazil (Isoptera). **Sociobiology**, v. 39, n. 3, p. 429–439, 2002.
- BAUDOUIN, G. *et al.* Spatial and genetic distribution of a north American termite, *Reticulitermes flavipes*, across the landscape of Paris. **Urban Ecosystems**, v. 21, p. 751–764, 2018.  
<https://doi.org/10.1007/s11252-018-0747-9>
- BOURGUIGNON, T. *et al.* Ant and termite communities in isolated and continuous forest fragments in Singapore. **Insectes Sociaux**, v. 64, p. 505–514, 2017.
- BRANDL, R. *et al.* High gene flow between populations of *Macrotermes michaelsoni* (Isoptera, Termitidae). **Insectes Sociaux**, v. 52, p. 344–349, 2005.
- BUSCHIAZZO, E.; GEMMELL, N.J. The rise, fall and renaissance of microsatellites in eukaryotic genomes. **Bioessays**, v. 28, p. 1040–1050, 2006.
- CANCELLO, E. M. *et al.* Latitudinal variation in termite species richness and abundance along the Brazilian Atlantic Forest hotspot. **Biotropica**, v. 46, n. 4, p. 1–10, 2014.
- CAPOBIANCO, J. P. R. **Dossiê Mata Atlântica 2001**. São Paulo: Ispis Gráfica e Editora, 2001. 409 p.
- CONSTANTINO, R. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. *In*: SCARIOT, A.O.; SOUSA-SILVA, J. C.; FELFILI, J. M. (org.). **Biodiversidade, ecologia, e conservação do cerrado**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. cap. 19, p. 319–333.
- CONSTANTINO, R. **Termite Database**. Disponível em: <<http://termitologia.net>>. Acesso em: 20 ago. 2024.
- CONSTANTINO, R.; ACIOLI, A. N. S.; SCHMIDT, K.; CUEZZO, C.; CARVALHO, S. H. C.; VASCONCELLOS, A. A taxonomic revision of the Neotropical termite genera *Labiotermes* Holmgren and *Paracornitermes* Emerson (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Zootaxa**, v. 1340, p. 1–44, 2006.
- COUTO, A. A. V. O. **Térmitas em fragmentos de floresta atlântica: estrutura das taxocenoses, variabilidade genética e efeitos da matriz de cana-de-açúcar sobre o isolamento de populações**. 2018. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas: Zoologia) - Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2018. Disponível em: <https://repositorio.ufpb.br/jspui/handle/123456789/15162>.
- DAVIES, R. G. *et al.* Evolution of termite functional diversity analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 847–877, 2003.
- DE SOUZA, O. F. F.; BROWN, V. K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, v. 10, n. 2, p. 197–206, 1994.
- DONOVAN, S. E. *et al.* Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Ecological Entomology**, v. 26, p. 356–366, 2001.
- DUPONT, L.; ROY, V.; KALI, E.; HARRY, B. Genetic variability of the soil-feeding termite *Labiotermes labralis* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Amazonian primary forest and remnant patches. **Insect Conservation and Diversity**, v. 2, p. 53–61, 2009.
- EDWARDS, A.; CIVITELLO, A.; HAMMOND, H. A.; CASKEY, C. T. DNA typing and genetic mapping with trimeric and tetrameric tandem repeats. **American Society of Human Genetics**, v. 49, p. 746–756, 1991.

EGGLETON, P. *et al.* Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 90, n. 2, p. 189–202, 2002.

EGGLETON, P. *et al.* The Diversity, Abundance and Biomass of Termites under Differing Levels of Disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, Southern Cameroon. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, v. 351, n. 1335, p. 51–68, 1996.

ENEDINO, T. R.; LOURES-RIBEIRO, A.; SANTOS, B. A. Protecting biodiversity in urbanizing regions: The role of urban reserves for the conservation of Brazilian Atlantic Forest birds. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n.1, p. 17-23, 2018.

ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, K. Termites (Isoptera): Their Phylogeny, Classification, and Rise to Ecological Dominance. **American Museum of Natural History**, v. 2009, n. 3650, p.1-27, 2009.

ERNESTO, M.V. *et al.* High termite richness in an urban fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 3, p. 1-6, 2014.

FEITOSA, R. M. *et al.* Social insects of the Atlantic Forest. In: MARQUES, M.C.M., GRELLE, C.E.V. (eds) **The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest**. Springer, Cham, 2021. p. 151-183. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_8). Acesso em: 03 jan. 2023.

FILIPEIA. **Atlas municipal**. João Pessoa: Filipeia – Mapas da Cidade. Disponível em: <https://filipeia.joaopessoa.pb.gov.br/>. Acesso em: 03 jan. 2023.

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

FORMAN, R. T. T. & GODRON, M. Landscape ecology. Wiley & Sons. Ed. New York, 1986.

FREELAND, J. R. **Molecular ecology**. John Wiley & Sons, 2020.

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

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

GRANDCOLAS, P.; CONSTANTINO, R.; PELLENS, R. Blattaria Burmeister, 1829. In: CASARI, S. A.; CONSTANTINO, R. (org.). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2. ed. rev. e ampl. Editora INPA, 2024. cap. 23, p. 329–351.

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

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

HUSSENER, C.; SIMMS, D.M.; RING, D.R. Genetic diversity and genotypic differentiation between the sexes in swarm aggregations decrease *inbreeding* in the Formosan subterranean termite. **Insectes Sociaux**, v. 53, p. 212-219, 2006.



IBGE. **Instituto Brasileiro De Geografia e Estatística**. Disponível em:

<http://www.ibge.gov.br/cidadesat/topwindow.htm?1>. Acesso em: 20 jun. 2022.

JACOB, H. J.; LINDPAINTNESR, K.; KUSUMIR, E. L., *et al.* Genetic mapping of a gene causing hypertension in the stroke-prone spontaneously hypertensive rat. **Cell**, v. 67, n. 1, p. 213–224, 1991.

JOLY, C. A.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New phytologist**, v. 204, n. 3, p. 459–473, 2014.

LEWIS, S. L.; EDWARDS, D. P.; GALBRAITH, D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, v. 349, n. 6250, p. 827–832, 2015.

LITT, M.; LUTY, J. A. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. **American journal of human genetics**, v. 44, n. 3, p. 397–401, 1989.

LUCENA, E. F. **Efeitos em curto prazo das variáveis climáticas sobre a revoada de alados de térmitas capturados por armadilhas não atrativas**. 2019. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas: Zoologia) - Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2019. Disponível em: <https://repositorio.ufpb.br/jspui/handle/123456789/18832>.

MARQUES, M. C. M.; GRELLE, C. E.V. **The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest**. Springer, Cham, 2021.

MARTIUS, C. Rainfall and air humidity: non-linear relationships with termite swarming in Amazonia. **Amazoniana**, v. 17, n. 3/4, p. 387–397, 2003.

MATSUURA, K. Sexual and asexual reproduction in termites. In: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (org.). **Biology of termites: a modern synthesis**. 2 ed. Dordrecht: Springer, 2011. p. 255–277. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4\\_10](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_10). Acesso em: 06 mar. 2022.

MATSUURA, K., *et al.* Queen succession through asexual reproduction in termites. **Science**, v. 323, n. 5922, p. 1687, 2009.

MCKINNEY, M.L. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. **Urban ecosystems**, v. 11, p.161–176, 2008.

MCKINNEY, M.L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. **Biological conservation**, v. 127, n. 3, p. 247–260, 2006.

McGARIGAL, K. & MARKS, B. J. FRAGSTATSS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. U. S. Forest Service General Technical Report PNW 351, 1995.

MILLS, L. S.; TALLMON, D. A. The role of genetics in understanding forest fragmentation. In.: ROCHELLE, J. A.; LEHMANN, L. A.; WISNIEWSKI, J (ed.). **Forest fragmentation: wildlife and management implications**. Boston: Brill, 1999. p. 171–186.

MONTEIRO, S. R. P. **Térmitas e formigas como recursos perenes para a comunidade de lagartos em um ecossistema de caatinga**. 2021. Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) – Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa - 2021.

MORRIS, R.J. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1558, p. 3709–3718, 2010.

- MÜLLER, N.; IGNATIEVA, M.; NILON, C.H.; WERNER, P.; ZIPPERER, W.C. Patterns and trends in urban biodiversity and landscape design. *In: ELMQVIST, T. et al. (eds.). Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities*. Dordrecht: Springer, 2013. p. 453–459. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-007-7088-1\\_10](https://doi.org/10.1007/978-94-007-7088-1_10). Acesso em: 06 mar. 2022.
- NASH, M. H. **The 201 Most (& Least) Biodiverse Countries**. San Francisco: The Swiftest. Disponível em: <<https://theswiftest.com/biodiversity-index/>>. Acesso em: 31 dez. 2023.
- REILLY, L. M. Measurements of inbreeding and average relatedness in a termite population. **The American Naturalist**, v. 130, n. 3, p. 339-349, 1987.
- REIS, M.S. *et al.* Aspectos do manejo de recursos da Mata Atlântica no contexto ecológico, fundiário e legal. *In: SIMÕES, L.L.; LINO, C.F. (org.). Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais*. São Paulo: Editora SENAC, 2002. p. 159-172.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.
- ROSENBERG, Y. *et al.* The global biomass and number of terrestrial arthropods. **Science Advances**, v. 9, n. 5, p. eabq4049, 3 fev. 2023.
- SANTOS, M.N. Research on termites in urban areas: approaches and gaps. **Urban Ecosystems**, v. 23, n. 3, p. 587–601, 2021.
- SEMAM – Secretaria Municipal de Meio Ambiente/ DIEP/ PMJP. **Plano Municipal De Conservação e Recuperação Da Mata Atlântica**. João Pessoa: p.72,– PB, 2010.
- SETO, K.C. *et al.* A global outlook on urbanization. *In: ELMQVIST, T. et al. (eds.). Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities*. Dordrecht: Springer, 2013. p. 1–12. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-007-7088-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-94-007-7088-1_1). Acesso em: 05 de jan. 2022.
- STEVENS, P.O. **Dinâmica da Paisagem no Geossistema do Estuário do Rio Paraíba–Extremo Oriental das Américas**: Estimativas de Perdas de habitat e cenários de recuperação da Biodiversidade. Dissertação (Mestrado em Geografia) - Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2014.
- TABARELLI, M. *et al.* Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 695-700, 2005.
- TAUBERT, F. *et al.* Global patterns of tropical forest fragmentation. **Nature**, v. 554, p. 519– 522, 2018.
- TAUTZ, D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. **Nucleic acids research**, v. 17, p. 6463–6471, 1989.
- TEMPLETON, A. R. **Genética de populações e teoria microevolutiva**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2011. 705 p.
- THORNE, B. L.; TRANIELLO, J. F. A.; BULMER, M.; ADAMS, E. S. Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera Rhinotermitidae): a review of the evidence from behavioral, ecological, and genetic studies. **Ethology Ecology and Evolution**, v. 11, n. 2, p. 149-169, 1999.

TONG, R.L.; GRACE, J.K.; MASON, M.; KRUSHELNYCKY, P.D.; SPAFFORD, H.; AIHARA-SASAKI, M. Termite Species Distribution and Flight Periods on Oahu, Hawaii. **Insects**, v. 8, n. 2, p. 1-16, 2017.

TUMA, J.; EGGLETON, P.; FAYLE, T. M. Ant-termite interactions: an important but under-explored ecological linkage. **Biological reviews**, v. 95, n. 3, p. 1-18, 2019. <https://doi.org/10.1111/brv.12577>

UNITED NATIONS. **World Urbanization Prospects: the 2014 revision**. New York: United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division, 2015. 517 p.

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

VARGO, E. L.; HUSSENER, C.; GRACE, J. K. Colony and population genetic structure of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, in Japan. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 10, p. 2599-2608, 2003.

VASCONCELLOS, A. *et al.* Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 2, p. 298–302, fev. 2010.

VASCONCELLOS, A. *et al.* Termites from the Northern Atlantic Forest, Brazil: Ecology and Conservation. In: PEREIRA FILHO, G. A. *et al.* (Eds.). **Animal Biodiversity and Conservation in Brazil's Northern Atlantic Forest**. Springer, Cham, 2023. p. 121–132, 2023. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1_8). Acesso em: 10 fev. 2024.

WEIR, B. S.; COCKERHAM, C. C. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. **Evolution**, v. 38, n. 6, p. 1358, 1984.

WHITTAKER, J. C. *et al.* Likelihood-based estimation of microsatellite mutation rates. **Genetics**, v. 164, n. 2, p. 781–787, 2003.

WOOD, T. G. *et al.*, Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the Southern Guinea Savanna Vegetation zone of Nigeria. **Biotropica**, v. 14, n. 1, p. 25-39, 1982.

WORLD WIDE FUND FOR NATURE – W.W.F. **Ameaças à Mata Atlântica**. Disponível em: [https://www.wwf.org.br/natureza\\_brasileira/questoes\\_ambientais/biomas/bioma\\_mata\\_atl/bioma\\_mata\\_atl\\_ameacas](https://www.wwf.org.br/natureza_brasileira/questoes_ambientais/biomas/bioma_mata_atl/bioma_mata_atl_ameacas). Acesso em: 18 mar. 2019.

ZANE, L.; BARGELLONI, L.; ARTANELLO, T. P. Strategies for microsatellite isolation: A review. **Molecular Ecology**, v. 11, n. 1, p. 1-16, 2002.

## Capítulo 1: Voo de dispersão de térmitas em um ecossistema urbano do Nordeste do Brasil

### RESUMO

O voo dos térmitas alados representa a principal forma de dispersão das populações, e pode ser influenciado por múltiplos fatores, incluindo a dinâmica dos elementos climáticos e situação intrínseca da colônia. Praticamente toda a cidade de João Pessoa foi estabelecida em área de Floresta Atlântica, restando vários fragmentos dentro do seu perímetro urbano. Este estudo registrou os voos dos térmitas em uma matriz urbana e avaliou a sua relação com os diferentes níveis de urbanização. As amostragens foram realizadas durante três anos consecutivos (2019 a 2022) em 57 pontos da cidade de João Pessoa, Nordeste do Brasil. Os alados foram coletados durante o período chuvoso em piscinas ou corpos d'água, após quedas eventuais durante os voos, ou de forma ativa em prédios, residências e praças da cidade. Alados de 43 espécies de térmitas foram amostrados exclusivamente na matriz urbana, sendo 16 xilófagos, 16 humívoros, sete intermediários xilófago/humívoro e quatro intermediários xilófago/folívoro. Alados de todas as espécies foram amostrados nas regiões mais urbanizadas da cidade (75% a 100% de urbanização), sendo 36 espécies (83,7%) coletadas exclusivamente nesta região. Não houve relação entre o nível de urbanização e a riqueza de espécies de térmitas alados coletados na matriz. Diante dos resultados, duas hipóteses foram construídas: i) há uma elevada colonização da matriz urbana pelos térmitas, incluindo espécies mais associadas com os solos e a necromassa vegetal; e/ou ii) a dispersão dos alados no meio urbano é maior do que o esperado, favorecendo a ampla distribuição dos indivíduos provenientes dos fragmentos florestais presentes no perímetro da cidade e, possivelmente, o fluxo gênico entre as populações. Por fim, entre as espécies nativas, apenas *Nasutitermes corniger* é considerada praga na cidade, as demais atuam como decompositoras e são recursos para vários outros organismos, promovendo e auxiliando a manutenção da biodiversidade urbana.

**Palavras-chave:** Biodiversidade urbana, Floresta Atlântica, Isoptera, matriz urbana, nível de urbanização.

### 1. INTRODUÇÃO

A fragmentação e a perda de habitat atingem as florestas tropicais de todo o mundo (Taubert 2018). Neste sentido, a supressão de ecossistemas naturais para o estabelecimento e expansão urbana representa uma das ameaças mais relevantes à biodiversidade (Elmqvist et al.

2013; McDonald et al. 2013), pois trata-se um fenômeno generalizado que modifica drasticamente a estrutura da paisagem, alterando o seu microclima, impermeabilizando superfícies, modificando a intensidade da exposição à radiação solar, influenciando o curso dos ventos, provocando emissão de ruídos, poluição luminosa e, por fim, afetando as funções do ecossistema (McKinney 2008; Seto et al. 2013; MacGregor-Fors 2016). O processo de urbanização provoca a indisponibilidade e escassez de recursos nutricionais que afetam diretamente a diversidade das comunidades naturais (Giraudeau et al. 2014; McDonnell e MacGregor-Fors 2016), levando a extinção local de espécies e homogeneização biótica (McKinney 2006, 2008).

Durante o longo processo de perda e fragmentação de ecossistemas naturais, muitas regiões metropolitanas sobrepuaram as paisagens agrícolas que primeiro substituíram as florestas (Joly et al. 2014; Stevens 2014). No Brasil, estima-se que cerca de 70% da população viva em áreas de distribuição da Floresta Atlântica (Reis et al. 2002; WWF 2019), contribuindo para a destruição da vegetação nativa e fragmentação ambiental (Bezerra et al. 2022). Todavia, esse cenário de degradação tem sido atenuado pela criação de parques para recreação e unidades de conservação inseridos dentro das matrizes urbanas (Enedino et al. 2018).

Os insetos sociais, especialmente térmitas e formigas, são organismos dominantes e estão entre os animais com maior biomassa nos ecossistemas terrestres (Tuma et al. 2019; Rosenberg et al. 2023). Os térmitas estão entre os maiores decompositores de necromassa vegetal e engenheiros de ecossistemas em escalas regional e global, tendo uma influência direta e indireta na manutenção da biodiversidade de outros táxons e nos fluxos de energia e nutrientes (Vasconcellos et al. 2023). No entanto, em ecossistemas urbanos, a grande maioria das publicações envolvendo os térmitas está ligada aos danos e prejuízos causados em objetos, construções residenciais e comerciais e métodos de controle de infestações (Santos 2021).

A distribuição dos térmitas pelos ecossistemas naturais e alterados pelas atividades humanas está intimamente ligada à sua capacidade de fundação de novas colônias (Nutting 1969). Os voos de dispersão realizados por térmitas alados representam a principal via para a fundação de novas colônias e podem ser influenciados por múltiplos fatores, como os elementos climáticos (temperatura, pressão atmosférica, precipitação, densidade do ar), taxa de predação, competição por sítios de nidificação e características intrínseca da colônia (idade e estado nutricional) (Lucena 2019). Desta forma, em escala local, as variáveis dos ecossistemas urbanos, incluindo as peculiaridades da matriz urbana, podem afetar a estrutura genética das populações de térmitas (Baudouin et al. 2018).

No voo de dispersão, térmitas alados machos e fêmeas deixam as suas colônias, muitas

vezes em eventos massivos e sincronizados, em busca de novos sítios de nidificação para iniciar a fundação de uma nova colônia (Nutting 1969). Apesar de serem reportados como voadores ativamente pobres (Mill 1983), os alados de algumas espécies podem atingir mais de 20 m de altura (Bourguignon 2009) e podem aproveitar as correntes de ar ascendentes, aumentando a sua capacidade em transpor as barreiras impostas pelas árvores, construções e residências (Kruijter et al. 2000). Desta forma, a presença de alados de térmitas na matriz urbana pode trazer consigo vários *insights* sobre populações residentes e a conectividade funcional entre as populações dos fragmentos florestais e parques de recreação urbanos.

A união das informações sobre a biodiversidade de térmitas amostrados na matriz urbana, com os registros dos voos de dispersão, pode fornecer informações sobre as espécies residentes e a permeabilidade da matriz urbana. Isso, pois, a fragmentação da floresta tropical e o tipo de matriz podem aumentar o risco de extinção de dispersores (Couto et al. 2019), trazendo consigo alguns desafios no estabelecimento de novas colônias em áreas urbanizadas. Neste sentido, o voo de dispersão da comunidade de térmitas foi amostrado durante três anos na matriz urbana de João Pessoa, Nordeste do Brasil, buscando avaliar a biodiversidade de alados presentes na matriz urbana e a sua relação com o nível de urbanização de cada bairro da cidade. A nossa predição é que nas áreas mais urbanizadas haverá uma baixa frequência de registros de espécies nativas e humívoras, predominando os alados das espécies pragas e xilófagas. Também espera-se que, nessas áreas, haja uma baixa diversidade de térmitas em relação aos valores registrados no maior fragmento de Floresta Atlântica da cidade de João Pessoa (Ernesto et al. 2014).

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Área de Estudo**

O presente estudo foi realizado em 57 pontos dentro da região metropolitana de João Pessoa, estado da Paraíba, Nordeste do Brasil (34°58' W, 7°15' S e 34°47' W, 6°54' S), distribuídos em 43 bairros, nas 14 regiões do município. A área urbana estudada possui 63.000 ha, e tem uma população estimada em 1,2 milhão de pessoas (IBGE, 2022). Os fragmentos de vegetação urbana são remanescentes oriundos do Complexo Floresta Atlântica, restando 3.439 ha bastante fragmentados (Andrade et al. 2019). Atualmente, apenas 20% da vegetação está protegida por lei, e inclui fragmentos urbanos de florestas tropical úmida, florestas de restinga, florestas de tabuleiro, manguezais e estuários (Stevens 2014; Enedino et al. 2018). A área urbana em sua maioria encontra-se pavimentada, com apenas 21,1% não pavimentada (Filipeia 2023), formando um típico mosaico urbano que compreende construções mistas, com

residências, indústrias, áreas comerciais, áreas verdes e fragmentos de vegetação (Andrade et al. 2020).

O *sprawl* urbano do município de João Pessoa decorreu de forma peculiar, onde prédios superiores à 12,9 metros de altura são proibidos da beira mar até a terceira quadra, em toda a orla pessoense (Art. 229 da Lei 1989). Dentro da área municipal, ocorrem fragmentos de Floresta Atlântica distribuídos em Unidades de Conservação, parques urbanos, áreas de remanescente florestais e áreas prioritárias para conservação ou recuperação. Em suma, uma estrutura configurada em mosaico entre áreas verdes e concreto.

## **2.2. Amostragem**

A amostragem foi realizada durante os períodos chuvosos de 2019 a dezembro de 2022. Os alados de térmitas foram coletados em piscinas particulares (casas, apartamentos, clínicas de fisioterapia, clubes de natação, academias etc.) e/ou em corpos d'água espalhados pela matriz urbana. Para a execução dessa etapa do estudo, foi estabelecida uma rede de colaboração, dentro de uma perspectiva de ciência cidadã, composta por estudantes, professores e membros da população da cidade. Todos receberam treinamento básico para as amostragens dos alados em suas residências, incluindo confecção de etiquetas. Além disso, cada participante recebeu “kits de amostragem”, contendo pinça, frascos coletores e álcool 70%.

Cada residência/estabelecimento representou um dos 57 pontos de ocorrência dos voos de dispersão. Ao longo dos três anos, tendo em vista a oscilação do número de colaboradores e do surgimento da pandemia de COVID-19, alguns pontos foram incluídos e outros retirados. Após as coletas, as amostras foram entregues no Laboratório de Termitologia da UFPB. Não foi objetivo coletar quantitativamente os alados, pois isso seria impossível, tendo em vista a abundância de indivíduos da colônia envolvidos em cada evento de voo. Por isso, foi registrado apenas a presença das espécies em cada ponto de amostragem.

## **2.3. Identificação**

As espécies foram determinadas utilizando literatura especializada, incluindo revisões taxonômicas e listas de espécies que ocorrem em áreas de Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco: Emerson (1925); Ahmad (1950); Krishna (1961); Araújo e Fontes (1979); Fontes (1987); Constantino (2000, 2012); Constantino et al. (2006); Rocha e Cancellato (2007, 2009); Carrijo (2009); Krishna et al. (2013); Acioli e Constantino (2015); Oliveira e Constantino (2016), Cancellato et al. (2014), Ernesto et al. (2014), Bandeira e Vasconcellos (1999) e Vasconcellos et al. (2023). Além disso, houve uma triagem das amostras de térmitas

com alados depositadas na Coleção de Isoptera da UFPB. Isso foi fundamental para auxiliar na determinação das espécies dos alados, pois a maioria das chaves taxonômicas são baseadas na casta de soldados.

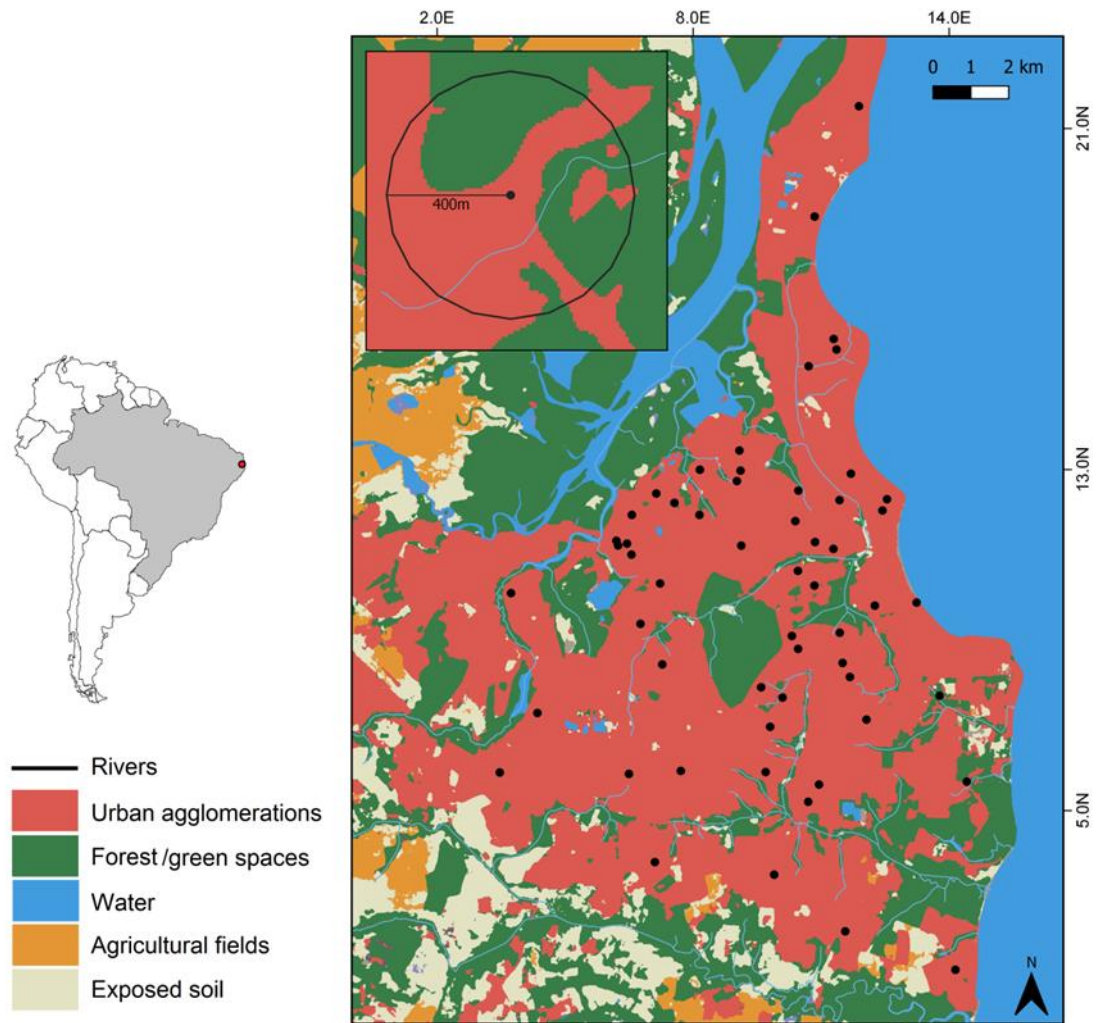
#### **2.4. Grupos Alimentares**

As categorizações por grupo alimentar foram baseadas nas informações disponíveis na literatura sobre térmitas neotropicais (De Souza e Brown 1994; Constantino 1999; Bandeira et al. 2003; Vasconcellos et al. 2005; Canello et al. 2014 ), as espécies foram classificadas como pertencentes aos seguintes grupos alimentares (GA): (W) xilófago, que consomem madeira de árvores vivas ou mortas em diversos estágios de decomposição; (S) humívoro, que se alimentam de húmus e geralmente vivem no solo; (W/S) intermediário xilófago/humívoro, que consomem húmus, bem como madeira em diferentes estágios de decomposição, e geralmente transportam solo para dentro da madeira que estão consumindo e (W/L) intermediário xilófago/folívoro, comedores de gravetos e folhas vivas ou mortas coletadas durante o forrageamento.

#### **2.5. Distâncias do Voo**

As distâncias dos voos dos alados de térmitas foram estimadas usando os valores médios calculados para algumas espécies de térmitas com revoadas registradas em áreas urbanas, como *Nasutitermes corniger* (200m), *Odontotermes formosanus* (200m), *Coptotermes formosanus* (146m) e *Reticulitermes flavipes* (431m) (Messenger e Mullins 2005; Shelton et al. 2006; Hu et al. 2007, 2010; Tonini et al. 2013; Tonini et al. 2014; Mullins et al. 2015). Os valores médios extraídos desses trabalhos e usados para as estimativas do presente estudo foram: 200m, 200m, 146,1m, 431,5m, 843m, 621m, 361,8m. Por fim, uma média de voo de 400m de distância foi estimada usando os valores desses estudos. Essa distância média foi usada para dimensionar o tamanho dos *buffers*, com um centroide de raio de 400 metros (Figura 1).





**Figura 1** Os 57 pontos amostrais do município de João Pessoa, estado do Nordeste do Brasil. Em cada ponto um *buffer* circular de 400 metros (imagem superior esquerda) foi adotado para estimar o nível de urbanização dentro deles

## 2.6. Níveis de Urbanização

Foi calculado o nível de urbanização usando o software ArcGIS (versão 10.2) em volta dos 57 pontos amostrais. A urbanização foi calculada a partir do centroide de cada área em 57 *buffers* circulares com raios de distância de 400 metros. Para estimar o nível de urbanização da paisagem dentro do *buffer*, adotamos a abordagem *patch-landscape* proposta por Brennan et al. (2002), um método similar a usada por Silva-Junior et al. (2018). Para cada local, quantificou-se a porcentagem de área coberta por aglomerados urbanos usando imagens de satélite tiradas em 2021 (Karra et al. 2021).

Definimos quatro níveis de urbanização baseados na porcentagem de cobertura da superfície nos pontos de amostragem. Definindo como locais de: (i) baixa urbanização, quando

havia menos de 25% de superfície impermeável, o que caracteriza poucas construções e uma predominância de áreas verdes e espaços abertos; (ii) moderada urbanização, os quais possuem entre 25% e 50% de superfície impermeável, sendo áreas com mais construções e um uso misto do espaço, com algumas áreas verdes e espaços abertos; (iii) elevada urbanização, possuindo entre 50% e 75% de superfície impermeável; (iv) alta urbanização, possuindo mais de 75% da superfície impermeável, ambas as categorias caracterizadas por uma maior quantidade de construções, com pouco ou nenhum espaço aberto e poucas áreas verdes. Métodos semelhantes vêm sendo adotados para estudos urbanos com insetos (Corcos et al. 2019; Simons et al. 2022; Brasil et al. 2023).

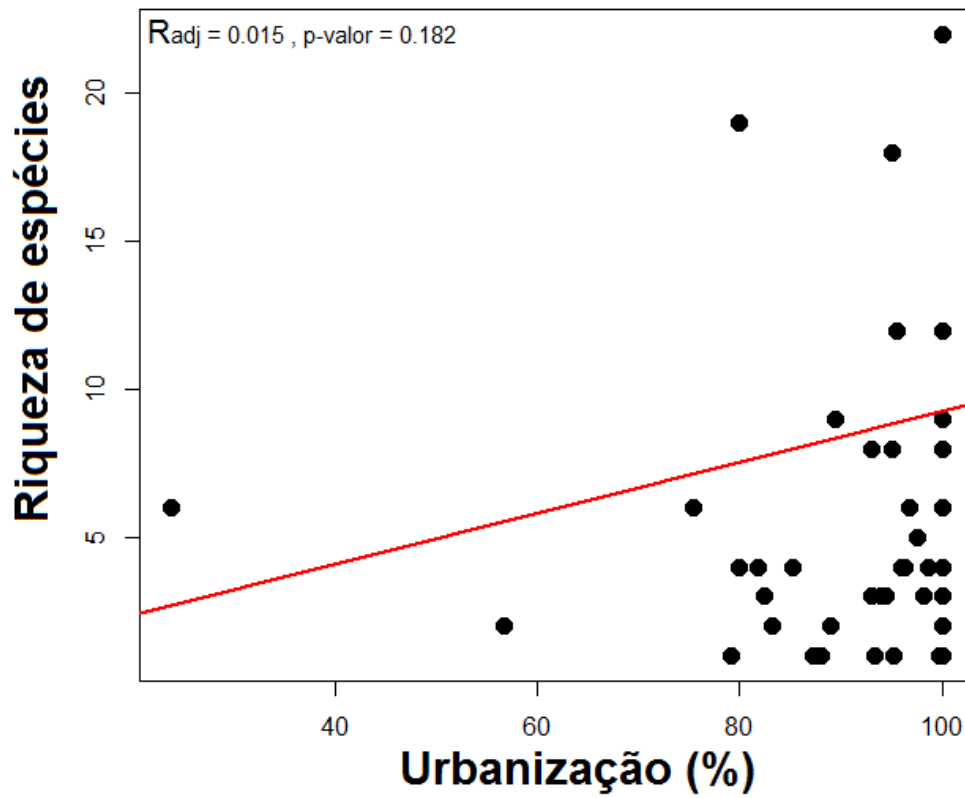
## 2.7. Análises

Com o objetivo de avaliar a relação entre o nível de urbanização e a riqueza de espécies, foi realizada uma regressão ponderada na linguagem R, entre o nível de urbanização (x) e a riqueza de espécies registradas (y), utilizando a função `lm()` do pacote *stats* incluindo o argumento *weights=*. O modelo incluiu um vetor de pesos (número de coletas por ponto) para ajustá-lo às características dos dados e levar em consideração eventuais heterogeneidades na variância dos erros.

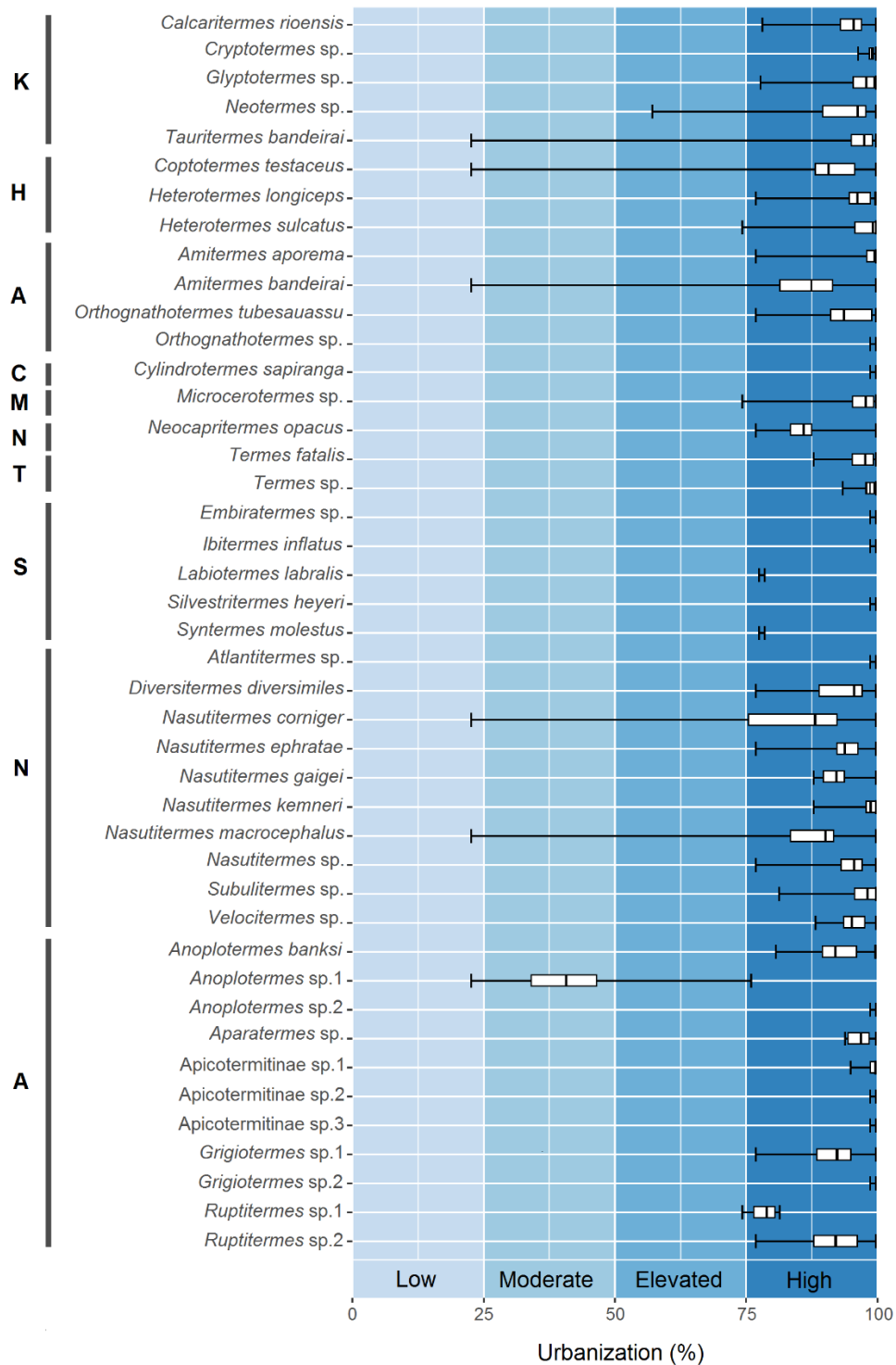
## 3. RESULTADOS

Foi registrado um total de 43 espécies de térmitas alados, das quais 22 (51%) foram identificadas e 21 (49%) foram morfotipadas, as quais pertencem a 27 gêneros e três famílias, com 428 registros de revoadas (Tabela 1). Nas piscinas de coberturas, foram coletadas 37 espécies, sendo oito espécies no terceiro andar, que equivale a 12m de altura, 23 espécies do sétimo andar (24m), dez do décimo primeiro andar (36m) e três do décimo quinto andar (48m). Em geral, os grupos alimentares ocorreram em todos os níveis de urbanização, desde o nível baixo (23,8%) até mais alto (100%). Xilófagos e humívoros foram os mais predominantes, com 72% das espécies.

Em média, ocorreram 4,8 espécies por ponto amostral (*buffer*). A espécie mais frequente nas revoadas foi *Nasutitermes corniger* com 19,39%, seguida por *Amitermes bandeirai* com 10,51%. O nível de urbanização não exerceu efeito sobre riqueza de espécies registrada  $R_{adj}$ : 0,015, p-valor: 0,182 (Figura 2). Das 43 espécies, seis ocorreram entre os níveis de urbanização baixo a moderado (0% – 50%), sete no nível de urbanização elevado (50%-75%), e todas as espécies ocorreram no grau de urbanização entre 75% e 100% (alto), com 36 delas (83.7%) sendo exclusivamente coletadas nessa faixa (Figura 3).



**Figura 2** Regressão entre o nível de urbanização e a riqueza de espécies de térmitas coletadas numa matriz urbana, no município de João Pessoa, estado do Nordeste do Brasil



**Figura 3** Nível de urbanização por espécie (mediana, percentil e amplitude mínima e máxima) de alados de térmitas coletados numa matriz urbana, no município de João Pessoa, estado do Nordeste do Brasil. (K – Kalotermitidae; H – Heterotermitidae; A – Amitermitinae; C – Cylindrotermitinae; M – Microcerotermitinae; Ne – Neocapritermitinae; T – Termitidae; S – Syntermitinae; N – Nasutitermitinae; Ap – Apicotermitinae)

**Tabela 3** Espécies, nível de urbanização da área onde as amostras foram coletadas, número de revoadas registradas, frequência de ocorrência (F) e grupos alimentares (GA) nas áreas de estudo, no município de João Pessoa, Paraíba, Brasil. GA = grupos alimentares. W = comedor de madeira (xilófago); S = comedor de húmus (humívoro); W/S = intermediário xilófago/humívoro; W/L = intermediário xilófago/folívoro

Espécies	Urban. mín.	Urban. máx.	Revoadas	F (%)	GA
<b>KALOTERMITIDAE</b>					
<i>Calcaritermes rioensis</i> Krishna, 1969	78	100	2	0,47	W
<i>Cryptotermes</i> sp.	96,8	100	19	4,44	W
<i>Glyptotermes</i> sp.	78	100	19	4,44	W
<i>Neotermes</i> sp.1	56,8	100	10	2,34	W
<i>Tauritermes bandeirai</i> Scheffrahn & Vasconcellos, 2020	23,8	100	2	0,47	W
<b>HETEROTERMITIDAE</b>					
<i>Coptotermes testaceus</i> (Linnaeus, 1758)	23,8	100	23	5,37	W
<i>Heterotermes longiceps</i> (Snyder, 1924)	78	100	11	2,57	W
<i>Heterotermes sulcatus</i> (Hagen, 1958)	75,4	100	11	2,57	W
<b>TERMITIDAE</b>					
<b>Amitermitinae</b>					
<i>Amitermes aporema</i> Constantino, 1993	78	100	9	2,10	W/S
<i>Amitermes bandeirai</i> Rocha & Canello, 2020	23,8	100	45	10,51	W/S
<i>Orthognathotermes tubeassuassu</i> Rocha & Canello, 2009	78	100	4	0,93	S
<i>Orthognathotermes</i> sp.	100	100	2	0,47	S
<b>Cylindrotermitinae</b>					
<i>Cylindrotermes sapiranga</i> Rocha & Canello, 2007	100	100	1	0,23	W
<b>Microcerotermitinae</b>					
<i>Microcerotermes</i> sp.	75,4	100	21	4,91	W
<b>Neocapritermitinae</b>					
<i>Neocapriterms opacus</i> Hagen, 1858	78	100	7	1,64	W/S
<i>Termes fatalis</i> Linnaeus, 1758	89	100	10	2,34	W/S
<i>Termes</i> sp.	94,5	100	6	1,40	W/S
<b>Syntermitinae</b>					
<i>Embiratermes</i> sp.	100	100	1	0,23	S
<i>Ibitermes inflatus</i> Vasconcellos, 2002	100	100	1	0,23	S
<i>Labiatermes labralis</i> (Holmgren, 1906)	78	78	4	0,93	S
<i>Silvestritermes heyeri</i> Wasmann, 1915	100	100	1	0,23	W/S
<i>Syntermes molestus</i> (Burmeister, 1839)	78	78	1	0,23	S

<b>Nasutitermitinae</b>					
<i>Atlantitermes</i> sp.	100	100	1	0,23	W/S
<i>Diversitermes diversimiles</i> (Silvestri, 1901)	78	100	12	2,80	W/L
<i>Nasutitermes corniger</i> (Motschulsky, 1855)	23,8	100	83	19,39	W
<i>Nasutitermes ephratae</i> (Holmgren, 1910)	78	100	11	2,57	W
<i>Nasutitermes gaigei</i> Emerson, 1925	89	100	10	2,34	W
<i>Nasutitermes kemneri</i> Snyder & Emerson, 1949	89	100	4	0,93	W
<i>Nasutitermes macrocephalus</i> (Silvestri, 1903)	23,8	100	5	1,17	W
<i>Nasutitermes</i> sp.	78	100	12	2,80	W
<i>Subulitermes</i> sp.	82,4	100	3	0,70	S
<i>Velocitermes</i> sp.	89,4	100	4	0,93	W/L
<b>Apicotermatinae</b>					
<i>Anoplotermes banksi</i> Emerson, 1925	81,8	100	10	2,34	S
<i>Anoplotermes</i> sp.1	23,8	75,4	13	3,04	S
<i>Anoplotermes</i> sp.2	100	100	2	0,47	S
<i>Aparatermes</i> sp.1	95	100	8	1,87	S
Apicotermatinae sp.1	96	100	8	1,87	S
Apicotermatinae sp.2	100	100	1	0,23	S
Apicotermatinae sp.3	100	100	1	0,23	S
<i>Grigiotermes</i> sp.1	78	100	3	0,70	S
<i>Grigiotermes</i> sp.2	100	100	1	0,23	S
<i>Ruptitermes</i> sp.1	75,4	80	20	4,67	W/L
<i>Ruptitermes</i> sp.2	78	100	6	1,40	W/L

#### 4. DISCUSSÃO

As 43 espécies de térmitas alados registradas na matriz urbana representam 58% das espécies registradas no setor norte da Floresta Atlântica brasileira e 77% da riqueza de espécies do maior fragmento de floresta (Refúgio de Vida Silvestre Mata do Buraquinho, com 518 hectares) inserido no perímetro urbano da cidade de João Pessoa (Vasconcellos et al. 2023). Esse registro elevado de espécies de térmitas alados não é uma garantia direta da presença de colônias residentes e viáveis no meio urbano. Na cidade de João Pessoa, já foram registradas 11 espécies de térmitas, com colônias residentes, associadas aos objetos celulósicos, com ou sem valor, em 195 imóveis residenciais, comerciais e históricos (Vasconcellos et al. 2002), número bem inferior à riqueza de espécies de alados. Diante disso, é provável que ocorra um elevado número de colônias de térmitas, de vários grupos alimentares, estabelecidas em praças, estacionamentos, terrenos das casas e outras pequenas áreas com potencial de suportar uma colônia. Em sinergia ou não com essa possibilidade, é provável também que a dispersão dos térmitas alados no meio urbano seja maior do que o esperado, favorecendo a ampla distribuição

dos indivíduos provenientes dos fragmentos florestais presentes no perímetro da cidade e, possivelmente, o fluxo gênico entre as populações.

A presença de remanescentes florestais, distribuídos entre paisagens artificiais, tende a ser uma solução sustentável para manutenção da conectividade funcional entre populações. Possivelmente algumas espécies estejam se adaptando a essas novas configurações, representadas principalmente por transformações antropogênicas de cobertura de solo, desencadeando um processo de “savanização da fauna” (Sales et al. 2020). As propriedades da paisagem (obstáculos físicos, perda de habitat), tais como pavimentações, estradas, prédios, indústrias, ao interagir com as características das espécies (especificidade de habitat, capacidade de dispersão), afetam a diversidade, distribuição das populações e o futuro da biodiversidade de insetos que se propagam por formas aladas em paisagens urbanas.

Em conjunto, essas propriedades podem determinar até que ponto as populações desses insetos obtêm sucesso em se propagar em ambientes urbanos fragmentados, considerando também que o aumento da distância de dispersão entre os fragmentos ou trechos pode elevar o uso de energia, o risco de predação, dessecação ou encontrar habitats hostis para a migração desses insetos (Smith et al. 2009). Os insetos sociais, no entanto, apresentam plasticidade fenotípica e/ou características pré-adaptadas, o que lhes permite prosperar em ambientes turbulentos e antropogênicos (McKinney 2006). Dessa forma, os fragmentos de florestas em áreas urbanas surgem como refúgios para muitas espécies nativas frente aos estresses provocados por ambientes antropizados.

Assim, tais fragmentos podem servir como reservatório da biodiversidade (Biella et al. 2022; Corcos et al. 2019; González et al. 2014; Theodorou et al. 2022; Tommasi et al. 2022), o que pode ser constatado em alguns bairros de João Pessoa, tais como o Bancários (38sp.), Mangabeira (27sp.) e Cidade Universitária (24sp.). Estes ficam situados nas imediações do Refúgio de Vida Silvestre da Mata do Buraquinho, uma provável fonte contínua de espécies para a matriz. Neste sentido, alguns elementos, como pontos de iluminação artificial e as correntes de ar ascendentes, podem ser fatores que favoreçam o fluxo de alados dos fragmentos florestais para o interior da cidade.

Apesar dos registros de longo prazo mostrarem que a iluminação artificial diminui significativamente a diversidade e a abundância de insetos em áreas urbanas (Owens e Lewis, 2018; van Grunsven et al. 2019; Hakami et al. 2020), os alados de térmitas têm sido amplamente registrados entre insetos capturados por armadilhas luminosas (Martius et al. 1999; Medeiros et al. 1999; Bourguignon et al. 2009). Essa iluminação artificial, em áreas circunjacentes aos fragmentos de floresta, pode atuar como uma fonte de atração dos térmitas alados para a matriz

urbana.

Do ponto de vista de paisagem, as zonas urbanas oferecem um complexo sistema de barreiras físicas e ambientais à dispersão de muitas espécies (Kennedy et al. 2019; Kurylo et al. 2020). Por exemplo, em relação às mudanças em escala local resultantes de atividades antropogênicas e à perda de habitat, Lewinsohn et al. (2022) constataram que esses são os principais fatores de declínio da riqueza e abundância de borboletas no Brasil, pois limitam a dispersão de muitos insetos adultos (Smith et al. 2009). Isso foi corroborado em estudos realizados por Colombini et al. (2003); Veloso et al. (2006); Comor et al. (2008) em comunidades de besouros escuros. Nesses casos, a altura dos voos é algo importante a se considerar.

Os térmitas alados foram coletados em piscinas de prédios com mais de 45 metros de altura. Em áreas urbanas, alados de algumas espécies, como *Cryptotermes brevis* e *Coptotermes formosanus*, foram registrados em alturas de 9 a 42 metros (Su et al. 1989; Minnik 1973). O que talvez seja um forte indício de que as construções verticais da paisagem urbana não atuam necessariamente como barreiras à dispersão, mas, pelo contrário, podem até atuar como propulsoras dos voos dos térmitas. Neste caso, uma parte dos ventos que colidem com a parede dos prédios é redirecionada para cima, levando consigo os térmitas alados, potencializando a capacidade de dispersão das espécies. Em áreas de floresta tropical do Panamá, os alados foram coletados em estratos superiores do dossel, chegando a 35 metros de altura (Bourguignon et al. 2009).

As características da paisagem podem permitir que as espécies maximizem o sucesso da dispersão e evite a extinção local. A exemplo disso, em fragmentos de Floresta Atlântica separados por matriz de cana de açúcar, as populações de *Embiratermes neotenicus* não apresentaram diversidade genética significativa em relação à distância entre as manchas florestadas, indicando que os alados sobrevoam o canavial (Couto et al. 2020). De forma semelhante, nesse estudo não foi constatada relação significativa entre o nível de urbanização e a riqueza de espécies de térmitas alados coletados. Os térmitas ocorreram desde o nível de urbanização mais baixo (23,8%) até o nível de urbanização mais alto (75% - 100%), com a predominância da grande maioria das espécies no mais alto grau de urbanização, independente do grupo alimentar.

Em geral, a riqueza de espécies urbanas geralmente é aumentada com métricas relacionadas à presença de conectividade com habitats vegetados (Aronson et al. 2014; Beninde et al. 2015; Callaghan et al. 2018) e declinada quando consideradas às superfícies impermeáveis e transmissão de eletricidade (Kennedy et al. 2019). Estudos realizados na América do Norte



constatarem a perda de 25% da abundância de borboletas quando havia maior cobertura impermeável do solo (Kurylo et al. 2020). O maior número de coletas de alados nas áreas mais urbanizadas pode representar uma fonte de enviesamento dos pontos de coleta, em sua maioria localizados nessas áreas, tendenciando uma maior riqueza nas áreas mais urbanizadas.

No entanto, sem considerar as diferenças na riqueza de espécies, o registro destes alados em áreas distantes de áreas verdes sugere, mesmo em áreas urbanas altamente alteradas, a presença de colônias residentes, inclusive de espécies humívoras ou intermediárias xilófaga/humívora. A presença de espécies associadas ao solo e dependentes de recursos provenientes da necromassa vegetal em estágio avançado de decomposição contrariou nossas previsões. Esperava-se que as espécies xilófagas estivessem bem mais ajustadas aos tipos de recursos celulósicos disponíveis na matriz urbana, como algumas espécies de *Nasutitermes*, *Microcerotermes* e *Heterotermes* (Vasconcellos et al. 2002).

Em uma pesquisa comparando comunidades de formigas e térmitas em fragmentos florestais isolados e contínuos em Singapura, Bourguignon et al. (2017) mostraram que as comunidades de formigas e térmitas podem se recuperar em terras que foram perturbadas, mas a recuperação é mais rápida e mais completa em áreas com menos barreiras (rios, riachos, estradas, áreas urbanas). Em estudos similares, entre os térmitas que se alimentam do solo houve diferença significativa na densidade populacional em fragmentos isolados por estradas, possivelmente atuando como barreira na dispersão para representantes dessa guilda, o que possivelmente ocorre pois os humívoros são altamente sensíveis a perturbações e a ambientes mais secos, em comparação com térmitas que se alimentam de madeira (Wood et al. 1982; Eggleton et al. 2002; Davies et al. 2003).

Entre as espécies nativas, apenas *Nasutitermes corniger* é considerada praga na cidade (Vasconcellos et al. 2020), as demais atuam como decompositoras e são recursos para vários outros organismos, promovendo e auxiliando a manutenção da biodiversidade urbana. O sucesso de *N. corniger* na colonização de áreas urbanas deve-se à sua plasticidade biológica, associada principalmente a: (i) mecanismos reprodutivos como poliginia, poliandria, policalismo, brotamento e o desenvolvimento de reprodutores ergatóides (Thorne 1983, 1984; Thorne e Noirot 1982; Atkinson e Adams 1997); (ii) baixa seletividade quanto à natureza da madeira consumida (Bustamante e Martius 1998; Vasconcellos e Bandeira 2000); e (iii) ampla capacidade de nidificação, ajustando-se desde florestas tropicais primárias até edifícios residenciais em áreas altamente urbanizadas.

Estudos de distribuição de *Reticulitermes flavipes*, um invasor norte-americano em Paris, mostraram que a propagação da espécie foi provavelmente impulsionada pela dispersão

por brotamento, condição favorecida pelas atividades antropogênicas (Baudoin et al. 2018). Nas cidades, apesar do clima mais quente e seco, que altera os padrões de vento, e da prevalência de superfícies impermeáveis (Sukopp 2008), os níveis de nutrientes são mais elevados, o que pode favorecer espécies generalistas que têm recursos abundantes à sua disposição, como materiais celulósicos, no caso dos térmitas (Møller 2009).

Diante dos resultados encontrados, duas hipóteses foram construídas para tentar explicar a elevada riqueza de térmitas alados no meio urbano de João Pessoa e a ausência da sua relação com os níveis de urbanização: i) há uma elevada colonização da matriz urbana pelos térmitas, incluindo espécies mais associadas com os solos e a necromassa vegetal em estágios avançados de decomposição; e/ou ii) a dispersão dos térmitas alados no meio urbano é maior do que o esperado, favorecendo a ampla distribuição dos indivíduos provenientes dos fragmentos florestais presentes no perímetro da cidade e, provavelmente, o fluxo gênico entre as populações. Além disso, a plasticidade biológica das espécies, ligada aos mecanismos de reprodução e hábitos alimentares, e a complexidade da paisagem da matriz urbana, com a presença de áreas verdes amplamente distribuídas, podem ser fatores determinantes para o estabelecimento de colônias residentes e a conexão funcional entre as populações, permitindo um contínuo fluxo gênico e a manutenção da diversidade genética local e regional.

## **5. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

A capacidade de dispersão da espécie e a permeabilidade da matriz podem limitar a propagação das colônias, ou seja, apenas o poder de dispersão da espécie não é suficiente para garantir que populações consigam migrar entre os fragmentos. Essa limitação pode ser acentuada ou atenuada pelo tipo de matriz que circunda e pelo arranjo desses remanescentes, que têm papel determinante nesse processo. As espécies que voam no meio urbano são similares às aquelas encontradas nos fragmentos e, embora os alados de térmitas sejam ativamente pobres quanto à alçada dos voos, muitas espécies conseguem alcançar alturas elevadas impulsionadas pelos ventos. Sendo assim, os paredões de arranha-céus não se apresentam como entraves intransponíveis para algumas espécies. Portanto, a matriz urbana não demonstra ser uma barreira impermeável ao voo de dispersão e à fundação de novas colônias.

O ecossistema urbano de João Pessoa abriga uma parcela significativa da diversidade de térmitas presente nos fragmentos de Floresta Atlântica da cidade e tanto a quantidade quanto a distribuição desses fragmentos nesta matriz urbana podem compor o grupo de fatores que favorecem a conectividade funcional dessas populações. Por outro lado, a criação de novas vias urbanas e a especulação imobiliária no município representam riscos reais para a manutenção

dessas populações, pois diminuem e fragmentam as áreas verdes e aumentam o isolamento populacional, o que pode promover futuras extinções de espécies.

Estudos desta natureza podem balizar estratégias de planejamento para criar e proteger áreas verdes inseridas no meio urbano, tornando imprescindível alinhar a expansão urbana com conservação da diversidade biológica dentro de suas reservas de proteção.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acioli AN & Constantino R (2015) A taxonomic revision of the neotropical termite genus *Ruptitermes* (Isoptera, Termitidae, Apicotermittinae). *Zootaxa* 4032, 451–492
- Ahmad M (1950) The phylogeny of termite genera based on imago-worker mandibles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 95, 37–86
- Andrade AC, Medeiros W & Adams M (2019). Urban forest fragments as unexpected sanctuaries for the rare endemic ghost butterfly from the Atlantic Forest. *Ecology and Evolution*, 9(18), 10767-10776
- Andrade AC, Medeiros W & Chiarello AG (2020). City sloths and marmosets in Atlantic Forest fragments with contrasting levels of anthropogenic disturbance. *Mammal research*, 65(3), 481-491
- Araujo RL & Fontes LR (1979) Notes on the Neotropical genus *Tauritermes*, with a new species from Brasil (Isoptera: Kalotermitidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 23, 29–34
- Aronson MFJ, La Sorte FA, Nilon CH et al (2014) A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proc R Soc B Biol Sci* 281. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>
- Atkinson L & Adams ES (1997). The origins and relatedness of multiple reproductives in colonies of the termite *Nasutitermes corniger*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1385), 1131-1136
- Bandeira AG, Vasconcellos A (1999) Estado atual do conhecimento sistemático e ecológico sobre os cupins (INSECTA. ISOPTERA) do Nordeste Brasileiro. *Revista Nordestina de Biologia*, 13(1/2): 37-45
- Bandeira AG & A Vasconcellos (2002) A quantitative survey of termites in a gradient of disturbed highland forest in Northeastern Brazil (Isoptera). *Sociobiology* 39: 429–439
- Baudouin G et al (2018) Spatial and genetic distribution of a north American termite, *Reticulitermes flavipes*, across the landscape of Paris. *Urban Ecosystems*, 21:751–764. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0747-9>
- Beninde J, Veith M. & Hochkirch A (2015) Biodiversity in cities needs space: a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecol. Lett.* 18, 581–592
- Bezerra, F. G. S., de Toledo, P. M., von Randow, C., de Aguiar, A. P. D., Lima, P. V. P. S., dos Anjos, L. J. S., & Bezerra, K. R. A. (2022). Spatio-temporal analysis of dynamics and future scenarios of anthropic pressure on biomes in Brazil. *Ecological Indicators*, 137, 108749
- Biella, P, Tommasi N, Guzzetti L, Pioltelli E, Labra M & Galimberti A (2022). City climate and landscape structure shape pollinators, nectar and transported pollen along a gradient of urbanization. *Journal of Applied Ecology*, 59, 1586–1595. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.1416>

- Bourguignon T, Leponce M & Roisin Y (2009) Insights into the termite assemblage of a neotropical rainforest from the spatio-temporal distribution of flying alates. *Insect Conservation and Diversity* 2, 153–162
- Bourguignon T *et al.* (2017) Ant and termite communities in isolated and continuous forest fragments in Singapore. *Insectes Sociaux*, 64:505-514
- Brasil SN, Ayers AC & Rehan SM (2023) The effect of urbanization and seasonality on wild bee abundance, body size and foraging efforts. *Ecological Entomology*.
- Brennan JM, Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (2002) Focal patch landscape studies for wildlife management: optimizing sampling effort across scales. In: Liu J, Taylor WW (eds) *Integrating landscape ecology into natural resource management*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 68–91
- Bustamante NCR & Martius C (1998) Nutritional preferences of wood-feeding termites inhabiting floodplain forests of the Amazon River, Brazil. *Acta amazonica*, 28(3), 301-301
- Cancello E *et al.* (2014) Latitudinal Variation in Termite Species Richness and Abundance along the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Biotropica*, p.46(4): 441–450.
- Callaghan CT, Major RE, Lyons MB *et al* (2018) The effects of local and landscape habitat attributes on bird diversity in urban greenspaces. *Ecosphere* 9. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2347>
- Carrijo TF (2009) Revisão taxonômica do gênero *Spinitermes* Wasmann, 1897 (Isoptera, Termitidae, Termitinae). Master's thesis, Universidade de São Paulo
- Carrijo TF, Brandao D, de Oliveira DE, Costa DA, & Santos T (2009) Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado). *Journal of Insect Conservation*, 13, 575-581.
- Colombini I, Fallaci M, Milanesi F, Scapini F, Chelazzi L (2003) Comparative diversity analysis in sandy littoral ecosystems of the western Mediterranean. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58, 93–104
- Comor, V, Orgeans J, Renel, P, Rolando C, Delettire Y (2008) Impact of anthropogenic disturbances on beetle communities of fresh Mediterranean coastal dune. *Biodivers. Conserv.* 17, 837–852
- Constantino R (2005) Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. In: Scariot AO *et al* (eds). *Biodiversidade, ecologia, e conservação do cerrado*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p.319-333
- Constantino R (2000) Key to the soldiers of South American *Heterotermes* with a new species from Brazil (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Systematics & Evolution* 31: 463–472
- Constantino R (2012) Isoptera. In: *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia* (eds JA Rafael, GAR Melo, CJB Carvalho, AS Casari & R Constantino), pp. 311–322. Ribeirão Preto, Holos
- Constantino R, Acioli ANS, Schmidt K, Cuezco C, Carvalho SHC & Vasconcellos A (2006) A taxonomic revision of the Neotropical termite genera *Labiotermes* Holmgren and *Paracornitermes* Emerson (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Zootaxa* 1340: 1–44
- Corcos D, Cerretti P, Caruso V, Mei M, Falco M, Marini L (2019) Impact of urbanization on predator and parasitoid insects at multiple spatial scales. *PLoS ONE* 14(4): e0214068 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214068>

- Couto, AAVDO, Montes, MA, Chaves, RECRDF, & Vasconcellos, A (2019) Sharing of termites (Blattodea: Isoptera) between sugarcane matrices and Atlantic Forest fragments in Northeast Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 63: 108-111
- Couto AAVDO, Hellemans S, Roisin Y, Montes MA & Vasconcellos A (2020) Effects of habitat loss on the genetic diversity of *Embiratermes neotenicus* (Isoptera) in a fragmented landscape of the Atlantic Forest, Brazil. *Insect Conservation and Diversity* 13: 351-359
- De Souza OFF & Brown VK (1994) Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10: 197-206
- Davies RG *et al.* (2003) Evolution of termite functional diversity analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. *J. Biogeogr.* 30: 847-877
- Eggleton, P. *et al.* (2002) Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 90: 189–202
- Elmqvist, T, Fragkias M, Goodness J, Güneralp B, Marcotullio PJ, McDonald RI *et al.* (2013) Urbanization, biodiversity and ecosystem services: Challenges and opportunities. Springer, Dordrecht
- Emerson AE (1925) The termites of Kartabo, Bartica District, British Guiana. *Zoologica* 6, 291– 459
- Enedino TR *et al.* (2018) Protecting biodiversity in urbanizing regions: The role of urban reserves for the conservation of Brazilian Atlantic Forest birds. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(1), 17-23
- Ernesto MV *et al.* (2014) High termite richness in an urban fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Biota Neotropica* 14: 1-6
- Filipeia. Disponível em: <https://filipeia.joaopessoa.pb.gov.br/> Acessado em: 03/01/2023
- Fontes LR (1987) Morphology of the alate and worker mandibles of the soil-feeding nasute termites (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) from the Neotropical region. *Revista Brasileira de Zoologia* 3: 503–531
- Giraudeau M, Mousel M, Earl S & McGraw K (2014) Parasites in the city: degree of urbanization predicts poxvirus and coccidian infections in house finches (*Haemorrhous mexicanus*). *PLoS One* 9: e86747
- González AS, Yáñez-Navea K, Muñoz M (2014) Effect of coastal urbanization on sandy beach coleoptera *Phaleria maculata* (Kulzer, 1959) in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin* 83: 265–27 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.042>
- Hakami AR, Khan KA, Ghramh HA, Ahmad Z & Al-Zayd AAA (2020) Impact of artificial light intensity on nocturnal insect diversity in urban and rural areas of the Asir province, Saudi Arabia. *Plos One* 15: e0242315
- Hu J, Zhong JH & Guo MF (2007) Alate dispersal distances of the black-winged subterranean termite *Odontotermes formosanus* (Isoptera: Termitidae) in southern China. *Sociobiology* 50: 1-8
- Hu J, Zhong JH & Xiao WL (2010) New Flight distances record for alates of *Odontotermes formosanus* (Isoptera: termitidae). *Journal of Entomological Science* 45: 385-387.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/cidadesat/topwindow.htm?1>. Acesso em 20 junho 2022

- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Banco de Dados Agregados – Território. Sidra, IBGE. Consultado em 17 de agosto de 2022
- Joly CA, Metzger JP, Tabarell M (2014) Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytol.* 204: 459–473
- Karra, Kontgis, *et al.* “Global land use/land cover with Sentinel-2 and deep learning.” IGARSS 2021-2021 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium IEEE, 2021. <https://www.arcgis.com/apps/instant/media/index.html?appid=fc92d38533d440078f17678ebc20e8e2>
- Kennedy CM, Oakleaf JR, Theobald DM *et al* (2019) Managing the middle: A shift in conservation priorities based on the global human modification gradient. *Glob Chang Biol* 25:811–826. <https://doi.org/10.1111/gcb.14549>
- Krishna K (1961) A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae (Isoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122: 303–408
- Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V & Engel MS (2013) Treatise on the Isoptera of the World. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 377, 1989–243
- Kruijt B, Mahli Y, Lloyd J, Nobre AD, Miranda AC, Pereira MGP, Culf A & Grace J (2000) Turbulence statistics above and within two Amazon rain forest canopies. *Boundary-Layer Meteorology* 94: 297–331
- Kurylo JS, Threlfall CG, Parris KM, Ossola A, Williams NSG & Evans KL (2020) Butterfly richness and abundance along a gradient of imperviousness and the importance of matrix quality. *Ecological Applications* 30: e02144
- Lewinsohn TM, Agostini K, Lucci Freitas AV, Melo AS (2022) Insect decline in Brazil: an appraisal of current evidence. *Biol. Lett.* 18: 20220219. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0219>
- Lucena EF (2019) Efeitos em curto prazo das variáveis climáticas sobre a revoada de alados de térmitas capturados por armadilhas não atrativas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, p. 24
- Lucena EF, Silva IS, Monteiro SRP, Moura FMS, Vasconcellos A (2021) Accumulated precipitation and air density are linked to termite (Blattodea) flight synchronism in a Seasonally Dry Tropical Forest in north-eastern Brazil. *Australian Entomological* 61: 78-85. 10.1111/aen.12577
- MacGregor-Fors I, Escobar F, Rueda-Hernández R, Avendaño-Reyes S, Baena ML, Bandala VM *et al* (2016) City “green” contributions: the role of urban greenspaces as reservoirs for biodiversity. *Forests* 7: 1–14
- Martius C, Tabosa W, Bandeira AG, & Amelung W (1999) Richness of termite genera in a semi-arid region (Sertão) in NE Brazil (Isoptera). Volume 33, Número 3, Pags. 357-364
- McDonald RI, Macotullio P & Güneralp B (2013) Urbanization and global trends in biodiversity and ecosystem services. *Urbanization, biodiversity and ecosystem services: Challenges and opportunities* (ed. by T Elmqvist, M Fragkias, J Goodness, B Güneralp, PJ Marcotullio, RI McDonald, S Parnell, M Schewenius, M Sendstad, KC Seto, C Wilkinson). pp. 31–52. Springer, Dordrecht
- McDonnell MJ & MacGregor-Fors I (2016) Urban planet: the ecological future of cities. *Science* 352: 936–938

- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv.* 127: 247–260
- McKinney ML (2008) Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urb Ecosys.* 11: 161–176
- Medeiros LGS, Bandeira AG & Martius C (1999) Termite swarming in the northeastern Atlantic rain forest of Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 34: 76–87
- Messenger MT, & Mullins AJ (2005) New flight distance recorded for *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Florida Entomologist* 88: 99–100
- Mill, AE (1983) Observations on Brazilian termite alate swarms and some structures used in the dispersal of reproductives (Isoptera: Termitidae). *Journal of Natural History* 17: 309–320
- Minnick DR (1973) The flight and courtship behavior of the drywood termite, *Cryptotermes brevis*. *Environmental Entomology* 2: 587–592
- Møller AP (2009) Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159: 849–858 <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1259-8>
- Mullins AJ, Messenger MT, Hochmair HH, Tonini F, Su NY & Riegel C (2015) Dispersal flights of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of economic entomology* 108: 707–719
- Nutting WL (1969) Flight and colony foundation. In: Krishna K & Weesner FM (eds) *Biology of Termites*, Academic Press, New York, pp. 233–282
- Oliveira DE & Constantino R (2016) A taxonomic revision of the neotropical termite genus *Diversitermes* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Zootaxa* 4158, 221–245
- Owens AC & Lewis SM (2018) The impact of artificial light at night on nocturnal insects: a review and synthesis. *Ecology and Evolution* 8: 11337–11358
- Reis MS *et al.* (2002) Aspectos do manejo de recursos da Mata Atlântica no contexto ecológico, fundiário e legal. In: Simões, L.L. & Lino, C.F. *Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais*. São Paulo: Editora SENAC São Paulo
- Rocha MM & Cancellato EM (2007) Estudo taxonômico de *Cylindrotermes* Holmgren (Isoptera, Termitidae Termitinae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 47: 137–152
- Rocha MM & Cancellato EM (2009) Revision of the Neotropical termite genus *Orthognathotermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae: Termitinae). *Zootaxa* 2280: 1–26
- Rosenberg Y, Bar-On YM, Fromm A, Ostikar M, Shoshany A, Giz O & Milo R (2023) The global biomass and number of terrestrial arthropods. *Science Advances* 9: eabq4049.
- Sales LP, M Galetti & M M Pires (2020) Climate and land-use change will lead to a faunal “savannization” on tropical rainforests. *Glob Chang Biol* 26:7036–7044
- Santos MN (2021) Research on termites in urban areas: approaches and gaps. *Urban Ecosystems* 23: 587–601. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00944-0>
- Seto KC *et al.* (2013) A global outlook on urbanization. In: Elmqvist T, Fragkias M, Goodness J, Güneralp B, Marcotullio PJ, McDonald RI, Parnell S, Haase D, Sendstad M, Seto KC Wilkinson, C. (Eds.) (2013) *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–12

- Shelton AM & Badenes-Perez FR (2006). Concepts and applications of trap cropping in pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 285-308
- Silva-Junior V, Souza DG, Queiroz RT, Souza LG, Ribeiro EM & Santos BA (2018). Landscape urbanization threatens plant phylogenetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Urban Ecosystems* 21: 625-634
- Simons AL, Caldwell S, Fu M, Gallegos J, Gatheru M, Riccardelli L, Truong N, Vierira V (2022) Constructing ecological indices for urban environments using species distribution models *Urban Ecosystems*, 25: 1745-1764 <https://doi.org/10.1007/s11252-022-01265-0>
- Smith M (2009) Time to turn off the lights. *Nature*: 457, 27-27. <https://doi.org/10.1038/457027a>
- Stevens PO (2014) Dinâmica da Paisagem no Geossistema do Estuário do Rio Paraíba–Extremo Oriental das Américas: Estimativas de Perdas de habitat e cenários de recuperação da Biodiversidade. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa
- SUDEMA (2014) Estudo para subsidiar a criação de unidade de conservação de proteção Integral da Mata do Buraquinho, Paraíba. Disponível em: <<http://sol.sudema.pb.gov.br/arquivos/sol/download/propostacriacaomataburaquinho.pdf>>. Acesso em 19 de março de 2023.
- Su NY, Scheffrahn RH & Ban PM (1989) Method to monitor initiation of aerial infestations by alates of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in high-rise buildings. *J. Econ. Entomol.* 82: 1643-1645.
- Sukopp H (2008) On the Early History of Urban Ecology in Europe. In: Marzluff, JM et al. (eds). *Urban Ecology*. Springer, Boston, MA. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-73412-5\\_6](https://doi.org/10.1007/978-0-387-73412-5_6)
- Taubert F *et al.* (2018) Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature* 554: 519–522
- Theodorou P *et al.* (2022) Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nature Communications* 11: 576. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14496-6> |
- Tommasi N, Biella P, Maggioni D, Fallati L, Agostinetto G, Labra M, Galli P, & Galimberti A (2022) DNA metabarcoding unveils the effects of habitat fragmentation on pollinator diversity, plant-pollinator interactions, and pollination efficiency in Maldive islands. *Molecular Ecology* 00: 1–11. <https://doi.org/10.1111/mec.1653>
- Thorne BL (1984) Polygyny in the Neotropical termite *Nasutitermes corniger*: life history consequences of queen mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 117-136
- Thorne BL (1983) Alate production and sex ratio in colonies of the Neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera; Termitidae). *Oecologia*, 58: 103-109
- Thorne BL & Noirot C (1982) Ergatoid reproductives in *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 11: 213-226
- Tonini F, Hochmair HH, Scheffrahn RH & Deangelis DL (2013) Simulating the spread of an invasive termite in an urban environment using a stochastic individual-based model. *Environmental Entomology* 42: 412-423
- Tonini F, Hochmair HH, Scheffrahn RH & DeAngelis DL (2014) Stochastic spread models: A comparison between an individual-based and a lattice-based model for assessing the expansion of invasive termites over a landscape. *Ecological Informatics* 24: 222-230



- Tuma J, Eggleton P, Fayle TM (2019) Ant-termite interactions: an important but under- explored ecological linkage. *Biol. Rev.* 95: 555-572 <https://doi.org/10.1111/brev.12577>
- van Grunsven RH, Becker J, Peter S, Heller S, & Hölker F (2019) Long-term comparison of attraction of flying insects to streetlights after the transition from traditional light sources to light-emitting diodes in urban and peri-urban settings. *Sustainability* 11: 6198
- Vasconcellos A, Bandeira AG, Miranda CS and Silva MP (2002) Termites (Isoptera) pests in buildings in João Pessoa, Brazil. *Sociobiology* 40: 639-64
- Vasconcellos A, Mélo ACS, Segundo EDMV & Bandeira AG (2005) Cupins de duas florestas de restinga do nordeste brasileiro. *Iheringia. Série Zoologia* 95: 127-131
- Vasconcellos A, *et al.* (2023) Termites from the Northern Atlantic Forest, Brazil: Ecology and Conservation. In: *Animal Biodiversity and Conservation in Brazil's Northern Atlantic Forest*. Cham: Springer International Publishing p. 121-132
- Veloso V, Silva E, Caetano C, Cardoso R (2006) Comparison between the macroinfauna of urbanized and protected beaches in Rio de Janeiro State, Brazil. *Biol. Conserv.* 127: 510–515
- Wood TG *et al.* (1982) Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the Southern Guinea Savanna Vegetation zone of Nigeria. *Biotropica* 14: 25-39
- World Wide Fund For Nature – W.W.F. Ameaças à Mata Atlântica, Disponível em: [https://www.wwf.org.br/natureza\\_brasileira/questoes\\_ambientais/biomas/bioma\\_mata\\_atl/bioma\\_mata\\_atl\\_ameacas](https://www.wwf.org.br/natureza_brasileira/questoes_ambientais/biomas/bioma_mata_atl/bioma_mata_atl_ameacas). Acessado em: 18/03/2019

## Capítulo 2: Influência da Matriz Urbana na Diversidade Genética de Térmitas e na Conectividade Funcional entre Fragmentos de Floresta Atlântica

### RESUMO

A mudança antropogênica no uso da terra é, provavelmente, a principal causa do declínio da biodiversidade nos ecossistemas terrestres. Inserida fortemente neste contexto, a Floresta Atlântica, que está distribuída em manchas florestais diminutas e distantes entre si, abriga cerca de 1-8% da biodiversidade mundial, sendo considerada o *hotspot* de biodiversidade mais ameaçado dentre as florestas úmidas. A urbanização causa a perda de espécies em todo o mundo, mas seus efeitos sobre a diversidade genética são pouco estudados para organismos de florestas tropicais. Dessa forma, buscamos avaliar se há permeabilidade da matriz urbana e verificar se sua presença influencia o fluxo gênico e a diversidade genética intra e interpopulacional em espécies de térmitas pertencentes a distintos grupos alimentares, em quatro fragmentos de Floresta Atlântica localizados no estado da Paraíba, Nordeste do Brasil. Utilizamos quatro marcadores de microssatélites nucleares em 36 colônias, sendo quatro indivíduos amostrados em colônias de *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (humívoro), *Embiratermes neotenicus* (Holmgren, 1906) (intermediário xiófago/humívoro) e *Nasutitermes corniger* (Mostchulsky, 1855) (xilófago) (N = 144). Nosso estudo apontou fluxo gênico entre os remanescentes, sendo irrestrito para *N. corniger*, com baixa restrição e presença de alelos privados para *E. neotenicus* e com restrição moderada para *A. banksi*, da qual 20% foi influenciada pela distância entre os fragmentos. A configuração estrutural da matriz urbana, no caso dos térmitas, favorece a conectividade funcional, facilitando o fluxo gênico entre fragmentos e destacando a Mata do Buraquinho como um importante centro irradiador de diversidade genética. Esse padrão também pode ser estendido para outros grupos taxonômicos que habitam a paisagem urbana, o que torna os estudos sobre essa perspectiva essenciais para orientar estratégias de planejamento urbano. Tais estratégias devem focar na expansão das cidades de maneira que assegurem a conservação de áreas verdes, evidenciando a necessidade de alinhar o crescimento urbano à preservação da diversidade biológica.

**Palavras-chave:** Ecologia urbana, fluxo gênico, genética de populações, Isoptera e microssatélites.

## 1. INTRODUÇÃO

A mudança antropogênica no uso da terra é, provavelmente, o principal fator de declínio da biodiversidade terrestre (Newbold, 2015), incluindo os insetos (Seibold, 2019). A urbanização provoca alterações nas densidades populacionais e nas atividades econômicas, resultando em perdas estruturais e funcionais nos ecossistemas. Esses impactos comprometem a disponibilidade de recursos e os serviços ecossistêmicos e, consequentemente, afetam as sociedades futuras (Antrop, 2004).

No Brasil, a Floresta Atlântica ocorre desde o estado do Rio Grande do Norte, no Nordeste brasileiro, até o Rio Grande do Sul, na Região Sul do país, acompanhando principalmente o litoral e algumas áreas do interior. Além do Brasil, suas formações vegetais também se estendem a pequenas áreas no Paraguai e na Argentina (Marques; Grelle, 2021). Atualmente, a superfície vegetal está restrita a menos de 16% da superfície vegetal original, a qual está distribuída em manchas florestais diminutas e em sua grande maioria distantes entre si, mas que mesmo assim abriga cerca de 1-8% da biodiversidade mundial (Silva, 2005; Ribeiro *et al.*, 2009; Marques; Grelle, 2021), sendo considerada o *hotspot* de diversidade mais ameaçado do mundo quando se trata de florestas úmidas (Marques *et al.*, 2021; Almeida; Souza, 2023).

Estima-se que cerca de 70% da população brasileira viva em áreas de distribuição da Floresta Atlântica (Reis *et al.*, 2002; WWF, 2019), sendo esse um dos principais fatores de ameaça a esse ecossistema. A urbanização causa a perda de espécies em todo o mundo (González; Yáñez-Navea; Muñoz, 2014; Lewinsohn *et al.*, 2022), mas seus efeitos sobre a diversidade genética são pouco estudados para organismos de florestas tropicais. A utilização de ferramentas biomoleculares para estudos da variabilidade genética, tais como marcadores microsatélites associados a análises estatísticas, pode auxiliar no avanço do conhecimento da organização da diversidade genética entre e dentro das populações (Mills; Tallmon, 1999; Zane; Bargelloni; Artanello, 2002), com potencial de gerar *insights* sobre o planejamento de áreas verdes inseridas em matrizes urbanas.

Os térmitas (Blattodea: Isoptera) constituem um grupo interessante para realização desses estudos, pois são importantes insetos eussociais que atuam na decomposição da necromassa vegetal e formação de solos nos ecossistemas tropicais (Engel; Grimaldi; Krishna, 2009). A variabilidade genética nas espécies de térmitas pode ser influenciada por múltiplos fatores, tais como tipo de formação da colônia; potencial de dispersão; capacidade de aclimação à diferentes paisagens, intimamente ligada aos hábitos alimentares e de nidificação;

e tipo de reprodução, sexuada e/ou assexuada (Matsuura, 2011; Matsuura *et al.*, 2009). No geral, o sistema de formação adotado por uma colônia impacta a genética e dinâmica da população de térmitas, influenciando o grau de diversidade genética, bem como a extensão da relação genética entre companheiros da colônia (Dupont *et al.*, 2009).

Acredita-se que a dispersão ativa restrita dos térmitas deve levar à uma diferenciação genética considerável e variável entre populações próximas e em pequenas escalas espaciais (Brandl *et al.*, 2005; Garcia, 2002; De Farias Santos *et al.*, 2017). Os alados de térmitas são os principais responsáveis pela fundação de novas colônias e ampliação das áreas de distribuição das espécies (Nutting, 1969). Quando as revoadas são sincronizadas, entre várias colônias da mesma espécie, há uma maior possibilidade de *outbreeding*, o que garante menores níveis de endogamia e maior variabilidade genética da população (Martius, 2003; Husseneder; Simms; Ring, 2006). A fragmentação da floresta tropical promove perdas de espécies, o que torna grupos que apresentam dispersores com maior limitação de propagação mais vulneráveis à extinção, podendo variar em resposta às condições ecológicas locais (Couto, 2018).

A conectividade funcional da paisagem, ou seja, a permeabilidade da matriz e a distribuição dos fragmentos podem influenciar diretamente a diversidade genética, alterando os padrões de distribuição e o tamanho populacional em térmitas. Em outras palavras, a conectividade da paisagem influencia o movimento dos organismos, o intercâmbio genético e outros fluxos ecológicos. Em populações pequenas e/ou isoladas, essas condições tendem a dificultar o fluxo gênico, resultando em um aumento na taxa de homozigose e, conseqüentemente, nos níveis de endogamia nas populações. Esses processos promovem o isolamento populacional e podem levar à futuras extinções locais de espécies (Couto *et al.*, 2020).

Espécies de térmitas presentes em fragmentos urbanos de Floresta Atlântica já tiveram os seus alados amplamente registrados na matriz urbana (ver capítulo 1). Entretanto, além da capacidade de entrar nesta matriz, os alados necessitam das condições microclimáticas e nutricionais favoráveis para fundar uma nova colônia (Nutting, 1969). Os insetos sociais apresentam plasticidade fenotípica e/ou características pré-adaptadas, o que lhes permite prosperar em ambientes turbulentos e antropogênicos (McKinney, 2006). Desta forma, no meio urbano, tende a surgir as espécies sinantrópicas ou espécies consideradas pragas, como *Nasutitermes corniger*, uma espécie nativa da Floresta Atlântica (Bandeira; Vasconcellos, 2002; Constantino, 2002; Alvarez, 2016; Boulogne *et al.*, 2017; Santos, 2021; Vasconcellos *et al.*, 2023).

Dessa forma, com base em dados de microssatélites, buscamos avaliar se há

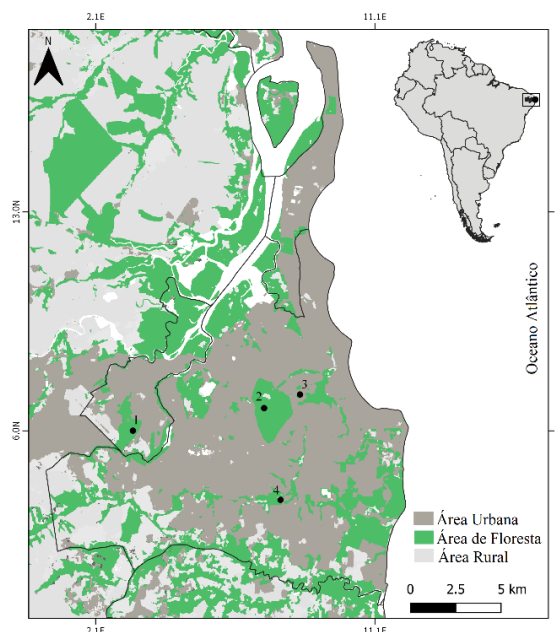
permeabilidade da matriz urbana e verificar se sua presença influencia o fluxo gênico e a diversidade genética intra e interpopulacional em espécies de térmitas pertencentes a distintos grupos alimentares (xilófago, humívoro e intermediário xilófago/humívoro), em quatro fragmentos de Floresta Atlântica, inseridos numa matriz urbana no estado da Paraíba, Brasil. Para isso, procuramos responder às seguintes questões: (1) A matriz urbana é um fator limitante ao fluxo gênico entre as populações dos fragmentos de Floresta Atlântica? (2) Espécies de grupos tróficos distintos respondem de maneira diferente ao processo de fragmentação no meio urbano? (3) A distância entre os fragmentos e/ou sua forma e tamanho influenciam na estruturação genética das populações de térmitas? (4) Se há conectividade funcional, existe um gradiente entre essas conexões, ou é aleatório?

## **2. MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1. Área de Estudo**

O presente estudo foi desenvolvido no município de João Pessoa, Nordeste do Brasil, o qual possui 1,2 milhões de habitantes (IBGE, 2022) e tem 210,45 km<sup>2</sup> de área territorial, apresentando uma densidade bruta de 39,70 habitantes/km<sup>2</sup>, ocupando 78% da área urbana (SEMAN, 2010). A expansão urbana tem sido apontada como o maior fator de degradação da Mata Atlântica na cidade. Desde a sua fundação até o início da década de 1970, em um período de 385 anos, apenas 30% do seu território foi ocupado. No entanto, a expansão urbana acelerou drasticamente, resultando na ocupação de 76,1% da área do Município no período de 1971 a 2008. A Cobertura Vegetal, em 2005, tinha um índice geral de 59,15% e, em 2010, este número já havia sido reduzido para 30,67% em todo o território municipal, entre áreas públicas e privadas e seus remanescentes vegetais somam 3.439,58 hectares (SEMAN, 2010).

Foram selecionadas quatro áreas de proteção ambiental: Refúgio de Vida Silvestre da Mata do Buraquinho (MB), Mata da Universidade Federal da Paraíba (UF), Parque Estadual Mata do Xém-Xém (XX) e o Parque Natural Municipal do Cuiá (CU) (Figura 1, Tabela 1). Os índices de circularidade (IC) das Unidades de Conservação foram calculados segundo Takikawa *et al.* (2021). As distâncias entre as quatro Unidades de Conservação, partindo dos centróides, foram geradas e mensuradas pelo *software* QGIS (versão 2.18).



**Figura 1** Localização dos fragmentos de Floresta Atlântica amostrados. 1- Parque Estadual Mata do Xém-Xém (XX); 2- Refúgio de Vida Silvestre da Mata do Buraquinho (MB); 3- Mata da UFPB (UF); 4- Parque Natural Municipal do Cuiá (CU)

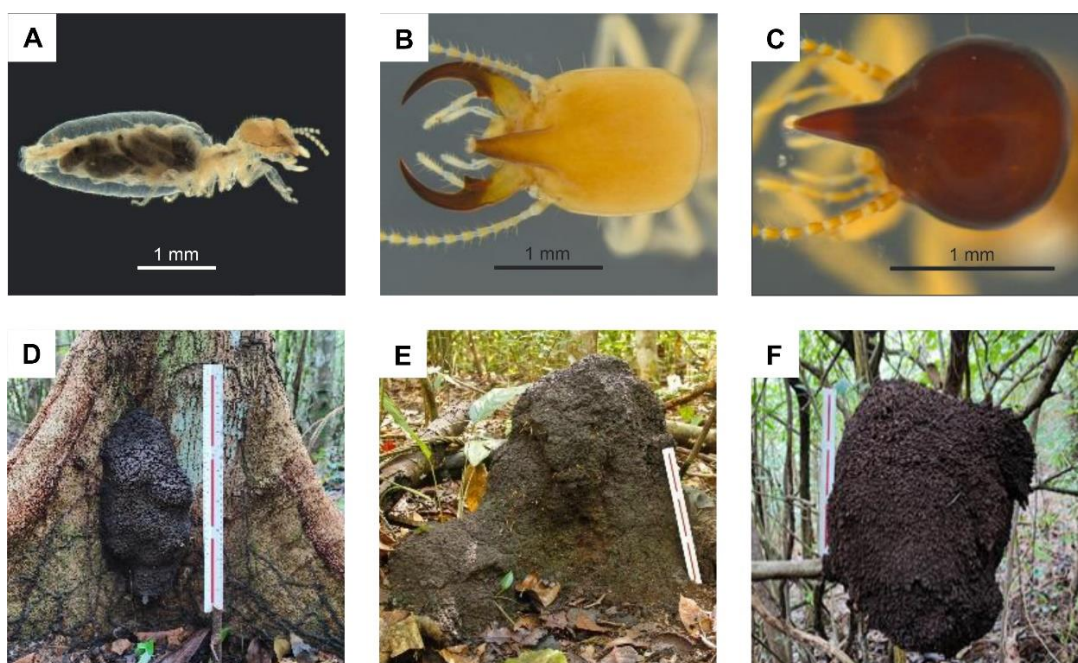
**Tabela 1** Fragmentos de Floresta Atlântica circundado por matrizes urbanas no estado da Paraíba, escolhidas para realização do estudo

Local	Tamanho da Área (km <sup>2</sup> )	Índice de Circularidade (IC) (km <sup>2</sup> )	Distância entre o fragmento mais próximo (DCF) (km)	Unidade de Conservação Administração Ato do Decreto
Refúgio de Vida Silvestre da Mata do Buraquinho	5,178	0,89	2,10	Sim Estadual Decreto n° 35.195, 28/Agosto/2014
Mata da UFPB	1,550	0,44	2,10	Não Federal Lei 1.366, 02/Dezembro/1955
Parque Natural Municipal do Cuiá	0,432	0,12	5,13	Sim Municipal Decreto N 7517
Parque Estadual Mata do Xém-Xém	1,820	0,65	7,33	Sim Estadual Decreto n° 21.262, 28/Agosto/2000

$$IC = 2 \times (\sqrt{\pi} \times A) / P, \text{ onde } \pi = 3,14; A = \text{área do fragmento}; P = \text{perímetro do fragmento}$$

## 2.2. Espécies utilizadas neste estudo

As espécies escolhidas para a realização do estudo foram: do grupo comedores de solo (humívoro), *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Apicotermatinae; Termitidae); do grupo intermediário (xilófago/humívoro), *Embiratermes neotenicus* (Holmgren, 1906) (Syntermitinae; Termitidae); e do grupo comedores de madeira (xilófago), *Nasutitermes corniger* (Mostchulsky, 1855) (Nasutitermitinae; Termitidae) (Figura 2). A escolha das espécies foi realizada em consonância com os critérios: ocorrência em algumas Unidades de Conservação do município de João Pessoa; construção de ninhos (facilitar os encontros); representantes das distintas categorias alimentares.



**Figura 2** Espécies escolhidas para a realização do estudo: A - *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Apicotermatinae; Termitidae); B - *Embiratermes neotenicus* (Holmgren, 1906) (Syntermitinae; Termitidae); C - *Nasutitermes corniger* (Mostchulsky, 1855) (Nasutitermitinae; Termitidae). Com os respectivos ninhos em D, E e F

### 2.3. Coleta de material biológico para análises moleculares

Em cada área, foram realizadas buscas ativas para localização e amostragem de três colônias distintas de cada uma das espécies estudadas. As colônias deveriam possuir distância mínima de 50m entre elas, sendo as colônias de cada área consideradas como populações (Barbosa *et al.*, 2018). De cada colônia foram coletados quatro indivíduos pertencentes as castas de soldados de *E. neotenicus* e *N. corniger* e operários de *A. banksi*. No total, foram utilizadas 36 colônias e 144 indivíduos. Uma vez coletados, os espécimes foram acondicionados em recipientes contendo etanol absoluto e levados ao Laboratório de Termitologia da Universidade

Federal da Paraíba onde foram armazenados à 4°C e, *a posteriori*, realizou-se a análise molecular.

#### **2.4. Análise molecular - extração, amplificação do DNA e genotipagem dos microssatélites**

O DNA genômico foi obtido da cabeça dos quatro indivíduos de cada ninho utilizando o kit de extração Blood/Tissue DNA Mini Kit, Mebep Bioscience, Ludwig, conforme instruções do fabricante. A amplificação foi realizada utilizando quatro marcadores por espécie (Apêndice A), incluindo uma cauda de 20 pares de bases na extremidade 5' do primer direto e co-amplificado com um terceiro oligonucleotídeo 'universal' marcado com fluorescências que se hibridizam à cauda de 20 pares de bases (Schuelke, 2000). Esse procedimento permite o agrupamento dos produtos de PCR de diferentes *loci* na mesma placa para genotipagem. Todas as reações de PCR foram realizadas em volumes de 10 µl, com 2 µl de DNA genômico (ca 10 ng), tampão 1X, 2 µM de MgCl<sub>2</sub>, 0,4 µM de dNTPs, 0,2 µM do primer direto, 0,2 µM do primer reverso, 0,4 µM da cauda fluorescente universal (marcada com 6-FAM, NED, PET ou VIC) e 0,50 U de enzima *Taq* polimerase.

O ciclo utilizado consistiu em uma etapa inicial de desnaturação de 10 min a 95°C; 40 ciclos de desnaturação a 95°C por 30s, anelamento a 60°C por 30s, e extensão a 72°C por 60s; e uma etapa de extensão final a 72°C por 10min. A genotipagem de alelos de microssatélites foi realizada pela empresa MacroGen (Seul, Coreia do Sul), utilizando um Sequenciador ABI 3730XL (Applied Biosystems). Os primers desenvolvidos para a espécie *Cavitermes tuberosus* podem promover a transferabilidade e, portanto, são capazes de amplificar sequências do DNA da espécie *Anoplotermes banksi* (Fournier *et al.*, 2015). O comprimento dos fragmentos amplificados foi verificado manualmente em cromatogramas e os genótipos foram avaliados usando o software GeneMarker 2.2.0 (SoftGenetics LLC), considerando GS500 LIZ (Applied Biosystems) como tamanho molecular padrão.

#### **2.5. Análise estatísticas dos dados**

##### **2.5.1. Diversidade genética**

Em cada fragmento, a diversidade genética para cada uma das espécies foi avaliada a partir do número de alelos efetivos, heterozigosidade observada, heterozigosidade esperada e índice de fixação utilizando o *software* GENEPOP ON THE WEB 4.2 (Raymond; Rousset, 1995; Rousset, 2008). O mesmo software foi utilizado para testar os desvios do equilíbrio de Hardy-Weinberg.



A fim de verificar se a diversidade genética difere significativamente entre as colônias e populações, considerando as suas distribuições entre os fragmentos, o número médio de alelos, heterozigosidade esperada e observada foram comparadas através de uma análise de variância molecular (AMOVA) usando o software ARLEQUIN v. 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005).

### 2.5.2. Estrutura genética e conectividade populacional/funcional

A estrutura genética populacional para cada uma das espécies foi estimada utilizando o método de agrupamento baseado em um modelo Bayesiano (*Bayesian model-based clustering*). O número de *clusters* (K) foi obtido utilizando o *software* Structure v 2.3.4 (Pritchard; Stephens; Donnelly, 2000). As simulações foram calculadas 20 vezes com o valor de K entre 1 e 10, utilizando o período *burn-in* de 50.000 e 100.000 via Cadeias de Markov e Monte Carlo (MCMC). O valor mais adequado de K (número de *clusters*) foi determinado utilizando o *software* STRUCTURE HARVESTER v 0.6.94 (Earl; VonHoldt, 2012), baseado no método Delta K (Evanno; Regnaut; Goudet, 2005). Em seguida, a representação gráfica dos resultados foi gerada utilizando o programa DISTRUCT v1.1 (Rosenberg, 2004), através do Structure Selector (Li; Liu, 2018).

A estrutura genética para cada espécie também foi testada calculando a divergência genética entre as colônias (F<sub>sc</sub>) e populações (F<sub>st</sub>) com 10.000 replicações aleatórias e 95% de intervalo de confiança, utilizando o programa ARLEQUIN v. 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005).

A relação entre as distâncias geográficas, MB *vs* UF (2,10km), MB *vs* CU (5,13km), MB *vs* XX (7,33km), UF *vs* CU (7,23km), UF *vs* XX (9,43km) e CU *vs* XX (9,0km), e a divergência genética foi testada para cada espécie utilizando o teste de Mantel com 9999 permutações com o auxílio do software GenAIEx 6.5 (Peakall; Smouse 2012) e o percentil da distância geográfica que influencia na diversidade genética foi calculado segundo Diniz-Filho *et al.* (2013).

Padrões de conectividade entre as colônias foram examinados através de análise de rede, que são inversamente proporcionais aos valores do F<sub>sc</sub> (Reynolds *et al.*, 1983) e sem premissa *a priori* de grupos genéticos usando EDENetworks v. 2.18 (Kivelä; Arnaud-Haond; Saramaki, 2015). Os nós da rede correspondem às colônias, e o limite é a distância máxima considerada como um enlace na rede; todos os links correspondentes a distâncias acima deste valor limite foram removidos. O programa determinou este nível de limite automaticamente. O número de arestas conectadas a um nó – grau de conectividade – indica quão fortemente uma colônia está conectada às outras colônias. Em contraste, o número de caminhos mais curtos entre outros nós que passam por um nó é definido como centralidade de intermediação (BC). Executamos

10.000 *bootstraps* nos resultados para avaliar a robustez dos valores de centralidade de intermediação (BC) da rede resolvida. As distribuições de valores de BC foram calculadas para os nós que apresentaram, no total, o maior BC, considerando todas as redes geradas.

## 2.6. Relação da diversidade genética com o tamanho, forma ou distâncias entre os fragmentos

Para testar o efeito das características da paisagem na estrutura genética da população, a diferenciação genética específica do *locus* (valor *Fst* específico da população) foi estimada e relacionada às características da paisagem usando modelos lineares generalizados, com distribuição multinomial-Dirchlet. Aplicando um método bayesiano hierárquico que introduz os dados genéticos, por meio da função de verossimilhança e os dados ambientais através da distribuição *Prior*, no software GESTE 2.0 (Foll & Gaggiotti, 2006). O método MCMC de salto irreversível com 10 execuções piloto com um comprimento de 5000 com *burn-in* antes de extrair amostras de uma cadeia com um comprimento de 50000, separadas por um intervalo de 20, foram performadas com três modelos e executadas com três variáveis de paisagem combinadas: tamanho, índice de circularidade e distância para o fragmento mais próximo (Tabela 1).

## 3. RESULTADOS

### 3.1. Diversidade genética

Todos os microssatélites foram polimórficos. Na espécie *A. banksi*, o número de alelos por *locus* variou entre 6 (*Ctub90F*) e 9 (*Ctub21F*) (mean  $\pm$  sd: 0,154  $\pm$  0,500). Na espécie *E. neotenicus*, o número de alelos por *locus* variou entre 3 (*En-15*) e 8 (*En-11*) (mean  $\pm$  sd: 0,125  $\pm$  0,500) e em *N. corniger* o número de alelos por *locus* variou entre 6 (*Ncor3*) e 8 (*Ncor6*) (mean  $\pm$  sd: 0,168  $\pm$  0,480) e o marcador *Ncor7* apresentou desvio do equilíbrio de Hardy-Weinberg (Apêndice A).

Das populações estudadas, não mostraram desvio do equilíbrio de Hardy-Weinberg ( $P < 0,05$ ) as colônias (UF1, UF2, XX11 e XX12) de *A. banksi*, (XX11 e XX12) de *E. neotenicus* e para UF3 de *N. corniger* (Tabela 2). Os dados obtidos foram provenientes da média dos 4 indivíduos por colônia, sendo que, para a espécie *A. banksi*, o número médio de alelos efetivos variou de 3 a 4, a heterozigozidade observada variou entre 0,250 e 0,750 e a heterozigozidade esperada variou entre 0,356 e 0,793. Para a espécie *E. neotenicus*, o número médio de alelos efetivos variou de 2,500 a 3,750, a heterozigozidade observada variou entre 0,125 e 0,563 e a heterozigozidade esperada variou entre 0,469 e 0,697. Para a espécie *N. corniger*, o número

médio de alelos efetivos variou de 2,250 a 4,000, a heterozigozidade observada variou entre 0,063 e 0,875 e a heterozigozidade esperada variou entre 0,344 e 0,763 (Tabela 2).

A diversidade genética populacional foi moderada para *A. banksi* ( $F_{st}=0,14$ ,  $p=0,000001$ ) e baixa para *E. neotenicus* ( $F_{st}=0,02$ ,  $p=0,000001$ ), porém o cálculo da diversidade não foi significativo para *N. corniger* ( $F_{st}=0,09$  e  $p=0,3861$ ) (Hartl & Clark 2010).

Os resultados da variância molecular para as três espécies apresentaram uma maior divergência intracolônia ( $F_{scAb}=0,10$ ,  $p=0,005$ ;  $F_{scEn}=0,05$ ,  $p=0,000001$ ; e  $F_{scNc}=0,04$ ,  $p=0,000001$ ) do que quando comparadas entre as colônias dentro das populações formado pelas quatro áreas ( $F_{ctAb}=0,02$ ,  $p=0,04$ ;  $F_{ctEn}=0,03$ ,  $p=0,03$ ; e  $F_{ctNc}=0,02$ ,  $p=0,07$ ), considerando *A. banksi*, *E. neotenicus* e *N. corniger* respectivamente (Apêndice B).

Comparando as colônias par a par, para *A. banksi*, as maiores variações foram observadas entre XX12 e as demais colônias e com os maiores índices de intensidade de variância entre 0,6 a 0,8 com as colônias UF1, UF2 e UF3. Para *E. neotenicus*, as maiores variações foram observadas entre a UF3 e as colônias CU7 e XX10 e, para *N. corniger*, as maiores variações foram observadas entre a UF3 e as colônias CU8 e XX10 (Apêndice C).

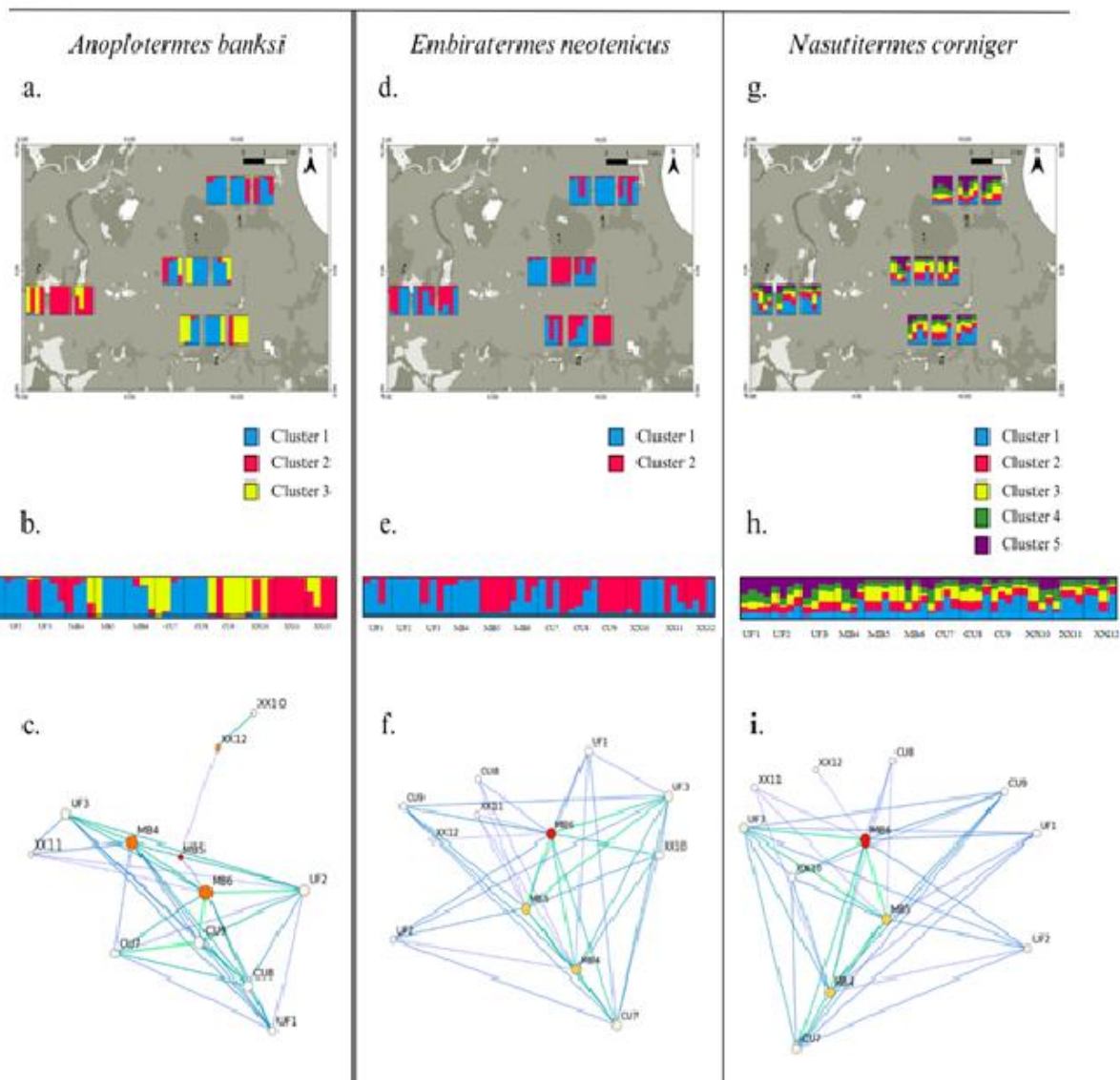
### 3.2. Estrutura genética e conectividade populacional/funcional

O agrupamento das 12 colônias estudadas se deu em três *clusters* ( $K=3$ ) para *A. banksi*, dois *clusters* ( $K=2$ ) para *E. neotenicus* e cinco *clusters* ( $K=5$ ) para *N. corniger*. As análises foram conduzidas individualmente para as colônias, distribuídas em suas áreas de ocorrência. Dentre as espécies estudadas, apenas para *A. banksi* existe uma relação entre a diferenciação genética e distância geográfica (Mantel test:  $R^2=0,45$ ;  $p=0,01$ ), porém apenas 20% da variação no  $F_{st}$  é explicada pela distância geográfica. Para *A. banksi*, dos três *clusters* genéticos, dois componentes são praticamente exclusivos das populações UF, MB e CU (*Cluster* 1 “blue”) e MB, CU e XX (*Cluster* 3 “yellow”). O terceiro componente foi bem mais expressivo na população de XX (*Cluster* 2 “red”) (Figura 3a) (Apêndice D).

Nos *clusters* das populações de *Embiratermes neotenicus*, observou-se uma preponderância no componente *Cluster* 1 “blue” (73%) em relação ao *Cluster* 2 “red” (27%), que ocorrem na UF e com uma mistura mais homogênea para as populações da MB e XX (46% “red” e 54% “blue”; 55% “red” e 45% “blue”) e uma maior expressividade no componente 65% *Cluster* 2 “red” e 35% *Cluster* 1 “blue” para a população do CU (Figura 3d) (Apêndice E). Para as populações de *N. corniger*, as composições dos agrupamentos genéticos e os seus graus de mistura apresentaram-se de forma heterogêneos e constantes nas populações amostradas. (Figura 3g) (Apêndice F).

**Tabela 4** Caracterização de doze colônias de *Anoplotermes banksi*, *Embiratermes neotenicus* e *Nasutitermes corniger*, coletados em fragmentos de Floresta Atlântica circundados por uma matriz urbana no município de João Pessoa, PB, Brasil. N- número de alelos efetivos; Ho- heterozigossidade observada; He- heterozigossidade esperada; F- Índice de fixação; Np- número de alelos privados

<i>Popu lação</i>	<i>Colônia</i>	<i>N Ab</i>	<i>Ho Ab</i>	<i>He Ab</i>	<i>F Ab</i>	<i>Np Alelos privados Ab</i>	<i>N En</i>	<i>Ho En</i>	<i>He En</i>	<i>F En</i>	<i>Np Alelos privados En</i>	<i>N Nc</i>	<i>Ho Nc</i>	<i>He Nc</i>	<i>F Nc</i>	<i>Np Alelos privados Nc</i>
<b>UF</b>	UF1	3,00	0,50	0,54	0,02	0,25	2,50	0,29*	0,58	0,53	0,00	2,25	0,33*	0,56	0,25	0,00
	UF2	3,70	0,60	0,69	0,13	0,00	3,50	0,19*	0,64	0,75	0,75	3,00	0,39*	0,53	0,19	0,50
	UF3	4,00	0,75	0,35*	- 0,15	0,25	3,75	0,12*	0,59	0,81	0,50	2,75	0,69	0,60	0,11	0,25
<b>MB</b>	MB4	4,00	0,40*	0,74	0,35	0,00	3,75	0,31*	0,70	0,61	0,50	3,50	0,77	0,39*	- 0,18	0,75
	MB5	4,00	0,49*	0,79	0,40	0,25	3,75	0,38*	0,65	0,27	0,00	3,50	0,17*	0,34	0,18	0,00
	MB6	4,00	0,42*	0,75	0,18	0,25	3,50	0,37*	0,64	0,35	0,00	4,00	0,81	0,61*	0,14	0,25
<b>CU</b>	CU7	4,00	0,25*	0,65	0,63	0,50	3,50	0,44*	0,67	0,21	0,25	3,25	0,87	0,56*	0,35	0,25
	CU8	4,00	0,42*	0,60	0,37	0,00	3,00	0,27*	0,47	0,19	0,00	3,25	0,87	0,56*	0,40	0,25
	CU9	3,71	0,39*	0,52	0,32	0,25	3,75	0,35*	0,64	0,35	0,50	3,00	0,17*	0,50	0,28	0,00
<b>XX</b>	XX10	3,00	0,33*	0,52	0,41	0,25	3,25	0,40*	0,69	0,17	1,25	3,25	0,42*	0,76	0,24	0,25
	XX11	3,72	0,67	0,66	0,13	1,25	3,50	0,50	0,51	0,07	1,50	3,25	0,30*	0,56	0,12	0,75
	XX12	4,00	0,62	0,66	0,04	0,75	3,50	0,56	0,59	0,10	1,00	3,00	0,06*	0,38	0,84	0,00



**Figura 3** Distribuição dos *clusters* entre os fragmentos de Floresta Atlântica, numa matriz urbana no Nordeste do Brasil com estimativas para o melhor K, com respectivo *barplot* e as cores cada barra horizontal, que representa a proporção do genótipo individual atribuído a um determinado *cluster* (frações dos membros). Rede de conectividade com limite automático (0,25), baseados em Fsc gerado com software EDENetwork analisando as 12 colônias de *Anoplotermes banksi* (a, b, c); *Embiratermes neotenicus* (d, e, f) e *Nasutitermes corniger* (g, h, i). (\**barplots* para k = 3; k = 2 e k = 5 respectivamente e 1 MB; 2 UF; 3 CU e 4 XX)

### 3.3. Relação da diversidade genética com o tamanho, forma ou distâncias entre os fragmentos

Para todas as espécies, o modelo constante apresentou maior probabilidade

posterior (P), sendo assim, é possível afirmar que nenhuma das variáveis ambientais avaliadas influencia a estrutura genética das populações e que um ou mais fatores ambientais ainda desconhecidos podem desempenhar um papel importante nessa determinação (Tabela 3).

**Tabela 3** Probabilidade posterior para diferentes modelos construídos no GESTE considerando diferentes combinações de características da paisagem. Ab *Anoplotermes banksi*, En *Embiratermes neotenicus* e Nc *Nasutitermes corniger*. IC: Índice de circularidade e DCF: Distância entre o fragmento mais próximo

Fator(es) no modelo	Modelo de maior probabilidade	P (constante)	P (G1)	P (G2)	P (G1 × G2)
TamanhoAb	Constante	0,843	0,157		
ICAb	Constante	0,913	0,087		
DCFAb	Constante	0,858	0,142		
Tamanho, ICAb	Constante	0,756	0,153	0,070	0,021
Tamanho, DCFAb	Constante	0,727	0,136	0,123	0,014
IC, DCFAb	Constante	0,791	0,072	0,124	0,013
TamanhoEn	Constante	0,936	0,063		
ICEn	Constante	0,939	0,061		
DCFEn	Constante	0,940	0,060		
Tamanho, ICEn	Constante	0,873	0,057	0,056	0,014
Tamanho, DCFEn	Constante	0,885	0,053	0,056	0,006
IC, DCFEn	Constante	0,881	0,053	0,059	0,007
TamanhoNc	Constante	0,954	0,046		
ICNc	Constante	0,950	0,050		
DCFNc	Constante	0,947	0,053		
Tamanho, ICNc	Constante	0,901	0,046	0,0438	0,009
Tamanho, DCFNc	Constante	0,890	0,050	0,055	0,005
IC, DCFNc	Constante	0,901	0,046	0,050	0,003

\*A primeira coluna mostra a(s) variável(eis) de paisagem testada(s) no modelo. A segunda e a terceira colunas correspondem ao modelo que melhor explica os dados. As três colunas restantes mostram a probabilidade posterior de cada modelo, com o fator na primeira coluna correspondendo aos rótulos G1, G2 na coluna subsequente e G1 × G2 referindo-se à interação entre os fatores G1 e G2.

#### 4. DISCUSSÃO

A matriz urbana se mostrou uma barreira permeável ao fluxo gênico entre os fragmentos de Floresta Atlântica para as espécies de térmitas estudadas. É provável que

a configuração e a distribuição dos fragmentos na paisagem urbana promovam uma conectividade funcional entre as populações (Couto *et al.*, 2020; García *et al.*, 2006). No entanto, as espécies apresentaram comportamentos divergentes em relação às composições dos *clusters* entre as colônias dos fragmentos. Nas populações de *A. banksi* (humívoro), foi observada uma maior influência nas distribuições das frequências alélicas em maiores distâncias, com uma maior divergência na distribuição desses componentes genéticos entre as populações dos fragmentos mais distantes. Em *E. neotenicus* (intermediário xilófago/humívoro) e *N. corniger* (xilófago), a distância entre os fragmentos não teve influência significativa sobre a diversidade genética das populações. No entanto, *E. neotenicus* apresentou alelos privados e algum grau de restrição no compartilhamento de componentes genéticos. Por outro lado, *N. corniger* foi encontrado em todos os fragmentos, nas bordas das áreas e até mesmo dentro da matriz urbana, sem evidências de limitação ao fluxo gênico entre as populações dos fragmentos.

Dentre as 36 colônias estudadas das três espécies, sete estão em equilíbrio de Hardy-Weinberg (HW): *A. banksi* (UF1, UF2, XX11 e XX12); *E. neotenicus* (XX11 e XX12) e *N. corniger* (UF3), indicando a manutenção das suas frequências alélicas após gerações de cruzamentos ao acaso e perpetuação na ausência de outros fatores. Desvio do equilíbrio de HW, quando observados por microsatélites (não codificantes), são provenientes em função de migrações e mutações. Esta última tem taxas baixas de efetividade e fixação entre os descendentes.

Dentre todas as espécies, as que apresentaram o maior número de alelos efetivos foram as populações da Mata do Buraquinho. Esses alelos contribuem para a diversidade genética. As populações de *A. banksi* e *E. neotenicus* da localidade Xém-Xém apresentaram alelos privados, indicando um fluxo gênico mais restrito. Esse resultado está alinhado com os dados de *A. banksi* no teste de Mantel. Neste caso, observou-se que 20% da divergência genética entre as populações podem ser atribuídas à distância geográfica, o que contribui para um menor intercâmbio gênico entre essas populações e as demais da UF, com estruturação moderada entre as suas populações. Isso reflete, portanto, um grau de mistura entre os três *clusters* genéticos, resultado do fluxo gênico mais restrito quando consideramos a maior distância geográfica entre essas populações.

Na Floresta Atlântica, a distribuição de *A. banksi* está concentrada em ninhos conspícuos e incipientes no solo, ou presos na base de árvores (Vasconcellos, 2010). O voo de dispersão dos alados a partir do nível do solo tende a restringir a fixação a maiores distâncias, pois haveria um maior gasto de energia para revoar partindo do solo. Alguns

dos obstáculos podem ser o movimento contra a gravidade, encontrar clareiras para descer o dossel e encontrar o solo apropriado para fundar uma nova colônia e, nesses trajetos, estar mais susceptível ao dessecamento corpóreo, coincidir com o encontro de correntes de ar favoráveis, não se deparar com predadores ao revoar e retornar ao solo, visto que é o substrato no qual se fixa.

Há o acúmulo local de divergências genéticas quando a dispersão entre as populações está geograficamente limitada. Pois, a deriva genética associada à adaptação local, sob efeito fundador, permite que as populações se diferenciem e fixem por gerações subsequentes (Freeland, 2020). Estudos realizados por Barbosa (2018), que observou que populações de *Nasutitermes jaraguae*, espécie que nidifica no solo, mostraram que elas apresentavam-se fortemente estruturadas e distribuídas em alguns estados nordestinos (Pernambuco, Bahia e Paraíba), Minas Gerais e Santa Catarina, no bioma Mata Atlântica.

Ademais, as colônias de *A. banksi* são fundadas por um casal monogâmico (rei e rainha), sendo classificadas como famílias simples (Nutting, 1969; Vargo; Husseneder, 2009). Nesse modelo de acasalamento, a produção de indivíduos por colônia, incluindo alados, é reduzida, e grande parte da diversidade genética da espécie origina-se da recombinação de alelos de um único casal. O ponto crucial nesse processo é o pareamento entre indivíduos não aparentados de populações e de subpopulações distintas, viabilizando o fluxo gênico. Contudo, o hábito de nidificar ao nível do solo limita ainda mais a ocorrência desses encontros.

As distribuições das frequências alélicas foram mais equilibradas para a população da Mata do Buraquinho, que também se destacaram por estarem altamente centralizadas e conectadas às demais populações. Isso foi evidenciado por bordas mais espessas na rede, maiores diâmetros dos nós e um elevado grau das arestas, indicando um elevado nível de conectividade. Essa população exibiu alta centralidade de intermediação, refletindo área de importância para a retransmissão do fluxo gênico entre as demais populações, como ilustrado pelos nós maiores (Figura 3c).

A distância geográfica não influenciou na distribuição das frequências alélicas para as populações de *E. neotenicus*, espécie que se apresenta mais generalista quanto à fonte do recurso alimentar e que se fixa em madeira (coletado apenas em madeira no solo, extra ninho - observação feita por pesquisadores para a região do estudo). As populações de *E. neotenicus* apresentaram baixa estruturação, possivelmente influenciada por semelhanças ou dissimilaridades ambientais. Além disso, foram identificados alelos privados na população de XX, um forte indicativo de um fluxo genético mais restrito ou



de processos aleatórios ocorrendo de uma geração à outra. Desta forma, as frequências alélicas não foram distribuídas de forma tão diferentes nas populações de *E. neotenicus* (Hartl; Clark, 2010; Templeton, 2011).

Esses resultados de *E. neotenicus* diferem do encontrado em áreas onde as plantações de cana-de-açúcar formavam a matriz isolando os fragmentos de Floresta Atlântica, em que foi observada uma estruturação moderada entre populações da espécie (Couto *et al.*, 2020). A matriz canavieira, porém, possui características que favorecem a dispersão, tais como a posição elevada dos fragmentos, voos de dispersão dos alados coincidindo com os períodos em que a cana está baixa e/ou durante das colheitas, além da exposição da área aos ventos devido à ausência de barreiras. Esses fatores destacam a importância do tipo de matriz que circunda o habitat natural para a manutenção da conectividade funcional.

Na população da Mata Buraquinho, observamos uma rede de conexão altamente interligada com as demais populações, caracterizando como uma população “fonte”, que exibiu um elevado grau de dominância e alta centralidade de intermediação. Esta contribui predominantemente para abastecer todo o sistema (ou sumidouros, conforme (Rozenfeld *et al.*, 2008) ou atua como caminhos essenciais, garantindo a manutenção da conectividade entre as demais populações, incluindo o volume de trocas de migrantes e o papel dominante que essa população desempenha nessas interações (Figura 3f).

Em *E. neotenicus*, foi relatada a presença do sistema de reprodução assexuada pela rainha (AQS) (Fougeyrollas *et al.*, 2015). Esse sistema requer menor dispêndio de energia para a manutenção da carga genética, tornando-se um mecanismo vantajoso para as colônias. Por outro lado, ele restringe o *pool* alélico intracolônial, resultando em uma produção intermediária de indivíduos, incluindo alados na colônia. Com o tempo, esse mecanismo promove um maior nível de divergência genética entre populações distintas.

Não houve isolamento por distância para *N. corniger*. Essa espécie pode consumir madeira em vários estágios de decomposição e nidifica em árvores, geralmente acima de 3 m, tanto no interior como na borda da floresta, características que podem facilitar o voo de dispersão e o estabelecimento de colônias no meio urbano (Vasconcellos; Bandeira, 2006; Vasconcellos *et al.*, 2008). As populações apresentaram estruturação, com as distribuições das frequências alélicas altamente misturados em um  $K=5$ , refletindo a alta capacidade de dispersão por vias alternativas. Além disso, a diversidade genética entre as populações não foi significativa e não houve evidências de um padrão de distribuição associado à geografia.

Em colônias de *N. corniger* pode ocorrer a presença de famílias estendidas (reprodutores secundários que descendem do casal real primário) ou mistas (reprodutores secundários que descendem de diferentes casais) (Roisin, 1993; Vargo; Husseneder, 2009). Aliado aos mecanismos de poliginia e poliandria (Thorne, 1980, 1984; Vasconcellos; Bandeira, 2006), a ocorrência de ninhos policálicos, composta por múltiplas unidades interligadas, podem produzir e acomodar grandes colônias e, conseqüentemente, mais alados podem estar envolvidos nos voos de dispersão, aumentando a possibilidade de encontros entre alados aparentados.

Muitas populações de insetos flutuam amplamente em tamanho, e é o tamanho que mais profundamente afeta os processos genéticos, pois em populações numerosas há exigência de um maior número de gerações para que os alelos possam se fixar. As espécies variam em seus sistemas de acasalamentos (partenogênese, poligenia, poliandria, monogamia, harém). O mesmo número de indivíduos pode resultar em impactos genéticos muito diferentes em espécies distintas, dependendo da estrutura populacional e do sistema de acasalamento (Avise, 2000; Avise; Hamrick, 1996).

Cupins são longevos, com elevadas taxas de reprodutibilidade e populações numerosas. A herdabilidade está diretamente relacionada ao nível de heterozigosidade em uma população. Quando há uma herdabilidade elevada, pouco das condições ambientais serão capazes de interferir nas variabilidades genéticas dos indivíduos das populações (Frankham; Ballou; Briscoe, 2002).

A população de *N. corniger* da Mata do Buraquinho apresentou uma rede de conexão expressiva com as populações das outras áreas. Esse padrão de conectividade para as três espécies (Figura 3c, 3f e 3i), evidenciado pela centralidade e intermediação dessas populações, sugere um cenário de metapopulações com dinâmicas independentes, mas interligadas por trocas de indivíduos (migrações). Nesse contexto, as populações fonte geram alelos em excesso e sustentam as populações de destinos, em longo prazo, por meio do fluxo gênico. Pequenas populações tendem a servir como repositórios quando existem populações vizinhas com maior tamanho populacional, sendo essas últimas consideradas populações “fonte” (Ellstrand; Elam, 1993).

As forças evolutivas (seleção, deriva genética, mutação e migração) são os *drivers* norteadores da diversidade genética das populações, considerando também fatores ecológicos. A estruturação genética das populações de uma espécie depende de qual força evolutiva tem efeito predominante em certo contexto ecológico. Traçando um paralelo comparativo entre as espécies do estudo: para *A. banksi*, a deriva genética suplanta o fluxo

gênico e este apresenta-se mais limitado tanto pela distância física quanto pelas rotas de dispersão, levando, portanto, a uma maior divergência genética entre as suas populações. Para *N. corniger*, seria o processo inverso, visto que apresenta o fluxo gênico irrestrito e sem influência de rotas de dispersão (“colônias volantes”), sem divergências entre as populações e com fortes indícios de endocruzamentos. Em *E. neotenicus*, o fluxo gênico atua com maior efetividade, com algumas restrições influenciadas pelas rotas de dispersão.

As variáveis ambientais, como tamanho, forma e distância até o fragmento mais próximo, não influenciaram nas distribuições das frequências alélicas entre as populações das três espécies. Portanto, o *design* da matriz, intercalada com fragmentos de diferentes tamanhos (Beninde; Veith; Hochkirch, 2015; Callaghan *et al.*, 2018; Andrade; Medeiros; Chiarello, 2020), é de suma importância, pois os fragmentos menores podem atuar como trampolins ecológicos para térmitas e demais grupos taxonômicos.

A presença de alelos privados no fragmento de Xém-Xém para *A. banksi* e *E. neotenicus* pode ser atribuída à posição geográfica mais a Oeste desse fragmento em relação aos demais (ver Figura 1). Em João Pessoa, os ventos alísios, que sopram do Leste para o Oeste e são provenientes do Oceano, são predominantes, com velocidades superiores a 4m/s, variando entre 10 e 20 km/h, consideradas elevadas (Reboita *et al.*, 2012). No geral, os alados dos térmitas possuem baixa capacidade de dispersão e são fortemente afetados pelos ventos (Watson; Cribb; Watson, 2011). Durante o período chuvoso, os ventos são intensificados e ocorre uma penetração de brisa marítima, aumentando a potência eólica. Esse é justamente o período em que os alados dos térmitas revoam para fundar novas colônias. As populações de *N. corniger* têm ampla distribuição, pois, por se tratar de uma espécie praga, utilizam vias alternativas para alcançar e se fixar noutros ambientes, inclusive dentro da matriz urbana (Vasconcellos *et al.*, 2002).

A fragmentação populacional e seus impactos sobre a diversidade genética, diferenciação, endogamia e risco de extinção dependem diretamente do nível do fluxo gênico entre os fragmentos. Estes estão relacionados ao número de fragmentos populacionais, distribuição dos tamanhos populacionais nos fragmentos, distribuição geográfica, distância entre os fragmentos, habilidade de dispersão das espécies, tipo de matriz entre os fragmentos e sua permeabilidade à dispersão das espécies. Sendo assim, essas configurações estruturais específicas da paisagem de estudo podem favorecer o aproveitamento dos térmitas em utilizar as correntes de ar, contribuindo para o aumento da força e da turbulência dentro ou acima do dossel superior (Kruijste *et al.*, 2000). Dessa

forma, potencializando a transposição das barreiras impostas pelas construções e residências, promovendo o fluxo gênico entre as populações em ambientes urbanos e mantendo a conexão funcional entre os fragmentos.

O fluxo gênico é capaz de tornar as frequências alélicas/genotípicas heterogêneas entre e dentro das populações, com isso, espécies que apresentam fluxo gênico mais restrito em geral apresentam sinal de estruturação populacional (não considerando outros fatores). Além disso, a incidência de haplótipos compartilhados entre espécies ou populações distantes fisicamente pode ocorrer devido ao compartilhamento de polimorfismos ancestrais (Lorenz-Lemke *et al.*, 2010; Segatto *et al.*, 2014a, b), visto que as análises desses intercâmbios genéticos, entre indivíduos de uma mesma ou de diferentes populações de uma espécie, foram realizadas por microssatélites. Estes refletem uma história mais recente (algumas dezenas a centenas de anos) da demografia da espécie, e, portanto, da estruturação populacional dentro de espécies que esteja mais fortemente ligada a fatores ecológicos e históricos (Loveless *et al.*, 1984).

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A matriz urbana não se mostrou uma barreira impermeável ao fluxo gênico entre os fragmentos de Floresta Atlântica para as espécies de térmitas estudadas. É possível que a configuração e a distribuição dos fragmentos na paisagem urbana favoreçam conectividade funcional entre as populações.

As espécies das diferentes guildas alimentares se comportaram de forma divergente quanto às distribuições das frequências alélicas entre as populações dos fragmentos. Para as populações de *A. banksi* (humívoro), observou-se uma maior influência das permutas haplotípicas quando maiores distâncias foram consideradas, limitando-as. Sendo assim, constatou-se uma maior divergência na distribuição dos componentes genéticos entre as populações dos fragmentos mais distantes.

Para *E. neotenicus* (intermediário xilófago/humívoro) e *N. corniger* (xilófago), a distância entre os fragmentos não teve influência significativa sobre a diversidade genética das populações, visto que a primeira espécie é mais generalista e a segunda é capaz de retirar o recurso alimentar das mais variadas fontes de celulose. Contudo, *E. neotenicus* apresentou alelos privados e algum grau de restrição na proporção de compartilhamento dos alelos, influenciado pela rota de dispersão. Enquanto, *N. corniger* foi encontrado em todos os fragmentos, nas bordas das áreas e dentro da própria matriz urbana, com estruturação, mas sem limitação de fluxo gênico entre as populações.

Desse modo, fatores como a história de vida, guilda alimentar, especificidade do habitat, o tipo de acasalamento e potencial de dispersão das espécies aliado à disposição dos fragmentos pela matriz, podem explicar os padrões de distribuição genética entre populações de térmitas. Para a cidade de João Pessoa, a configuração estrutural da matriz urbana, com manchas verdes distribuídas pela cidade, edificações à beira mar gabaritadas (12,9m de altura), dentre outros fatores, favorece a conectividade funcional das populações de térmitas, facilitando o fluxo gênico entre fragmentos.

A Mata do Buraquinho destaca-se como um importante centro irradiador de diversidade genética. Esse padrão também pode ser estendido para outros grupos taxonômicos que habitam a paisagem urbana (ex.: aves e lepidópteros), embora não haja estudos que comprovem isso diretamente, o que torna os estudos sobre essa perspectiva essenciais para orientar estratégias de planejamento urbano. O uso dessas informações como base técnico-científico no Plano Diretor do município, por exemplo, pode pautar as normas de construções verticais (gabaritos dos prédios) e metragens das áreas verdes horizontais que podem ser suprimidas para construções de condomínios e redes hoteleiras. Tais estratégias devem focar na expansão das cidades de maneira que assegurem a conservação de áreas verdes, evidenciando a necessidade de alinhar o crescimento urbano à preservação da diversidade biológica.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, A. M.; SOUZA, A. F. Northern Atlantic Forest: conservation status and perspectives. In: PEREIRA FILHO, G. A. *et al.* (org.). **Animal Biodiversity and Conservation in Brazil's Northern Atlantic Forest**. Springer, Cham, 2023. p. 7-22. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1_2). Acesso em: 09 jun. 2022.

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.

ANDRADE, A. C.; MEDEIROS, S.; CHIARELLO, A. G. City sloths and marmosets in Atlantic Forest fragments with contrasting levels of anthropogenic disturbance. **Mammal research**, v. 65, n. 3, p. 481-491, 2020.

ANTROP, M. Landscape change and the urbanization process in Europe. **Landscape and Urban Planning**, v. 67, n. 1-4, p. 9-23, 2004.

AVISE, J. C. **Phylogeography: The history and formation and formation of species**. Havard: Havard University Press, 2000.

AVISE, J. C.; HAMRICK, J. L. **Conservation Genetics: case histories from nature**. New York: Champman e Hall, 1996.

- BANDEIRA, A. G.; VASCONCELLOS, A. Estado atual do conhecimento sistemático e ecológico sobre os cupins (Insecta. Isoptera) do Nordeste Brasileiro. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 13, n. 1/2, p. 37-45, 1999.
- BANDEIRA, A. G.; VASCONCELLOS, A. A quantitative survey of termites in a gradient of disturbed highland forest in Northeastern Brazil (Isoptera). **Sociobiology**, v. 39, n. 3, p. 429–439, 2002.
- BARBOSA, N.C.C.P. **Integrando diferentes abordagens genéticas para a compreensão dos cupins**: delimitação de espécies do Grupo *Nasutitermes jaraguae* (Holmgren, 1910) (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), filogeografia da espécie *N. jaraguae* no bioma Mata Atlântica e filogenia das espécies do gênero *Nasutitermes*. 2018. Tese (Doutorado em Genética) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), São José do Rio Preto, 2018.
- BENINDE, J.; VEITH, M.; HOCHKIRCH, A. Biodiversity in cities needs space: a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. **Ecology Letters**, v. 18, n. 6, p. 581–592. 2015
- BOULOGNE, I. *et al.* Ecology of termites from the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) and potential for science-based development of sustainable pest management programs. **Journal of Pest Science**, v. 90, p. 19-37, 2017.
- BRANDL, R. *et al.* High gene flow between populations of *Macrotermes michaelsoni* (Isoptera, Termitidae). **Insectes Sociaux**. v. 52, p. 344–349, 2005.
- CALLAGHAN, C. T. *et al.* The effects of local and landscape habitat attributes on bird diversity in urban greenspaces. **Ecosphere**, v. 9, n.7, p. e02347, 2018.
- CANCELLO, E. M. *et al.* Latitudinal variation in termite species richness and abundance along the Brazilian Atlantic Forest hotspot. **Biotropica**, v. 46, n. 4, p. 1–10, 2014.
- CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal of Applied Entomology**, v. 126, n. 7-8, p. 355-365, 2002.
- CONSTANTINO, R.; ACIOLI, A. N. S. Termite diversity in Brazil (Insecta: Isoptera). In: MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O.; BRUSSAARD, L. (ed.). **Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems**. Trowbridge: CABI Publishing, 2006 cap. 5, p. 117-128.
- CONSTANTINO, R. **Termite Database**. Disponível em: <<http://termitologia.net>>. Acesso em: 12 jan. 2023.
- COUTO, A. A. V. O. **Térmitas em fragmentos de floresta atlântica**: estrutura das taxocenoses, variabilidade genética e efeitos da matriz de cana-de-açúcar sobre o isolamento de populações. 2018. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas: Zoologia) - Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2018. Disponível em: <https://repositorio.ufpb.br/jspui/handle/123456789/15162>.
- COUTO, A.A.V.O *et al.* Effects of habitat loss on the genetic diversity of *Embiratermes neotenicus* (Isoptera) in a fragmented landscape of the Atlantic Forest, Brazil. **Insect Conservation and Diversity**, v. 13, n. 4, p. 351-359, 2020.
- DE FARIA SANTOS, A. *et al.* Phylogeography of *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae) in the neotropical region. **BMC Evolutionary Biology**, v. 17, n. 1, p. 1-12, 2017.

- DINIZ-FILHO, J. A. F. *et al.* Mantel test in population genetics. **Genetics and molecular biology**, v. 36, p. 475-485, 2013.
- DONOVAN, S. E. *et al.* Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Ecological Entomology**, v. 26, p.356–3666, 2001.
- DUPONT, L.; ROY, V.; KALI, E.; HARRY, B. Genetic variability of the soil-feeding termite *Labiotermes labralis* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Amazonian primary forest and remnant patches. **Insect Conservation and Diversity**, v. 2, p. 53–61, 2009.
- EARL, D.A.; VON HOLDT, B.M. Structure Harvester: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. **Conservation Genetics Resources**, v. 4, p. 359-361, 2012.
- EGGLETON, P. *et al.* Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 90, n. 2, p. 189–202, 2002
- ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, K. Termites (Isoptera): Their Phylogeny, Classification, and Rise to Ecological Dominance. **American Museum of Natural History**, v. 2009, n. 3650, p.1-27, 2009.
- ELLSTRAND, N.C., ELAM, D.R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, n. 1, p. 217– 242, 1993.
- EVANNO, G.; REGNAUT, S.; GOUDET, J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. **Molecular ecology**, v. 14, n. 8, p. 2611-2620, 2005.
- EXCOFFIER, L. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. **Evolutionary Bioinformatics Online**, v.1, p. 47–50, 2005.
- FOLL, M.; GAGGIOTTI, O. Identifying the environmental factors that determine the genetic structure of populations. **Genetics**, v. 174, n. 2, p. 875–891, 2006.
- FOUGEYROLLAS, R. *et al.* Assexual queen succession in the higher termite *Embiratermes neotenicus*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 22, n. 109, p. 20150260, 2015.
- FOURNIER, D.; HELLEMANS, S.; HANUS, R.; ROISIN, Y. Facultative asexual reproduction and genetic diversity of populations in the humivorous termite *Cavitermes tuberosus*. **Proceedings of the Royal Society**, v. 283, n. 1832, p. 1-8, 2016.
- FRANKHAM, R.; BALLOU, D. A.; BRISCOE, J. **Introduction to Conservation Genetics**. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- FREELAND, J. R. **Molecular ecology**. ed. 3. Hoboken, NJ: Wiley, 2020. 384 p.
- GARCÍA, J. *et al.* Analysis of the genetic diversity of *Nasutitermes coxipoensis* (Isoptera: Termitidae) in natural fragments of Brazilian Cerrado savanna using AFLP markers. **Sociobiology**, v. 48, n. 1, p. 267-279, 2006.
- GOODISMAN, M. A. D.; CROZIER, R. H. Population and colony genetic structure of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. **Evolution**, v. 56, n. 1, p. 70-83, 2002.

GONZÁLEZ, A. S.; YÁÑEZ-NAVEA, K.; MUÑOZ, M. Effect of coastal urbanization on sandy beach coleoptera *Phaleria maculata* (Kulzer, 1959) in northern Chile. **Marine Pollution Bulletin**, v. 83, n. 1, p. 265–27, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.042>

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

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

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

HUSSENER, C.; SIMMS, D.M.; RING, D.R. Genetic diversity and genotypic differentiation between the sexes in swarm aggregations decrease *inbreeding* in the Formosan subterranean termite. **Insectes Sociaux**, v. 53, p. 212-219, 2006.

IBGE - **Instituto Brasileiro De Geografia e Estatística**. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/cidadesat/topwindow.htm?1>. Acesso em: 20 jun. 2022.

KIVELÄ, M.; ARNAUD-HAOND, S.; SARAMAKI, J. EDENetworks: a user friendly software to build and analyses networks in biogeography, ecology and population genetics. **Molecular Ecology Resources**, v. 15, n. 1, p.117–122, 2015. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12290>

KRUIJT B, MAHLI Y, LLOYD J, NOBRE AD, MIRANDA AC, PEREIRA MGP, CULF A & GRACE J. Turbulence statistics above and within two Amazon rain forest canopies. *Boundary-Layer Meteorology* 94: 297–331, 2000

LEWINSOHN, T.M.; AGOSTINI, K.; LUCCI FREITAS, A.V.; MELO, A.S. Insect decline in Brazil: an appraisal of current evidence. *Biology Letters*, v. 18, n. 8, p. 20220219. 2022. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0219>

LI Y. L.; LIU J. X. StructureSelector: A web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. **Molecular Ecology Resources**, v. 18, n. 1, p.176–177, 2018

LORENZ-LEMKE, A. P. *et al.* B. Diversification of plant species in a subtropical region of eastern South American highlands: A phylogeographic perspective on native *Petunia* (Solanaceae). **Molecular Ecology**, v. 19, n. 23, p. 5240–5251, 2010.

LOVELESS, M. D.; HAMRICK, J. L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 65-95, 1984.

LUCHETTI, A. *et al.* Breeding systems and reproductive strategies in Italian *Reticulitermes* colonies (Isoptera: Rhinotermitidae). **Insectes Sociaux**, v. 60, p. 203-211, 2013.

MARQUES, M. C. M.; GRELLE, C. E.V. **The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest**. Springer, Cham, 2021.

MARTIUS, C. Rainfall and air humidity: non-linear relationships with termite swarming in Amazonia. **Amazoniana**, v. 17, n. 3/4, p. 387-397, 2003.



MATSUURA, K. Sexual and asexual reproduction in termites. *In*: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (org.). **Biology of termites: a modern synthesis**. 2 ed. Dordrecht: Springer, 2011. p. 255-277. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4\\_10](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_10). Acesso em: 17 de abr. 2022.

MATSUURA, K., *et al.* Queen succession through asexual reproduction in termites. **Science**, v. 323, n. 5922, p. 1687, 2009.

MILLS, L. S.; TALLMON, D. A. The role of genetics in understanding forest fragmentation. *In*: ROCHELLE, J. A.; LEHMANN, L. A.; WISNIEWSKI, J (ed.). **Forest fragmentation: wildlife and management implications**. Boston: Brill, 1999. p. 171-186.

NEWBOLD, T *et al.* Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature** v. 520, p. 45– 50, 2015.

NUTTING, W.L. Flight and Colony Foundation. *In*: KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. (eds.). **Biology of Termites**. ed. 1. New York: Academic Press, 1969. p. 233-282.

PEAKALL, R.; SMOUSE, P. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. **Bioinformatics**, v. 28, n. 1, p. 2537–2539, 2012.

PRITCHARD, J.K.; STEPHENS, M.; DONNELLY, P. Inference of population structure using multilocus genotype data. **Genetics**, v. 155, n. 2, p. 945–959, 2000.

RAYMOND, M.; ROUSSET, F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. **Journal of Heredity**, v. 86, n. 3, p. 248-249, 1995.

REBOITA, M. S. *et al.* Entendendo o Tempo e o Clima na América do Sul. **Terræ didática**, v. 8, n. 1, p. 34-50, 2012.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Version 4.3.2. R Foundation for Statistical Computing, 2024.

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

REIS, M.S. *et al.* Aspectos do manejo de recursos da Mata Atlântica no contexto ecológico, fundiário e legal. *In*: SIMÕES, L.L.; LINO, C.F. (org.). **Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais**. São Paulo: Editora SENAC, 2002. p. 159-172.

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

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

ROSENBERG, N.A. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. **Molecular Ecology Notes**, v. 4, n. 1, p. 137–138, 2004.

ROUSSET, F. Genepop'007: a complete reimplement of the Genepop software for Windows and Linux. **Molecular ecology resources**, v. 8, n. 1, p. 103-106, 2008.

REYNOLDS, J.; WEIR, B. S.; COCKERHAM C. C. Estimation of the Coancestry Coefficient: Basis for a Short-term Genetic Distance, **Genetics**, v. 105, n. 3, p. 767-779, 1983.

ROZENFELD, A. F.; ARNAUD-HAOND, S.; HERNANDEZ-GARCIA, E.; EGUILUZ, V. M.; SERRAO, E. A.; DUARTE, C. M. Network analysis identifies weak and strong links in a metapopulation system. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 48, p.18824-18829, 2008.

SAIKI, R.K. *et al.* Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. **Science**, v. 239, n. 4839, p. 487-491, 1988.

SANTOS, M.N. Research on termites in urban areas: approaches and gaps. **Urban Ecosystems**, v. 23, p. 587–601, 2021. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00944-0>

SEGATTO, A. L. A.; RAMOS-FREGONEZI, A. M. C.; BONATTO, S. L.; FREITAS, L. B. Molecular insights into the purple-flowered ancestral of garden petunias. **American Journal of Botany**, v. 101, p. 119-127, 2014a.

SEGATTO, A. L. A.; CAZÉ, A. L. R.; TURCHETTO, C.; KLAHRE, U.; KUHLEMEIER, C.; BONATTO, S. L.; FREITAS, L. B. Nuclear and plastid markers reveal the persistence of genetic identity: A new perspective on the evolutionary history of *Petunia exserta*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 70, p. 504-512, 2014b.

SEIBOLD, S. *et al.* Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. **Nature**, v. 574, p. 671–674, 2019.

SEMAM – Secretaria Municipal de Meio Ambiente/ DIEP/ PMJP. **Plano Municipal De Conservação e Recuperação Da Mata Atlântica**. João Pessoa: p.72,– PB, 2010.

SCHUELKE, M. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. **Nature Biotechnology**, v. 18, n. 2, p. 23-24, 2000.

SILVA, G.R.C.; **Caracterização de camadas produzidas por nitretação iônica em aços inoxidáveis martensíticos e superduplex**. 2005. Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo, São Carlos, 2005

TAKIKAWA, B. Y. *et al.* Proposta metodológica para elaboração de um indicador de fragilidade ambiental para fragmentos florestais. **Revista do Departamento de Geografia**, v. 41, p. e170587-e170587, 2021.

TEMPLETON, A. R. **Genética de populações e teoria microevolutiva**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2011. 705 p.

THOMPSON, G. J.; HEBERT, P. D. N. Population genetic structure of the Neotropical termite *Nasutitermes nigriceps* (Isoptera: Termitidae). **Heredity**, v. 80, n. 1, p. 48-55, 1998.

THORNE, B. L. Differences in nest architecture between the Neotropical arboreal termites *Nasutitermes corniger* and *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 87, p. 235-243, 1980.

THORNE, B. L. Polygyny in the Neotropical termite *Nasutitermes corniger*: life history consequences of queen mutualism. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 14, p. 117-136, 1984.

VARGO, E.L. Genetic structure of *Reticulitermes flavipes* and *R. virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae) colonies in an urban habitat and tracking of colonies following treatment with hexaflumuron bait. **Environmental Entomology**, v. 32, n. 5, p.1271–1282, 2003.

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

VARGO, E. L.; HUSSENER, C. Biology of subterranean termites: insights from molecular studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. **Annual Review of Entomology**, v. 54, n. 1, p. 379-403, 2009.

VASCONCELLOS, A.; BANDEIRA, A.G.; MIRANDA, C.S.; SILVA, M.P. Termites (Isoptera) pests in buildings in João Pessoa, Brazil. **Sociobiology**, v. 40, n. 3, p. 639-644, 2002.

VASCONCELLOS, A. **Ecologia e biodiversidade de cupins (Insecta, Isoptera) em remanescentes de Mata Atlântica do nordeste brasileiro**. 2003. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas: Zoologia) - Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2003.

VASCONCELLOS, A.; BANDEIRA, A.G. Populational and reproductive status of a polycalic colony of *Nasutitermes corniger* (Isoptera, Termitidae) in the urban area of João Pessoa, NE Brazil. **Sociobiology**, v. 47, n. 1, p. 165-174, 2006

VASCONCELLOS, A.; BANDEIRA, A.G.; ALMEIDA, W.O.; MOURA, F. Termites that build conspicuous nests in two areas of Atlantic Forest under different levels of anthropogenic disturbance. **Neotropical Entomology**, v. 37, n. 1, p.15-19, 2008.

VASCONCELLOS, A. Biomass and abundance of termites in three remnant areas of Atlantic Forest in northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n. 3, p. 455-461, 2010.

VASCONCELLOS, A. *et al.* Termites from the Northern Atlantic Forest, Brazil: Ecology and Conservation. In: PEREIRA FILHO, G. A. *et al.* (Eds.). **Animal Biodiversity and Conservation in Brazil's Northern Atlantic Forest**. Springer, Cham, 2023. p. 121–132, 2023. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1_8). Acesso em: 10 fev. 2024.

WATSON, G. S.; CRIBB, B. W.; WATSON, J. A. Contrasting micro/nano architecture on termite wings: two divergent strategies for optimising success of colonisation flights. **PLoS One**, v. 6, n. 9, p. e24368, 2011.

WORLD WIDE FUND FOR NATURE – W.W.F. **Ameaças à Mata Atlântica**. Disponível em: [https://www.wwf.org.br/natureza\\_brasileira/questoes\\_ambientais/biomas/bioma\\_mata\\_atl/bioma\\_mata\\_atl\\_ameacas](https://www.wwf.org.br/natureza_brasileira/questoes_ambientais/biomas/bioma_mata_atl/bioma_mata_atl_ameacas). Acesso em: 18 mar. 2019.

ZANE, L.; BARGELLONI, L.; ARTANELLO, T. P. Strategies for microsatellite isolation: A review. **Molecular Ecology**, v. 11, n. 1, p. 1-16, 2002.

## APÊNDICES

## APÊNDICE A – Características dos marcadores microssatélites nucleares utilizados

**Tabela A1** Características dos marcadores microssatélites nucleares utilizados na presente pesquisa para estudar a diversidade genética de populações de *Anoplotermes banksi*, *Embiratermes neotenicus* e *Nasutitermes corniger* de quatro fragmentos de Floresta Atlântica inseridos em uma matriz urbana no Nordeste do Brasil. (NA: número de alelos)

<i>Anoplotermes banksi</i>					
<i>Locus</i>	<i>Motif</i>	<i>Primer sequence (5'-3')</i>	<i>Label</i>	NA	<i>Allele size range (bp)</i>
<i>Multiplex 1</i>					
<i>Ctub21F</i>	(CTT) <sub>18</sub>	F: TTGGTTGGTTTTATCCCGTC R: AGTCAGCGTGAAAATACGGC	VIC	9	148–217
<i>Ctub42F</i>	(TTC) <sub>12</sub>	F: AGTGGGACCGGCGAATAC R: GCAAGATAGAAGAAGGTGGGG	6' FAM	7	115–133
<i>Ctub90F</i>	(CTT) <sub>13</sub>	F: CTGCCTATATTCCACCTTTTCTT R: ACACGTCGGCGTAAATATCC	NED	6	108–132
<i>Ctub95F</i>	(TG) <sub>12</sub>	F: TGCACTAAGAATATGCACGG R: CGACATCACGTTTCATAGCAAG	VIC	7	144–150
<i>Cavitermes tuberosus</i> (utilizado no presente estudo para a espécie <i>Anoplotermes banksi</i> ), desenvolvido por Fournier, D., Hanus, R., & Roisin, Y. (2015)					
<i>Embiratermes neotenicus</i> Fougeyrollas (2015)					
<i>Locus</i>	<i>Motif</i>	<i>Primer sequence (5'-3')</i>	<i>Label</i>	NA	<i>Allele size range (bp)</i>
<i>Multiplex 1</i>					
<i>En-08</i>	(AC) <sub>13</sub>	F: CTGAGCGGTTGCAGAGTACC R: TTCCCGGCCAAAGTACTAAC	6' FAM	6	170–188
<i>En-10</i>	(TG) <sub>14</sub>	F: CGTCCAGAAGATTCTACCG R: TCTCTACCTCGTGTCTGCCT	NED	5	116–142

<i>En-11</i>	(AC) <sub>14</sub>	F: CCAACTCGTAGGTGTAGAGGAT R: CCGTCTCTTGTGAGTGTTGTG	VIC	8	154–198
<i>En-15</i>	(CA) <sub>15</sub>	F: CGATGAGATTCCGTAGACACC R: AACCCCTAGCACCTCACATGC	NED	3	286–292
<i>Nasutitermes corniger</i> Atkinson, L., Adams, E. S., & Crozier, R. H. (2007)					
<i>Locus</i>	<i>Motif</i>	<i>Primer sequence (5'-3')</i>	<i>Label</i>	<i>N<sub>A</sub></i>	<i>Allele size range (bp)</i>
<i>Multiplex 1</i>					
<i>Ncor3</i>	(TAA) <sub>26</sub>	F: GATCACTGTTGGTTCAAGAGA R: ATGATACACCCAAATGAAATG	NED	6	122–228
<i>Ncor6</i>	(TG) <sub>24</sub>	F: GCATTTATGGCTCCTATTGTGAT R: ACCTCGCTGTTTGCCTGCTGC	6' FAM	8	151–210
<i>Ncor7</i>	(TG) <sub>17</sub>	F: TATTCTCACATGATTGACAAA R: CACAGATGCTAAGTAAAGTATCC	VIC	6	236–281
<i>Ncor8</i>	(AAT) <sub>11</sub>	F: GTAATACCAAGCGAAAGAGGA R: GAGATTATCACACACAATTCTG	PET	7	116–169

**Tabela A2** Caracterização dos marcadores microssatélites nucleares, utilizados nas populações de *Anoplotermes banksi*, *Embiratermes neotenicus* e *Nasutitermes corniger*, incluindo número de alelos (A), heterozigosidade esperada (He) e observada (Ho), coeficiente de endogamia dentro da população (FIS), e coeficiente de endogamia entre as populações (FIT)

Locus <sup>a</sup>	A	H <sub>e</sub>	H <sub>o</sub>	F <sub>IS</sub>	F <sub>IT</sub>
Ctub21F	9	0.878	0.817	0.045	0.127
Ctub42F	7	0.791	0.613	0.348	0.463
Ctub90F	6	0.781	0.401	0.481	0.540
Ctub95F	7	0.749	0.512	0.297	0.424
En-08	6	0.739	0.650	0.052	0.234
En-10	5	0.791	0.750	0.029	0.062
En-11	8	0.859	0.792	0.061	0.088
En-15	3	0.750	0.625	0.047	0.266
Ncor3	6	0.811	0.592	0.270	0,402
Ncor6	8	0.861	0.633	0.209	0,067
Ncor7 <sup>†</sup>	6	0.736	0.242	0.680	0,850
Ncor8	7	0.816	0.658	0.168	0,071

<sup>†</sup> This locus departed from Hardy Weinberg Equilibrium ( $P < 0.05$ ).

### APÊNDICE B – Resultados globais das Análises de Variância Molecular

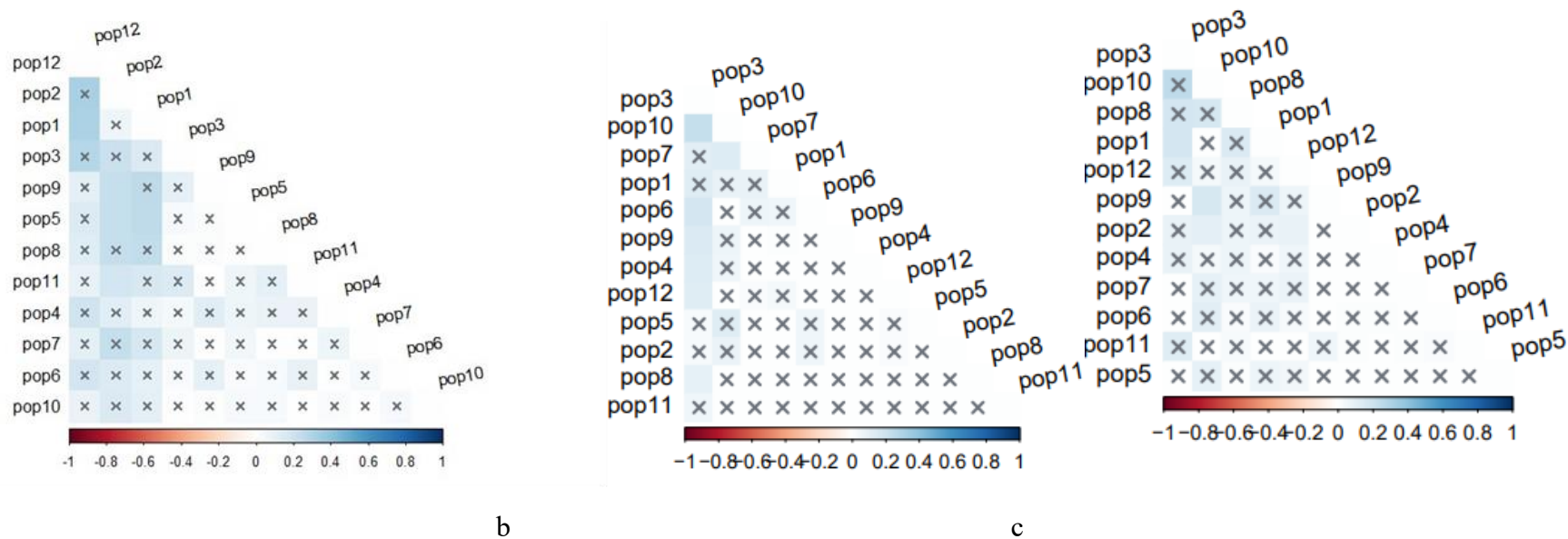
**Tabela B1** Resultados globais das Análises de Variância Molecular, utilizando o ARLEQUIN, com as médias ponderadas para os quatro *loci* entre as populações de *Anoplotermes banksi*, *Embiratermes neotenicus* e *Nasutitermes corniger*. Ab (*Anoplotermes banksi*); En (*Embiratermes neotenicus*); Nc (*Nasutitermes corniger*)

<i>Source of variation</i>	<i>Sum of squares Ab</i>	<i>Variance components Ab</i>	<i>Percentagem variation Ab</i>	<i>Sum of squares En</i>	<i>Variance components En</i>	<i>Percentagem variation En</i>	<i>Sum of squares Nc</i>	<i>Variance components Nc</i>	<i>Percentagem variation Nc</i>
<b>Entre as colônias dentro das populações</b>	9.080	0.03506	2.63206	14.089	0.08356	4.76413	7.542	0.04321	3.47214
<b>Dentro das colônias</b>	17.723	0.14137	40.61397	22.825	0.23876	33.61355	12.317	0.06236	5.01097
<b>Entre as populações</b>	92.286	1.15551	56.75397	106.042	1.43174	61.62232	86.042	1.13981	91.51689
<b>Total</b>	119.089	1.33194	100	142.956	1.75386	100	105.900	1.24448	100

Índice de Fixação: FstAb = 0,14 (p = 0,000001); FctAb = 0,02 (p = 0,04); FscAb = 0,10 (p = 0,005); FstEn = 0,02 (p = 0,000001); FctEn = 0,03 (p = 0,03); FscEn = 0,05 (p = 0,00001); FstNc = 0,09 (p = 0,3861); FctNc = 0,02 (p = 0,07); FscNc = 0,04 (p = 0,000001).



### APÊNDICE C – Análise de variância molecular (AMOVA)



**Figura C1** Análise de variância molecular (AMOVA), utilizando ARLEQUIN com o *output* do RStudio, comparando par a par das colônias de a) *Anoplotermes banksi*, b) *Embiratermes neotenicus* e c) *Nasutitermes corniger*

**APÊNDICE D – Resultados das médias das divergências entre as frequências dos alelos – *Anoplotermes banksi***

**Tabela D1** Resultados das médias\* das divergências entre as frequências dos alelos, formando a rede de distância nucleotídica e que agruparam as populações entre os três *clusters* para *A. banksi*, utilizando o Structure.

<b>Colônia</b>	<b><i>Cluster 1</i> blue</b>	<b><i>Cluster 3</i> yellow</b>	<b><i>Cluster 2</i> red</b>	<b>% <i>Cluster 1</i> blue</b>	<b>% <i>Cluster 3</i> yellow</b>	<b>% <i>Cluster 2</i> red</b>	<b>População</b>
<b>UF1</b>	0,935	0,010	0,055	94	1	5	UFPB
<b>UF2</b>	0,7288	0,018	0,254	73	2	25	UFPB
<b>UF3</b>	0,569	0,011	0,420	57	1	42	UFPB
<b>MB4</b>	0,461	0,175	0,364	46	18	36	Mt Burq
<b>MB5</b>	0,734	0,252	0,014	73	25	2	Mt Burq
<b>MB6</b>	0,651	0,262	0,087	65	26	9	Mt Burq
<b>CU7</b>	0,478	0,480	0,042	48	48	4	Cuiá
<b>CU8</b>	0,744	0,243	0,013	74	24	2	Cuiá
<b>CU9</b>	0,008	0,738	0,254	1	74	25	Cuiá
<b>XX10</b>	0,034	0,495	0,471	3	50	47	Xém-Xém
<b>XX11</b>	0,010	0,009	0,981	1	1	98	Xém-Xém
<b>XX12</b>	0,008	0,290	0,702	1	29	70	Xém-Xém

\* Média entre as 20 interações das frequências para K=3

**APÊNDICE E – Resultados das médias das divergências entre as frequências dos alelos – *Embiratermes neotenicus***

**Tabela E1** Resultados das médias\* das divergências entre as frequências dos alelos, formando a rede de distância nucleotídica e que agruparam as populações entre os dois *clusters* para *E. neotenicus*, utilizando o Structure.

<b>Colônia</b>	<b>Cluster 1 blue</b>	<b>Cluster 2 red</b>	<b>% Cluster 1 blue</b>	<b>% Cluster 2 red</b>	<b>População</b>
<b>UF1</b>	0,714	0,286	71	29	UFPB
<b>UF2</b>	0,017	0,983	98	12	UFPB
<b>UF3</b>	0,489	0,511	49	51	UFPB
<b>MB4</b>	0,952	0,058	95	5	Mt Burq
<b>MB5</b>	0,038	0,962	4	96	Mt Burq
<b>MB6</b>	0,608	0,392	61	39	Mt Burq
<b>CU7</b>	0,520	0,480	52	48	Cuiá
<b>CU8</b>	0,502	0,498	50	50	Cuiá
<b>CU9</b>	0,022	0,978	2	98	Cuiá
<b>XX10</b>	0,518	0,485	52	48	Xém-Xém
<b>XX11</b>	0,494	0,509	49	51	Xém-Xém
<b>XX12</b>	0,377	0,623	38	62	Xém-Xém

\* Média entre as 20 interações das frequências para K=2

**APÊNDICE F – Resultados das médias das divergências entre as frequências dos alelos – *Nasutitermes corniger***

**Tabela F1** Resultados das médias\* das divergências entre as frequências dos alelos, formando a rede de distância nucleotídica e que agruparam as populações entre os cinco *clusters* para *Nasutitermes corniger*, utilizando o Structure

Colônia	<i>Cluster</i> 1 blue	<i>Cluster</i> 3 yellow	<i>Cluster</i> 2 red	<i>Cluster</i> 4 green	<i>Cluster</i> 5 purple	% <i>Cluster</i> 1 blue	% <i>Cluster</i> 3 yellow	% <i>Cluster</i> 2 red	% <i>Cluster</i> 4 green	% <i>Cluster</i> 5 purple	População
UF1	0,032	0,264	0,039	0,283	0,389	3	26	4	28	39	UFPB
UF2	0,024	0,116	0,080	0,155	0,628	2	12	8	15	63	UFPB
UF3	0,044	0,252	0,071	0,191	0,451	4	25	7	19	45	UFPB
MB4	0,238	0,071	0,151	0,253	0,289	24	7	15	25	29	Mt Burq
MB5	0,229	0,559	0,159	0,031	0,017	23	56	16	3	2	Mt Burq
MB6	0,187	0,219	0,210	0,199	0,179	19	22	21	20	18	Mt Burq
CU7	0,359	0,268	0,211	0,109	0,050	36	27	22	10	5	Cuiá
CU8	0,137	0,424	0,231	0,125	0,094	14	42	23	12	9	Cuiá
CU9	0,419	0,165	0,251	0,099	0,072	42	16	25	10	7	Cuiá
XX10	0,296	0,198	0,113	0,142	0,250	30	20	11	14	25	Xém-Xém
XX11	0,457	0,119	0,198	0,147	0,078	45	12	20	15	8	Xém-Xém
XX12	0,524	0,115	0,208	0,089	0,074	52	11	21	9	7	Xém-Xém

\*Média entre as 20 interações das frequências para K=5