

Versão Corrigida

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
MUSEU DE ZOOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
SISTEMÁTICA, TAXONOMIA ANIMAL E BIODIVERSIDADE**

Mônica Antunes Ulysséa

**Revisão taxonômica e análise filogenética do gênero *Hylomyrma* Forel, 1912 (Formicidae: Myrmicinae: Pogonomyrmecini), com base em dados morfológicos**

São Paulo, 12 de setembro de 2017

MÔNICA ANTUNES ULYSSÉA

Revisão taxonômica e análise filogenética do gênero *Hylomyrma* Forel, 1912 (Formicidae: Myrmicinae: Pogonomyrmecini), com base em dados morfológicos

Tese apresentada ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor(a).

**Orientador: Dr. Carlos Roberto Ferreira Brandão**

**Coorientadora: Dr<sup>a</sup> Kelli dos Santos Ramos**

São Paulo, 12 de setembro de 2017

## FICHA CATALOGRÁFICA

Ulysséa, Mônica Antunes

*Revisão taxonômica e análise filogenética do gênero Hylomyrma* Forel, 1912 (Formicidae: Myrmicinae: Pogonomyrmecini), com base em dados morfológicos. Mônica Antunes Ulysséa; orientador Carlos Roberto Ferreira Brandão; coorientadora Kelli dos Santos Ramos . – São Paulo, SP: 2017.

297 fls.

Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

1. Filogenia – *Hylomyrma* Forel, 1912. 2. Formicidae – Morfologia. 3. *Hylomyrma* – Taxonomia. I. Brandão, Carlos Roberto Ferreira, Orient. II. Ramos, Kelli dos Santos, Coorient. II. Título.

## RESUMO

ULYSSÉA, Mônica Antunes. Revisão taxonômica e análise filogenética do gênero *Hylomyrma* Forel, 1912 (Formicidae: Myrmicinae: Pogonomyrmecini), com base em dados morfológicos. 2017. 314 fls. Tese (Doutorado pelo programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade) – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Universidade de São Paulo, São Paulo.

A subfamília Myrmicinae é um grande desafio à sistemática de formigas por ser a maior e mais diversa subfamília de Formicidae, abrangendo cerca de seis mil espécies distribuídas mundialmente. As relações filogenéticas internas desta subfamília são fonte de discussão e incerteza na literatura. Os estudos moleculares desenvolvidos em Attini e Myrmicini (*sensu* Bolton) representaram os primeiros passos para a compreensão dos clados existentes em Myrmicinae. Recentemente, as 25 tribos estabelecidas para esta subfamília foram reorganizadas em apenas seis – Attini, Crematogastrini, Myrmicini, Pogonomyrmecini, Solenopsidini e Stenammini. *Hylomyrma* Forel, 1912 – o grupo objeto deste estudo – atualmente pertence à tribo Pogonomyrmecini junto com outros dois gêneros, *Patagonomyrmex* Johnson & Moreau, 2016 e *Pogonomyrmex* Mayr, 1868. *Hylomyrma* é um gênero exclusivamente Neotropical cujas espécies habitam a serapilheira. Em decorrência do hábito críptico das espécies, a diversidade e a história natural do grupo são pouco conhecidas. Desde a revisão realizada por Kempf (1973), que reconheceu 12 espécies para o gênero, poucas foram as espécies incluídas em estudos filogenéticos e apenas uma espécie foi descrita posteriormente. O presente estudo teve por objetivo realizar um estudo de revisão taxonômica a partir da análise de uma quantidade extensa de material e investigar pela primeira vez as relações filogenéticas internas do gênero com base em caracteres morfológicos externos de operárias. Praticamente todos os espécimes-tipo designados para as espécies de *Hylomyrma* (com exceção do holótipo de *H. reginae* Kutter, 1977) foram examinados, além de 2.757 exemplares provenientes de 29 instituições. Quinze espécies novas foram reconhecidas, sendo 10 descritas com base tanto em operárias quanto em gines. Novos dados de distribuição foram registrados para as 13 espécies já conhecidas, bem como a descrição de cinco gines e seis machos. Além disso, o estudo taxonômico indica que a presença de espécimes cuja morfologia externa representa um mosaico entre gine e operária (intercastas) não é incomum no grupo, sendo observada para 11 espécies. O

estudo filogenético foi realizado a partir de uma matriz composta por 88 caracteres e 31 terminais, sendo três espécies do grupo-externo. As análises de máxima parcimônia (MP) foram realizadas no programa TNT através de buscas tradicionais empregando o algoritmo de rearranjo de ramos TBR com 3.000 réplicas, 10 árvores salvas por réplica, *random seed=0* e *collapse trees=ON*, sob esquemas de pesagem igual e implícitos. Os valores de concavidade (k) utilizados variaram entre 1-25. O suporte dos ramos foi calculado através do índice de Bremer. A análise com pesagem igual resultou em uma árvore com 269.274 passos (IC=0,379 e RI=0,59). Quatro diferentes árvores foram obtidas a partir das análises com pesagem implícita, k1, k3-9, k15 e k20-25. O resultado da análise filogenética corrobora a monofilia de *Hylomyrma*, com pelo menos nove sinapomorfias sustentando esta hipótese de agrupamento. Três grandes linhagens podem ser reconhecidas em *Hylomyrma*: **A**, espécies com tamanho corporal relativamente grande (car. 52, variando de 0,534 a 0,785); **B**, espécies com face posterior do pró-fêmur lisa (car. 45 – 1), estriação do primeiro tergito gastral restrita à base do segmento (car. 79 – 0) e presença de pelos ramificados no primeiro tergito do gáster (car. 85 – 1), condição posteriormente perdida por *Hylomyrma* sp. T; e **C**, caracterizado por espécies cujos pelos apresentam ramificações de tamanho igual (car. 15 – 0) e superfície dorsal do mesonoto com estriação irregular (car. 19 – 4). O conhecimento sobre a biologia das espécies de *Hylomyrma* é ainda bastante incipiente e grande parte das informações é proveniente de dados de rótulo e de raras observações em campo. As espécies deste grupo são comumente coletadas em amostras de serapilheira em florestas úmidas e secas, e plantações em locais ao nível do mar até elevações de 3.600 m. Aparentemente, as colônias de *Hylomyrma* são bastante pequenas, os ninhos são feitos em pequenos galhos caídos na serapilheira, os indivíduos são capazes de se fingir de mortos (tanatose) (observações pessoais) e as espécies apresentam dieta generalista. Como etapas futuras para a melhor compreensão deste grupo, sugere-se uma análise das relações internas dos gêneros através de ferramentas moleculares e a utilização de caracteres morfológicos de gines, bem como o estudo dos padrões biogeográficos e o estudo mais detalhado das intercastas para o entendimento da evolução de novidades morfológicas.

**Palavras-chave:** Formiga, Filogenia, Morfologia, Taxonomia.

## ABSTRACT

ULYSSÉA, Mônica Antunes. Taxonomic review and phylogenetic analysis of the genus *Hylomyrma* Forel, 1912 (Formicidae: Myrmicinae: Pogonomyrmecini), based on morphological data. 2017. 314 fls. Tese (Doutorado pelo programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade) – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Universidade de São Paulo, São Paulo.

The subfamily Myrmicinae is a major challenge to ant systematics due to its outstanding diversity, which encompasses nearly six thousand species distributed worldwide. Phylogenetic relationships within this speciose subfamily are still subject to controversy in the literature. Molecular-based studies in Attini and Myrmicini (*sensu* Bolton) were the first to provide phylogenetic hypotheses for relationships within Myrmicinae. More recently, the twenty-five tribes of Myrmicinae were reorganized into only six – Attini, Crematogastrini, Myrmicini, Pogonomyrmecini, Solenopsidini, and Stenammini. *Hylomyrma* Forel, 1912 – the focal group of this study – is currently classified in the tribe Pogonomyrmecini, along with two other genera, *Patagonomyrmex* Johnson & Moreau, 2016 and *Pogonomyrmex* Mayr, 1868. Members of *Hylomyrma* are exclusively found in the Neotropics, and live in leaf-litter. Due to their cryptic habits, the diversity and natural history of *Hylomyrma* species are still poorly known. Since the revision of Kempf (1973), who recognized 12 species in the genus, few representatives of *Hylomyrma* have been included in phylogenetic studies, and one species was described. Presented here is the first phylogenetic analysis of *Hylomyrma* based on a comprehensive taxon sampling, which is used as basis for a taxonomic revision of the genus. This study includes data retrieved from first-hand examination of nearly all types (except for the holotype of *H. reginae* Kutter, 1977), in addition to 2.757 exemplars from 29 institutions. Fifteen new species of *Hylomyrma* are recognized, ten of which were characterized based on worker and gyne morphology. New distribution records are provided for the thirteen previously known species, as well as morphological descriptions for gynes and males (in five and six species, respectively). Specimens showing features from both gynes and workers were observed in 11 species, suggesting that intercastes are not uncommon in this group. Phylogenetic analyses were performed on a matrix comprising 88 characters and 31 terminal taxa, including three species as outgroups. Maximum parsimony (MP) reconstructions were computed on the software TNT. The traditional search analysis

were implemented with 3,000 replicates using the TBR algorithm, 10 trees saved per replication, random seed=0 and collapse trees=ON, under equal and implied weighing schemes. The concavity values (k) used were set between 1-25. The branch support was calculated by Bremer score. Unweighted MP analyses resulted in one cladogram with 269.274 steps (IC=0.379 and RI=0.59). Four different topologies were obtained for the following k intervals k1, k3-9, k15 and k20-25. Results strongly corroborate *Hylomyrma* as a monophyletic clade defined by nine synapomorphies. Internal phylogenetic relationships indicate three main lineages: **A**, species with large body length (char. 52, ranging from 0.534 to 0.785); **B**, species with posterior face of the anterior leg shiny (char. 45 – 1), first gastral tergite with very short striae (char. 79 – 0) and multibranching hairs (char. 85 – 1), condition subsequently lost by *Hylomyrma* sp. T; and **C**, characterized by species with multibranching hairs, being the branch with the same size (car. 15 – 0) and irregular striae on mesonotum dorsal side (car. 19 – 4). Natural history data, still unavailable for most *Hylomyrma* species, is mostly obtained from labels and scattered field observations. Exemplars are usually collected in leaf-litter samples in wet and dry forests, and cultivated areas from sea level up to elevations at 3,600 m. *Hylomyrma* colonies are apparently small, nests are made from small branches found in the leaf-litter, and these generalist ants which take on the appearance of being dead when they are threatened (thanatosis) (personal observations). Future developments in the systematics of *Hylomyrma* should include morphological characters based on gynes and molecular characters to increase the resolution of internal relationships, which will also allow the investigation of biogeographic patterns. A more detailed study of intercastes will shed light on the evolution of morphological novelties in ants.

**Keywords:** Ant, Phylogeny, Morphology, Taxonomy.

## **PREFÁCIO**

A tese é composta por duas partes. O capítulo I, que trata sobre a revisão taxonômica e filogenia morfológica do gênero de formigas *Hylomyrma*, está estruturado em introdução, objetivos específicos, materiais e métodos, resultados e discussão. O capítulo II está organizado em formato semelhante à resenha, trata-se de uma revisão sobre o polimorfismo e o sistema de castas em formigas relacionando estes temas com as intercastas presentes em diversas espécies de *Hylomyrma*. As referências consultadas estão listadas após os dois capítulos, seguidas pelos anexos.



## ÍNDICE

CAPÍTULO I .....	10
1. INTRODUÇÃO .....	10
5. CONCLUSÕES.....	15
CAPÍTULO II .....	17
1. INTRODUÇÃO .....	17
4. CONCLUSÃO .....	18
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>20</b>

## CAPÍTULO I

### REVISÃO TAXONÔMICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA DO GÊNERO *HYLOMYRMA* FOREL, 1912 (FORMICIDAE: MYRMICINAE: POGONOMYRMECINI) COM BASE EM DADOS MORFOLÓGICOS

#### 1. INTRODUÇÃO

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) são o grupo de insetos eussociais com o maior sucesso ecológico, apresentando local e globalmente grande abundância e riqueza relativas (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; GRIMALDI & ENGEL 2005; BRADY *et al.* 2006). Como um dos grupos dominantes e de maior biomassa em praticamente todos os ecossistemas terrestres (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; KASPARI 2005), mantêm interações com muitos outros grupos animais e vegetais, além de fungos, e por isso são importantes para a manutenção dos processos funcionais dos ecossistemas. Algumas espécies de formigas chegam a ser consideradas os principais herbívoros das Florestas Tropicais; formigas em geral influenciam na dinâmica da vegetação (WILSON 1987), na dispersão de sementes e na modificação da estrutura física do ambiente (FOLGARAIT 1998); as espécies predadoras controlam a abundância de muitos invertebrados, principalmente de outros artrópodes (FLOREN *et al.* 2002). Como grupo, afetam ainda o fluxo de energia e a ciclagem de nutrientes (FOLGARAIT 1998).

De acordo com o catálogo taxonômico atualizado recentemente (BOLTON 2017), Formicidae soma 17 subfamílias viventes e quatro extintas, englobando 334 gêneros atuais e 151 fósseis, e quase 14.000 espécies descritas. Mesmo que muito dos nomes específicos e subespecíficos propostos revelem-se sinônimos, é evidente que há muitas espécies a serem descobertas e/ou descritas (FEITOSA 2011). Estimativas sugerem que o número esperado de espécie de formigas seria próximo de 25.000 (LACH *et al.* 2010).

Os sistemas classificatórios propostos para os grupos biológicos buscam condizer com a sua evolução, de tal forma que uma classificação representa uma rica fonte de dados sobre diversos aspectos dos organismos, como morfologia, fisiologia, biologia, biomoléculas, comportamento e ecologia (FEITOSA, 2011).

Brown apresentou a primeira hipótese sobre as relações filogenéticas em Formicidae em 1954, utilizando caracteres morfológicos de adultos e larvas, mas não demonstrou de forma evidente a monofilia da família. Em 1989, Baroni Urbani, a partir de uma análise cladística com base tanto em caracteres morfológicos quanto comportamentais, apresentou uma proposta de classificação comprovando a monofilia com sinapomorfias consistentes. Distintos estudos filogenéticos conseguintes, suportados por matrizes abrangentes de dados morfológicos (BARONI URBANI *et al.* 1992; KELLER 2011) e moleculares empregando múltiplos genes nucleares, ribossomais e mitocondriais (ASTRUC *et al.* 2004; BRADY *et al.* 2006; MOREAU *et al.* 2006; OUELLETTE *et al.* 2006; RABELING *et al.* 2008), corroboraram a monofilia de Formicidae cuja origem é estimada para o Cretáceo inferior há aproximadamente 120 milhões de anos (GRIMALDI & ENGEL 2005).

O conhecimento no campo da sistemática filogenética avançou consideravelmente na última década, não só no entendimento das relações entre as principais linhagens de formigas – clados Poneróide, Formicóide e Leptanillióide (BRADY *et al.* 2006; KELLER 2011) – como também na compreensão da filogenia interna de alguns grupos como Heteroponerinae (FEITOSA 2011), Dorylinae (BRADY *et al.* 2014), Dolichoderinae (WARD *et al.* 2010), Formicinae (WARD *et al.* 2016), Pseudomyrmecinae (WARD & DOWNIE 2005), Attini (SCHULTZ & BRADY 2008; MEHDIABADI & SCHULTZ 2010) e Myrmicini (JANSEN & SAVOLAINEN 2010) *sensu* Bolton (1995, 2003, 2017). Contudo, muito ainda está por ser compreendido a respeito da filogenia interna de parte das subfamílias, tribos e gêneros.

Neste sentido, Myrmicinae representa um grande desafio à Mirmecologia por ser a maior e mais diversa subfamília de Formicidae (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; JANSEN & SAVOLAINEN 2010), abrangendo aproximadamente seis mil espécies descritas distribuídas mundialmente (BOLTON 2017). A monofilia desta subfamília não suscita dúvidas, porém sua relação com as demais subfamílias de Formicidae não está clara (FERNÁNDEZ 2003). Alguns estudos apontam Myrmicinae como grupo irmão de Pseudomyrmecinae (BARONI URBANI 2000; WILSON & HÖLLDOBLER 2005; ASTRUC *et al.* 2004), enquanto outros indicam Formicinae (BRADY *et al.* 2006; MOREAU *et al.* 2006; RABELING *et al.* 2008) ou Ectatomminae (OUELLETTE *et al.* 2006; KELLER 2011).

A filogenia interna de Myrmicinae é também fonte de discussão e incerteza na literatura (FERNÁNDEZ 2003). Os estudos desenvolvidos em Attini (SCHULTZ & BRADY 2008; MEHDIABADI & SCHULTZ 2010) e Myrmicini (JANSEN & SAVOLAINEN 2010) representaram

os primeiros passos para a compreensão das relações internas desta subfamília composta tradicionalmente por 25 tribos (BOLTON 2017).

Recentemente, Ward *et al.* (2015), com base em dados moleculares, propuseram a reorganização de Myrmicinae condensando as 25 tribos reconhecidas em apenas seis – Attini, Crematogastrini, Myrmicini, Pogonomyrmecini, Solenopsidini e Stenammini. Os clados Myrmicini, Pogonomyrmecini e Stenammini em termos de número de gêneros e espécies são pouco expressivos quando comparados à composição atual de Solenopsidini, Attini e Crematogastrini.

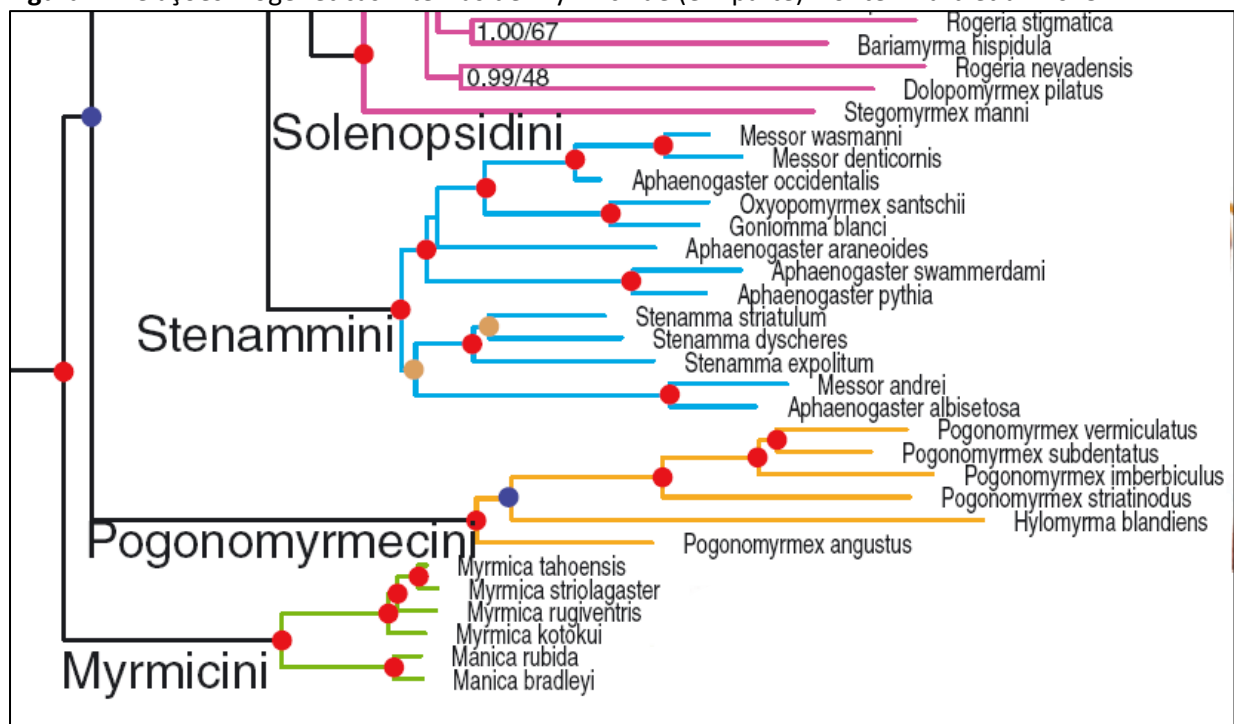
A tribo Myrmicini foi estabelecida por Forel em 1893 e é considerada o clado que primeiro divergiu em Myrmicinae (KEMPF 1973; BOLTON 1987; WARD *et al.* 2015). Anteriormente ao estudo de Ward *et al.* (2015), esta tribo compreendia sete gêneros viventes – *Eutetramorium* Emery, 1899; *Huberia* Forel, 1890; *Hylomyrma* Forel, 1912; *Manica* Jurine, 1807; *Myrmica* Latreille, 1804; *Pogonomyrmex* Mayr, 1868 e *Secostruma* Bolton, 1988 – e dois gêneros fósseis – *Plesiomyrmex* Dlussky & Radchenko, 2009 e *Protomyrmica* Dlussky & Radchenko, 2009 – que juntos somavam 269 espécies e 11 subespécies (BOLTON 2003, 2017). Estudos moleculares sugeriam a parafilia de Myrmicini (BRADY *et al.* 2006; MOREAU *et al.* 2006), ainda que com base na análise de poucos gêneros (quatro e três) e espécies (cinco e três), respectivamente. A filogenia molecular da tribo, utilizando representantes de quase todos os gêneros viventes (com exceção de *Secostruma*) e 35 espécies, além de corroborar a não monofilia do grupo, sugere a relação de grupo-irmão entre *Myrmica* e *Manica*, e entre *Hylomyrma* e *Pogonomyrmex* (JANSEN & SAVOLAINEN 2010).

Atualmente, Myrmicini *sensu* Ward *et al.* (2015) abrange apenas os gêneros *Manica* e *Myrmica*; Pogonomyrmecini foi a tribo criada pelos mesmos autores para nomear o clado *Pogonomyrmex* + *Hylomyrma*; e tanto *Eutetramorium* quanto *Huberia* e *Secostruma* foram realocados para Crematogastrini. Estes mesmos autores não fizeram qualquer colocação sobre os gêneros fósseis *Plesiomyrmex* e *Protomyrmica*, que continuam reconhecidos como parte de Myrmicini.

O estudo de Ward *et al.* (2015) apontou ainda a parafilia do gênero *Pogonomyrmex* (**Figura 1**), que teve sua monofilia recuperada recentemente com a descrição do gênero *Patagonomyrmex* (Johnson & Moreau 2016). Além disso, a relação de grupo-irmão entre *Pogonomyrmex* e *Hylomyrma* é corroborada, e *Patagonomyrmex* é assinalado como a

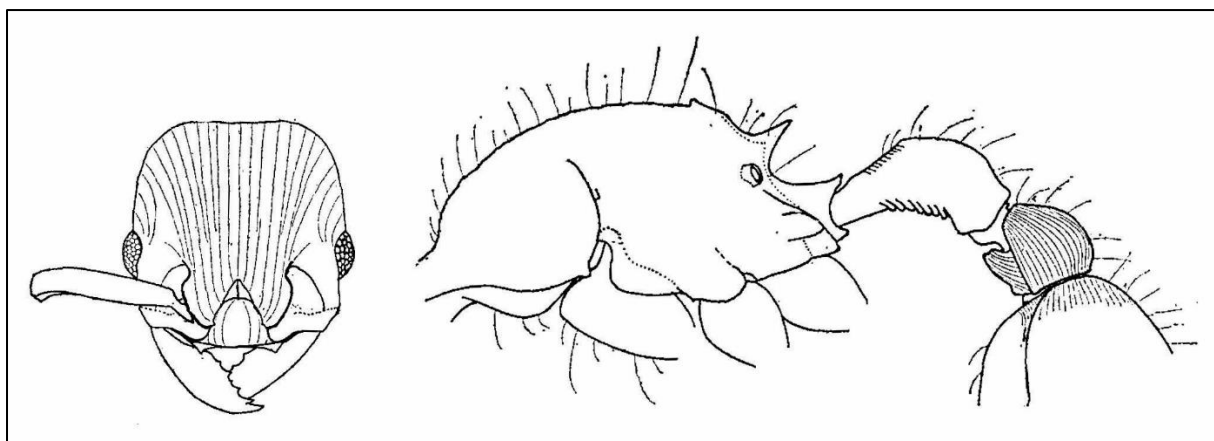
linhagem que derivou primeiro na tribo Pogonomyrmecini (WARD *et al.* 2015). Dentre os gêneros reconhecidos como válidos nesta tribo, *Pogonomyrmex* é o mais diverso com 69 espécies nominais, seguido de *Hylomyrma* e *Patagonomyrmex*, com 13 e três espécies, respectivamente. Embora os trabalhos filogenéticos recentes tenham permitido elucidar aspectos das relações de parentesco em Myrmicinae, parte das relações internas precisa ser mais bem compreendida, como em Pogonomyrmecini.

**Figura 1:** Relações filogenéticas internas de Myrmicinae (em parte). Fonte: Ward *et al.* 2015.



*Hylomyrma* é um gênero com ampla distribuição Neotropical, estendendo-se do México ao sudeste do Brasil e áreas contíguas da Argentina e Paraguai (BOLTON 2017). O gênero é caracterizado por operárias com a antena apresentando 12 antenômeros, dorso do mesossoma contínuo em vista lateral, carena mesoepisternal proeminente, Placas propodeais bidentadas e nodo peciolar baixo e alongado (KEMPF 1973) (**Figura 2**). Suas espécies são crípticas, habitam a serapilheira e tem a biologia praticamente desconhecida, à exceção de *Hylomyrma immanis* Kempf, 1973 que possui fêmea ergatóide (PEETERS 2012; ver **Capítulo II** para discussões sobre intercastas em *Hylomyrma*).

**Figura 2:** Ilustração da cabeça (vista frontal), tórax, pecíolo, pós-pecíolo e início do gáster (vista lateral) de operária de *Hylomyrma dentiloba*. Fonte: Kempf, 1973.



Poucas foram as espécies de *Hylomyrma* utilizadas nos estudos filogenéticos supracitados (i.e., *H. balzani*, *H. blandiens* e *H. dentiloba* em JANSEN & SAVOLAINEN 2010; WARD *et al.* 2015). A situação agrava-se quando consideramos que a taxonomia alfa deste gênero sofreu poucas atualizações desde a primeira e única revisão realizada por Kempf (1973). Dentre as 13 espécies nominais reconhecidas para *Hylomyrma*, Kempf (1973) estabeleceu 12 espécies, além de descrever um macho que não pode associar à nenhuma das espécies até então descritas. Uma espécie nova, *H. reginae*, foi adicionada posteriormente por Kutter (1977). Albuquerque (2005) desenvolveu como projeto de doutorado uma revisão sistemática para o gênero, porém não publicou os resultados obtidos, que incluía o reconhecimento de 19 espécies para *Hylomyrma* e uma proposta de relacionamento interno a partir de uma matriz de 20 caracteres e 20 táxons.

O gênero é caracterizado pela homogeneidade do ponto de vista morfológico, sendo as espécies separadas principalmente a partir de diferenças no padrão da escultura do dorso da cabeça, pecíolo, pós-pecíolo e do primeiro tergito do gáster (KEMPF 1973). Ainda, a identidade de algumas espécies consideradas próximas entre si, como *H. blandiens* Kempf, 1961, *H. columbica* (Forel, 1912), *H. dentiloba* (Santschi, 1931) e *H. transversa* Kempf, 1973, é questionada justamente por estas (com exceção de *H. blandiens*) terem sido descritas a partir de uma série de no máximo três exemplares (KEMPF 1973). A utilização de poucos indivíduos na descrição de espécies fortalece a necessidade de estudos sobre a eventual variação intraespecífica.

Em anos recentes, a investigação da serapilheira com o Extrator de Winkler em diversas localidades e biomas, especialmente na Mata Atlântica (Projeto BIOTA/FAPESP), Floresta Amazônica (Projetos UHE Jirau) e América Central (ALAS *Arthropods of La Selva* e

LLAMA *Leaf Litter Arthropods of Mesoamerica*), e a utilização de armadilha tipo Malaise (Projeto HYMPAR/FAPESP) têm proporcionado um aumento substancial da representatividade das espécies nas coleções de formigas (ALBUQUERQUE & BRANDÃO 2004), incluindo espécies de *Hylomyrma*. Estes projetos não só têm contribuído para o aumento do número de espécimes depositados em coleções, como também vêm possibilitando o registro de novos táxons e a expansão dos limites de distribuição conhecidos para diversas espécies, além das coleções terem adquirido capacidade de representar as variações.

Considerando o que foi exposto acima, o presente trabalho tem por objetivo principal realizar um estudo de revisão taxonômica e análise filogenética do gênero de formigas *Hylomyrma*, empregando dados morfológicos, a fim de contribuir para o conhecimento acerca da diversidade e das relações evolutivas em Myrmicinae.

## 5. CONCLUSÕES

- As características morfológicas diagnósticas do gênero e das espécies de *Hylomyrma* foram reconhecidas e delimitadas;
- As treze espécies conhecidas de *Hylomyrma* foram corroboradas neste trabalho e redescritas. Os machos de *H. balzani*, *H. blandiens*, *H. immanis*, *H. longiscapa*, *H. reitteri* e *H. versuta* foram descritos pela primeira vez, assim como as gines de *H. columbica*, *H. dentiloba*, *H. longiscapa*, *H. praepotens* e *H. reginae*. Quinze espécies novas foram reconhecidas e descritas, sendo quatro com base em operária e 10 com base tanto em operária quanto em gine;
- O gênero *Hylomyrma* é monofilético. As relações filogenéticas entre algumas espécies têm suporte alto e foram recuperadas nas diferentes análises. As incertezas ou o baixo suporte de alguns clados evidenciam a necessidade de um aumento no esforço para a construção de mais caracteres de morfologia não só de operárias, mas também de gines, e também caracteres moleculares potencialmente informativos para o melhor suporte destes grupos. O grupo é bastante homogêneo morfológicamente e a delimitação dos caracteres de escultura, que se mostram mais

informativos, é complicada ainda mais se considerarmos a variação associada à presença de intercastas no grupo. O reconhecimento de uma linhagem com distribuição conectando a Floresta Amazônica e Mata Atlântica revela um interessante cenário biogeográfico a ser investigado e que certamente terá grande importância na tentativa de se esclarecer como se deu a diversificação deste grupo de formigas; e

- No presente trabalho se reconhece a capacidade dos indivíduos de *Hylomyrma* de realizarem tanatose com base na observação em *H. immanis*, *H. reitteri* e *Hylomyrma* sp. V. Aparentemente, as colônias são bastante pequenas, os ninhos são feitos em pequenos troncos caídos na serapilheira e as espécies são generalistas (o ninho estudado continha restos vegetais e de outros artrópodes). É importante destacar o potencial do gênero como modelo para a compreensão da evolução de intercastas em formigas.



## CAPÍTULO II

### MORFOLOGIA DE FÊMEAS DO GÊNERO *HYLOMYRMA* FOREL, 1912 (FORMICIDAE: MYRMICINAE: POGONOMYRMECINI)

#### 1. INTRODUÇÃO

O hábito de vida eussocial é definido pela combinação de três características: cuidado cooperativo à prole pelos adultos (independente de quem são os pais biológicos), sobreposição de ao menos duas gerações capazes de trabalhar para o bem comum e divisão de trabalho reprodutivo (com indivíduos mais ou menos estéreis e reprodutores convivendo) (WILSON 1971; HÖLLDOBLER & WILSON 1990). O polimorfismo é um fenômeno observado em espécies cujos sexos ou apenas um apresentam duas ou mais formas distintas (WHEELER 1908), sem intermediários. Em insetos verdadeiramente sociais (eussociais), este conceito é expandido para além da forma, sendo entendido como “a existência, dentro da mesma colônia, de duas ou mais formas ou castas pertencentes ao mesmo sexo” (WILSON 1953). Os indivíduos do mesmo sexo que integram uma colônia e que apresentam um conjunto de comportamentos relacionados que permite serem reconhecidos entre outros grupos de indivíduos são reconhecidos como uma casta. Em outras palavras, casta é qualquer conjunto de determinado tipo morfológico, faixa etária ou estado fisiológico que realiza uma tarefa especializada na colônia (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Deste modo, o polimorfismo interage com outro fenômeno chamado polietismo, que se refere à divisão de trabalho ou função pela atribuição de tarefas diferentes entre castas, as quais geralmente apresentam morfologia especializada (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; HEINZE 1998).

As formigas formam um grupo eussocial reconhecidamente polimórfico por exibirem ao menos duas formas morfológicas de fêmeas, chamadas de gine<sup>1</sup> e operária. A gine

---

<sup>1</sup>Wheeler (1908) utiliza três termos como sinônimos para descrever a típica fêmea reprodutora em formigas – fêmea, gine e rainha. Michener (1974) discute que o termo gine refere-se a rainhas potenciais e rainhas verdadeiras, enquanto o termo rainha refere-se apenas a gines que estão ‘reinando’, isto é inseminadas e produzindo ovos. Como rainha é um termo amplamente utilizado e aplicado *sensu* Wheeler (1908), De Andrade e Baroni-Urbani (1999) retomam esta discussão

pertence à casta reprodutora e a operária à não-reprodutora ou estéril, que dependendo do tamanho corporal e idade expressa uma variedade de comportamentos especializados, como construção do ninho, forrageamento, defesa, cuidado com os ovos, as larvas e as pupas (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; OMETTO *et al.* 2011; SIMOLA *et al.* 2016).

Macho e fêmeas gine e operária são as três formas usualmente encontradas nas colônias, porém outros fenótipos não são incomuns. Normalmente, como as descrições originais destes fenótipos são pouco detalhadas, a identificação segura da espécie a partir destes espécimes é complicada. Por exemplo, o padrão da escultura e de sutura no mesossoma em fenótipos incomuns de determinada espécie podem variar de forma que a identificamos como pertencente a outra espécie, em geral do mesmo gênero. Além disso, há uma dificuldade quanto à aplicação dos termos que existem na literatura para descrever estes fenótipos somada à discussão sobre o conceito ligado a cada termo.

O presente capítulo visa revisar e discutir a terminologia utilizada para descrever os distintos fenótipos que podem ser observados em uma colônia de formigas e a delimitação entre as castas (limites práticos e operacionais), além de particularmente caracterizar as distintas formas que são observadas entre as espécies de *Hylomyrma* de modo a tornar a identificação de suas espécies mais segura.

#### 4. CONCLUSÃO

Atualmente, sete termos são aplicados para descrever castas em fêmeas de Formicidae – gine, dictadiiforme, braquíptera, ergatóide, gamergate, intercasta e operária. Os cinco primeiros caracterizam fêmeas reprodutoras, cada qual com traços morfológicos específicos. O termo operária refere-se às fêmeas estéreis cuja morfologia externa é simplificada se comparada às reprodutoras. E, intercasta caracteriza os espécimes mosaicos, que apresentam ao mesmo tempo traços característicos de operárias e de gines, podendo esta combinação ocorrer em distintos graus, de forma a originar uma gama de fenótipos

---

enfatizando que o termo fêmea não é adequado por não permitir a distinção entre as duas formas morfológicas de fêmea, e resgatam a ideia de Michener. Desde então o termo gine vem sendo mais comumente empregado ao invés de rainha, uma vez a maioria dos estudos em formigas não permite dizer com certeza qual ou quais dentre as gines encontradas em uma colônia estão inseminadas e são portanto rainhas verdadeiras.

variados. O termo macho não é compreendido como casta, assinalando apenas o sexo do organismo. O presente trabalho é o primeiro a identificar e reunir tamanha informação sobre indivíduos mosaicos em *Hylomyrma*, que classifico como intercastas. Defendo a utilização do termo intercasta para estes espécimes, pois criar um novo termo para classificá-los seria dar um passo em direção ao sistema inicial com excesso de termos (WHEELER 1908) e por entender que o conceito associado a este termo deva ser amplo no sentido de compreender a diversidade morfológica e fisiológica que os mosaicos apresentam. O cenário observado em *Hylomyrma* gera uma série de perguntas que requerem estudos de história natural, de biologia das espécies e da colônia, para acessar informações que certamente podem melhorar nossa compreensão acerca das castas não tradicionais e sua evolução; tópicos que apenas recentemente começaram a ser mais explorados.

## REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, N.L. de. 2005. **Revisão sistemática de *Hylomyrma* Forel, 1912 (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae)**. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 115p.
- ALBUQUERQUE, N.L. de & C.R.F. BRANDÃO. 2004. A revision of the Neotropical Solenopsidini ant genus *Oxyepoecus* Santschi, 1926 (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). 1. The Vezenyii species-group. **Papéis Avulsos de Zoologia** 44(4): 55-80.
- ANDERSON K.E.; T.A. LINKSVAYER & C.R. SMITH. 2008. The causes and consequences of genetic caste determination in ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News** 11, 119-132.
- ARNETT, R.H.Jr.; G.A. SAMUELSON & G.M. NISHIDA. 1993. **The insect and spider collections of the world. Sandhill**. Crane Press, Gainesville, Florida, 310p.
- ASTRUC, C.; J.F. JULIEN ; C. ERRARD & A. LENOIR. 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 31: 880-893.
- BARONI-URBANI, C. 1998. The number of castes in ants, where major is smaller than minor and queens wear the shield of the soldiers. **Insectes Sociaux** 45: 315-333.
- BARONI-URBANI, C. 2000. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences. **Eclogae Geologicae Helvetiae** 93: 471-480.
- BARONI-URBANI, C. & L. PASSERA. 1996. Origin of ant soldiers. **Nature** 383: 223. DOI: 10.1038/383223a0.
- BARONI-URBANI, C.; B. BOLTON & P. WARD. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology** 17: 301-329.
- BOLTON, B. 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Bulletin of the Natural History Museum Entomology** 54: 263-452.
- BOLTON, B. 1994. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 222p.
- BOLTON, B. 1995a. **A new general catalogue of the ants of the world**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 504p.
- BOLTON, B. 1995b. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa. **Journal of Natural History** 29: 1037-1056.
- BOLTON, B. 2000. The ant tribe Dacetini. **Memoirs of the American Entomological Institute** 65: 1-1028.
- BOLTON, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute** 71: 1-370.
- BOLTON, B. 2017. **Bolton's catalogue of ants of the world**. Publicação eletrônica. Disponível em: <http://www.antbase.org/>. Acessado em 05 de junho de 2017.
- BORGMEIER, T. 1927. Catalogo systematico e synonymico das formigas do Brasil. 2a parte. Subf. Pseudomyrminae, Myrmicinae, Formicinae. **Archivos do Museu Nacional** 29: 69-164.
- BORGMEIER, T. 1950. A fêmea dichthadiiforme e os estádios evolutivos de *Simopelta pergandei* (Forel), e a descrição de *S. bicolor*, n. sp. (Hym. Formicidae). **Revista de Entomologia (Rio de Janeiro)** 21: 369-380.

- BRADY, S.G.; T.R. SCHULTZ; B.L. FISHER & P.S. WARD. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 13(48): 18172-18177.
- BRADY, S.G.; B.L. FISHER; T.R. SCHULTZ; & P.S. WARD. 2014. The rise of army ants and their relatives: diversification of specialized predatory doryline ants. **BMC Evolutionary Biology** 14: 93, doi:10.1186/1471-2148-14-93.
- BRANDÃO, C.R.F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 35(2): 319-412.
- BRANDÃO, C.R.F. 2000. Major regional and type collections of ants (Formicidae) of the world and sources for the identification of ant species, p. 172-269. *In*: AGOSTI, D.; J.D. MAJER; L.E. ALONSO & T.R. SCHULTZ (Eds). **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 280p.
- BRAZEAU, M.D. 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. **Biological Journal of the Linnean Society** 104: 489-498.
- BROWN, W.L. 1953. Characters and synonymies among the genera of ants. Part 2. **Breviora** 18: 1-8.
- BURNHAM, R.J. & K.R. JOHNSON. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences** 359: 1595-1610.
- CARVALHO, C.J.B. de & E. ALMEIDA. 2010. **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. Editora Roca, 306p.
- CASTRO-ASTOR, I.N. 2014. **Phylogeographic study of two neotropical bird species, the red-headed manakin (*Pipna rubrocapilla*) and the white-crowned manakin (*Dixiphia pipra*)**. Tese de Doutorado, The City College of New York, 164p.
- CHARLAT, S.; G.D.D. HURST & H. MERCOT. 2003. Evolutionary consequences of *Wolbachia* infections. **Trends in Genetics** 19: 217-223.
- CORREA, C.C. & J.W.O. BALLARD. 2016. *Wolbachia* associations with insects: winning or losing against a master manipulator. **Frontiers in Ecology and the Environment** 3: 153. DOI: 10.3389/fevo.2015.00153.
- COSTA, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography** 30: 71-86.
- CRACRAFT J. & PRUM, R.O. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. **Evolution** 42: 603-620.
- DONISTHORPE, H. 1943. A list of the type-species of the genera and subgenera of Formicidae. **Annals and Magazine of Natural History** (11)10: 617-688.
- EMERY, C. 1894. Studi sulle formiche della fauna neotropica. Part VI-XVI. **Bullettino della Società Entomologica Italiana** 26: 137-241.
- EMERY, C. 1915. Noms de sous-genres et de genres proposés pour la sous-famille des Myrmicinae. Modifications à la classification de ce groupe. **Bulletin de la Société Entomologique de France** 1915: 189-192.

- EMERY, C. 1921. In Wytzman, P. **Genera Insectorum**. Hymenoptera, Fam. Formicidae, subfam. Myrmicinae. **Fasc. 174A**: 1-94. Bruxelles.
- EMERY, C. 1924. In Wytzman, P. **Genera Insectorum**. Hymenoptera, Fam. Formicidae, subfam. Myrmicinae. **Fasc. 174C**: 207-397. Bruxelles.
- FARRIS, J.S. 1983. The logical bases of phylogenetic analysis, p. 7-36. *In*: PLATNICK, N.I. & V.A. FUNK (Eds). **Advances in Cladistics 2**. Columbia University Press, New York, 218p.
- FEITOSA, R.S.M. 2011. **Revisão taxonômica e análise filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera: Formicidae)**. Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil, XIII + 297p.
- FERNÁNDEZ, F. 2003. (Ed.) **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, XXVI + 398p.
- FLOREN, A.; A. BIUN & K.E. LINSENMAIR. 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. **Oecologia** 131(1): 137-144.
- FOLGARAIT, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation** 7:1221-1244.
- FOREL, A. 1900. Ponerinae et Dorylinae d'Australie récoltés par MM. Turner, Froggatt, Nugent, Chase, Rothney, J.-J. Walker, etc. **Annales de la Société Entomologique de Belgique** 44: 54-77.
- FOREL, A. 1912. Formicides néotropiques. Part IV. 3me sous-famille Myrmicinae Lep. (suite). **Mémoires de la Société Entomologique de Belgique** 20: 1-32.
- FOREL, A. 1917. Cadre synoptique actuel de la faune universelle des fourmis. **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles** 51: 229-253.
- FOREY P.L. & I.J. KITCHING. 2000. Experiments in coding multistate characters, p. 54-80. *In*: Scotland R. & T. Pennington (Eds.). **Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis**. Systematics Association Special Volume, Series 58, 217p.
- GIRIBET, G. 2003. Stability in phylogenetic formulations and its relationship to nodal support. **Systematic Biology** 52: 554-564.
- GOLOBOFF, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics** 9: 83-91.
- GOLOBOFF, P.A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: Solutions for composite optima. **Cladistics** 15:415-428
- GOLOBOFF, P.A. & J.S. FARRIS. 2001. Methods for quick consensus estimation. **Cladistics** 17:S26-S34.
- GOLOBOFF, P.A.; J.S. FARRIS & K.C. NIXON. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** 24: 774-786.
- GRIMALDI, D. & M.S. ENGEL. 2005. **Evolution of the insects**. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, 755p.
- HARRIS, R. A. 1979. A glossary of surface sculpture. **Occasional Papers of the Bureau of Entomology of the California Department of Agriculture** 28: 1-32.

- HAWKINS, J.A.; C.E. HUGHES & R.W. SCOTLAND. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics** 13: 275-283.
- HEINZE, J. 1998. Intercastes, intermorphs, and ergatoid queens: who is who in ant reproductives? **Insectes Sociaux** 45: 113-124.
- HEINZE, J. & TSUJI K. 1995. Ant reproductive strategies. **Researches on Population Ecology** 37: 135-149. DOI: 10.1007/BF02515814.
- HEINZE, J.; S. KUHNHOLZ; K. SCHILDER & B. HÖLLDOBLER. 1993. Behavior of ergatoid males in the ant, *Cardiocondyla nuda*. **Insectes Sociaux** 40: 273-282.
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana, 263p.
- HÖLLDOBLER, B. 1966. Futterverteilung durch Männchen im Ameisenstaat. **Zeitschrift Fur Vergleichende Physiologie** 52: 430-455.
- HÖLLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 1990. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge, USA, 732p.
- HOLMAN, L.; C.G. JØRGENSEN; J. NIELSEN & P. D'ETTORRE. 2010. Identification of an ant queen pheromone regulating worker sterility. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 277: 3793-3800.
- JAENISCH, R. & A. BIRD. 2003. Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. **Nature Genetics** 33: 245-54.
- JANSEN G. & R. SAVOLAINEN. 2010. Molecular phylogeny of the ant tribe Myrmicini (Hymenoptera: Formicidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 160(3): 482-495.
- JEYAPRAKASH, A. & M.A. HOY. 2000. Long PCR improves *Wolbachia* DNA amplification: *wsp* sequences found in 76% of sixty-three arthropod species. **Insect Molecular Biology** (4): 393-405.
- JOHNSON, R.A. 2015. A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Part I. **Zootaxa** 4029(1): 1-142.
- JOHNSON, R.A. & C.S. MOREAU. 2016. A new ant genus from southern Argentina and southern Chile, *Patagonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa** 4139(1): 001-031.
- KASPARI, M. 2005. Global energy gradients and size in colonial organisms: Worker mass and worker number in ant colonies. **Proceedings of the National Academy of Science USA** 102: 5079-5083.
- KELLER, R.A. 2011. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 355: 1-90.
- KEMPF, W.W. 1964. Miscellaneous studies on Neotropical ants. III. (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica** 7: 45-71.
- KEMPF, W.W. 1960. Miscellaneous studies on Neotropical ants (Hymenoptera, Formicidae). **Studia Entomologica** 3(1-4): 417-466.
- KEMPF, W.W. 1961. A survey of the ants of the soil fauna in Surinam (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica** 4: 481-524.
- KEMPF, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica** 15: 3-344.

- KEMPF, W.W. 1973. A revision of the Neotropical myrmicine ant genus *Hylomyrma* Forel (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica** 16: 225-260.
- KUSNEZOV, N. 1951. El género *Pogonomyrma* Mayr. **Acta Zoologica Lilloana** 11: 227-333.
- KUSNEZOV, N. 1956. Claves para la identificación de las hormigas de la fauna Argentina. **Idia** 104-105: 1-56.
- KUTTER, H. 1977. Zur Kenntnis der Gattung *Hylomyrma* (Hym. Formicidae, Subf. Myrmicinae). **Mitteilungen der Schweizerische Entomologischen Gesellschaft** 50: 85-89.
- LACH, L.; C.L. PARR & K.L. ABBOTT. 2010. **Ant Ecology**. Oxford University Press, New York, 402p.
- LATKKE, J.E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica** 25: 105-119.
- LATKKE, J.E. 2004. A taxonomic revision and phylogenetic analysis of the ant genus *Gnamptogenys* Roger in Southeast Asia and Australasia (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **University of California Publications, Entomology** 122: 1-266.
- LEITMAN, P.; A. AMORIM; L. MENINI NETO & R.C. FORZZA. 2014. Epiphytic angiosperms in a mountain forest in southern Bahia, Brazil. **Biota Neotropica** 14(2): 1-12.
- LONDE, S.; T. MONNIN; R. CORNETTE; V. DEBAT; B.L. FISHER & M. MOLET. 2015. Phenotypic plasticity and modulatory allow for the production of novel mosaic phenotypes in ants. **EvoDevo** 6: 36.
- LONDE, S.; M. MOLET; B.L. FISHER & T. MONNIN. 2016. Reproductive and aggressive behaviours of queen-worker intercastes in the ant *Mystrium rogeri* and caste evolution. **Animal Behavior** 120: 67-76. DOI: 10.1016/j.anbehav.2016.07.026.
- MARTINI, A.M.Z.; P. FIASCHI; A.M. AMORIM & J.L. PAIXÃO. 2007. A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation** 16: 3111-3128.
- MARTINS, U.R. 1971. Monografia da tribo Ibdionini (Coleoptera, Cerambycinae). Parte VI. **Arquivos de Zoologia** 16: 1343-1508.
- MAYR, G. 1868. Formicidae novae americanae collectae a Prof. P. de Strobel. **Annuario della Società dei Naturalisti Modena** 3: 161-178.
- MAYR, G. 1877. Formicidae. **Izvestiya Imperatorskago Obshchestva Lyubitelei Estestvoznaniya, Antropologii i Etnografii** 26: 1-20.
- MEHDIABADI, N.J. & T.R. SCHULTZ. 2010. Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Formicidae: Myrmicinae: Attini). **Myrmecological News** 13: 37-55.
- MELO, G.A.R.; A.P. AGUIAR & B.R. GARCETE-BARRETT. 2012. Hymenoptera, p. 553-612. In: RAFAEL, J.A.; G.A.R. MELO; C.J.B. CARVALHO; S. CASARI & R. CONSTANTINO (Orgs.). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Holos, Ribeirão Preto, 796p.
- MOLET, M.; B.L. FISHER; F. ITO & C. PEETERS. 2009. Shift from independent to dependent colony foundation and evolution of 'multi-purpose' ergatoid queens in *Mystrium* ants (subfamily Amblyoponinae). **Biological Journal of the Linnean Society** 98: 198-207. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2009.01257.x.
- MOLET, M.; D. WHEELER & C. PEETERS. 2012. Evolution of novel mosaic castes in ants: Modularity, phenotypic plasticity, and colonial buffering. **The American Naturalist** 180: 328-341.



- MORANDIN, C.; M.M.Y. TIN ; S. ABRIL ; C. GOMEZ ; L. PONTIERI & M. SCHIØTT. 2016. Comparative transcriptomics reveals the conserved building blocks involved in parallel evolution of diverse phenotypic traits in ants. **Genome Biology** 17: 1-19. DOI: 10.1186/s13059-016-0902-7.
- MOREAU, C.S.; C.D. BELL; R. VILA; B. ARCHIBALD & N.E. PIERCE. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science** 312: 100-104.
- MORLEY, R.L. 2000. **Origin and evolution of Tropical Rainforests**. Wiley, New York, 378p.
- NORMARK, B.B. 2014. Modes of reproduction, p. 1-19. *In*: SHUKER, D.M. & L.W. SIMMONS (Eds.). **The evolution of insect mating systems**. Oxford University Press, 352p.
- NYÁRI, Á.S. 2007. Phylogeographic patterns, molecular and vocal differentiation, and species limits in *Schiffornis turdina* (Aves). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 44: 154-164.
- OHKAWARA, K; F. ITO & S. HIGASHI. 1993. Production and reproductive function of intercastes in *Myrmecina graminicola nipponica* colonies (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux** 40: 1-10.
- OKADA, Y.; L. PLATEAUX & C. PEETERS. 2013. Morphological variability of intercastes in the ant *Temnothorax nylanderii*: pattern of trait expression and modularity. **Insectes Sociaux** 60: 319-328.
- OMETTO, L.; D.W. SHOEMAKER; K.G. ROSS & L. KELLER. 2011. Evolution of gene expression in fire ants: the effects of developmental stage, caste, and species. **Molecular Biology and Evolution** 28: 1381-1392.
- OUELLETTE, G.D.; B.L FISHER & D.J. GIRMAN. 2006. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 40: 359-369.
- PEETERS, C. 1991. Ergatoid queens and intercastes in ants: two distinct adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. **Insectes Sociaux** 38: 1-15.
- PEETERS, C. 2012. Convergent evolution of wingless reproductives across all subfamilies of ants, and sporadic loss of winged queens (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News** 16: 75-91.
- PEETERS, C. & F. ITO, 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. **Annual Review of Entomology** 46: 601-630.
- PEETERS, C.; R.A. KELLER & R.A. JOHNSON. 2012. Selection against aerial dispersal in ants: two non-flying queen phenotypes in *Pogonomyrmex laticeps*. **PLoS One** 7(10): e47727. DOI: 10.1371/journal.pone.0047727.
- RABELING, C.; J.M. BROWN & M. VERHAAGH. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Science** 105(39): 14913-14917.
- REUTER, M. & L. KELLER. 2003. High level of multiple *Wolbachia* infection and recombination in the ant *Formica exsecta*. **Molecular Biology and Evolution** 20: 749-753.
- RIBAS, C.C. & C.Y. MIYAKI. 2004. Molecular systematics in Aratinga parakeets: species limits and historical biogeography in the 'solstitialis' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 30: 663-675.
- ROCHA, P.A. da; S.F. FERRARI; A. FEIJÓ & S.F. GOUVEIA. 2015. Zoogeography of South American forest-dwelling bats: disjunct distributions or sampling deficiencies? **PLoS ONE** 10(7): e0133276. DOI:10.1371/journal.pone.0133276.
- SANTSCHI, F. 1907. Fourmis de Tunisie capturées en 1906. **Reveu Suisse de Zoologie** 15: 305-334.

- SANTSCHI, F. 1931. Fourmis de Cuba et de Panama. **Revista de Entomologia** 1(3): 265-282.
- SCHULTZ, T.R. & S.G. BRADY. 2008. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 105: 5435-5440.
- SERENO, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics** 23: 565-587.
- SILVA, R.R. & C.R.F. BRANDÃO. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs** 80(1): 107-124.
- SIMOLA, D.F.; R.J. GRAHAM; C.M. BRAD; B.L. ENZMANN; C. DESPLAN; A. RAY; L.J. ZWIEBEL; R. BONASIO; D. REINBERG; J. LIEBIG & S.L. BERGER. 2016. Epigenetic (re)programming of caste-specific behavior in the ant *Camponotus Floridanus*. **Science** 351 (6268): aac6633.
- STRONG, E.E. & D. LIPSCOMB. 1999. Character coding and inapplicable data. **Cladistics** 15: 363-371.
- TULLOCH, G.S. 1932. A gynergate of *Myrmecia*. **Psyche** 39: 48-51.
- VANIN, S.A. 1986. Systematics, cladistic analysis, and geographical distribution of the tribe Erodiscini (Coleoptera, Curculionidae, Otidoccephalinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 30(3-4): 427-670.
- WARD, P.S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. **Systematic Entomology** 15: 449-489.
- WARD, P.S. 1997. Ant soldiers are not modified queens. **Nature** 385: 494-495. DOI: 10.1038/385494b0.
- WARD, P.S. & D.A. DOWNIE. 2005. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): phylogeny and evolution of big-eyed arboreal ants. **Systematic Entomology** 30: 310-335.
- WARD, P.S.; S.G. BRADY; B.L. FISHER & T.R. SCHULTZ. 2010. Phylogeny and biogeography of dolichoderine ants: effects of data partitioning and relict taxa on historical inference. **Systematic Biology** 59(3): 342-362.
- WARD, P.S.; S.G. BRADY; B.L. FISHER & T.R. SCHULTZ. 2015. The evolution of myrmicine ants phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology** 40(1): 61-81. DOI: 10.1111/syen.12090.
- WARD, P.S.; B.B. BLAIMER & B.L. FISHER 2016. A revised phylogenetic classification of the ant subfamily Formicinae (Hymenoptera: Formicidae), with resurrection of the genera *Colobopsis* and *Dinomyrmex*. **Zootaxa** 4072 (3): 343-357.
- WERREN, J.H. & D.M. WINDSOR. 2000. *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 267(1450): 1277-1285. DOI: 10.1098/rspb.2000.1139.
- WEST-EBERHARD, M.J. 2003. **Developmental plasticity and evolution**. Oxford University Press, New York, USA, 794p.
- WHEELER, G.C. & J. WHEELER. 1960. Supplementary studies on the larvae of the Myrmicinae. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 62(1): 1-32.
- WHEELER, W.C. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. **Systematic Biology** 44: 321-331.
- WHEELER, W.M. 1908. The polymorphism of ants. **Annals of the Entomological Society of America** 1: 39-69.
- WHEELER, W.M. 1922. Keys to genera and subgenera of ants. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 45: 631-710.

- WHEELER, W.M. 1928. *Mermis* parasitism and intercastes among ants. **Journal of Experimental Zoology** 50: 165-237.
- WHEELER, W.M. 1937. **Mosaics and other anomalies among ants**. Harvard University Press, USA, 102p.
- WILSON, E.O. 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. **The Quarterly Review of Biology** 28(2): 136-156.
- WILSON, E.O. 1954. A new interpretation of the frequency curves associated with ant polymorphism. **Insectes Sociaux** 1: 75-80. DOI: 10.1007/BF02223154.
- WILSON, E.O. 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College** 113: 1-201.
- WILSON, E.O. 1971. **The insect societies**. Harvard University Press, USA, x + 548 p.
- WILSON, E.O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. **Biotropica** 19(3): 245-251.
- WILSON, E.O. & B. HÖLLDOBLER. 2005. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Association of Science** 102: 13367-13371.
- YOSHIMURA, M. & B.L. FISHER. 2011. A revision of male ants of the Malagasy region (Hymenoptera: Formicidae): Key to genera of the subfamily Dolichoderinae. **Zootaxa** 2794: 1-34.
- YOSHIMURA, M. & B.L. FISHER. 2012. A revision of male ants of the malagasy Amblyoponinae (Hymenoptera: Formicidae) with Resurrections of the Genera *Stigmatomma* and *Xymmer*. **PLoS ONE** 7(3): e33325. DOI:10.1371/journal.pone.0033325.