

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DEBORAH ALINE DE OLIVEIRA

PADRÕES MACROEVOLUTIVOS NA EVOLUÇÃO DA CASTA OPERÁRIA EM
FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

CURITIBA

2015

DEBORAH ALINE DE OLIVEIRA

PADRÕES MACROEVOLUTIVOS NA EVOLUÇÃO DA CASTA OPERÁRIA EM
FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Trabalho apresentado à disciplina
Estágio Supervisionado em Biologia
como requisito parcial à conclusão do
Curso de Bacharelado em Ciências
Biológicas, Setor de Ciências
Biológicas, Departamento de Zoologia,
Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

CURITIBA

2015

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha mãe Deise, pela força, amor e incentivo. Obrigada por estar ao meu lado em todos os momentos, por sempre me apoiar em todas as minhas escolhas. Sem a sua luz eu não seria nada. Te amo mais do que tudo.

A Lana e a Tia Lete, obrigada por serem estes anjos em minha vida.

Obrigada a meus colegas de curso e a todos os meus amigos. Em especial ao Kwang, Luísa, Stephanie, Fernanda, Bruna, Bruninha, Ana Paula, Felipe e Weslly.

Aos meus colegas de laboratório, acredito que o conhecimento é sempre criado em conjunto e, de alguma maneira, vocês também participaram da minha formação.

Raquel, Ricardo, Elis, Gabi, Polly, Vivi, Andreas e André, obrigada.

Em especial a Patrícia, sou muito grata por tudo que você me ensinou, além de "general" se tornou uma amiga.

Agradeço muito a Andressa, sempre disposta a ajudar em tudo e em especial neste trabalho. Obrigada pela paciência, disponibilidade e gentileza.

Aos professores Rodrigo Feitosa e Mauricio Moura pelas correções e comentários.

Ao Marcio, pela oportunidade de tê-lo como orientador. Agradeço por tudo que você me ensinou, pelo apoio e dedicação. Tenho muito orgulho de ter feito parte de seu grupo de pesquisa.

RESUMO

As formigas são insetos sociais e possuem sua organização baseada em castas, o que possibilita que diferentes indivíduos realizem atividades diferenciadas, aumentando a eficiência de suas colônias. Esta divisão de trabalho, que só foi possível provavelmente por modificações corporais de ancestrais solitários, criou uma casta sem necessidades reprodutivas, as operárias. Entre os diferentes gêneros da família é possível observar uma grande variação fenotípica, entretanto ainda se sabe muito pouco sobre os mecanismos evolutivos que teriam levado a esta diversidade de morfologias em formigas. Muito se vem sendo debatido se a evolução fenotípica seria gradual ao longo do tempo ou rápida após processos de especiação. A teoria do equilíbrio pontuado prevê que muitas mudanças evolutivas ocorrem por eventos de especiação, o que pode levar a uma relação entre taxas de diversificação de espécies e mudanças morfológicas. Alguns trabalhos vêm explorando esta relação em alguns grupos de organismos, porém para formigas esta abordagem ainda não vem sendo muito bem explorada. Tendo em vista o amplo banco de imagens disponível para formigas, neste trabalho foram realizadas medidas morfológicas para 200 gêneros presentes em uma filogenia recente a fim de investigar evolução morfológica das operárias de Formicidae. Através de diversas análises foi testado se a diversificação de formigas está relacionada com a diversidade fenotípica encontrada na casta operária, com ênfase nas variações de tamanho e forma em um contexto filogenético. Para tal, foram realizadas medidas morfológicas que representassem traços relevantes da história de vida dos indivíduos, utilizando imagens de alta resolução obtidas do banco de dados AntWeb. A partir de uma Análise de Componentes Principais (PCA), as características morfológicas foram resumidas em tamanho e forma e, a partir de então, relacionadas com a idade dos gêneros e com a taxa de diversificação. Também foram testadas as relações entre a riqueza de espécies com a taxa de diversificação e com a idade dos gêneros. Os resultados apontam que a diversidade fenotípica e a diversificação de espécies em formigas não estão correlacionadas, diferentemente da relação entre riqueza dos gêneros e as taxas de diversificação. A evolução da morfológica e a diversificação de espécies de formigas podem ser considerados processos desacoplados, o que pode ter sido causado por diferentes pressões seletivas em cada grupo.

Palavras-chave: Formicidae, diversificação, morfologia.

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. <i>Loadings</i> da análise de componentes principais	15
TABELA 2. Análise de quadrados mínimos generalizados filogenéticos	16

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

HW - largura máxima da cabeça

MDP - média das distâncias pareadas

ML – comprimento do mesossoma

PC - Componente principal

PCA – Análise de componentes principais

PGLS- *Phylogenetic Generalized Least Squares*

PW - largura do mesossoma

SDQ - soma das distancias ao quadrado

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	09
2 MATERIAL E MÉTODOS	11
2.1 TRAÇOS MORFOLÓGICOS	11
2.2 TAXAS DE DIVERSIFICAÇÃO	12
2.3 TAXAS DE EVOLUÇÃO E DISPARIDADE MORFOLÓGICA	13
2.4 <i>PHYLOGENETIC GENERALIZED LEAST SQUARES (PGLS)</i>	13
3 RESULTADOS	14
4 DISCUSSÃO	18
REFERÊNCIAS	21
APÊNDICES	24
ANEXO	26

1 INTRODUÇÃO

Organizadas em 326 gêneros e 16 subfamílias, as formigas (Hymenoptera: Formicidae) possuem mais de 13.000 espécies distribuídas pelo mundo (antcat.org) e apresentam uma diversidade três vezes maior que outros grupos de insetos eusociais juntos (GRIMALDI & AGOSTI, 2000). Sua organização social é complexa e sua dominância em relação a outros grupos de insetos sociais é resultante da estrutura de cooperação na qual o grupo se baseia (HÖLLDOBLER & WILSON, 2009). Em cada colônia, as atividades de forrageio, defesa e tarefas cotidianas são realizadas por operárias e em certos casos também por soldados, o que pode atribuir a esta casta estéril um caráter polimórfico (WILSON, 1953). A casta reprodutiva é composta por machos e pelas rainhas, que se encontram durante o voo nupcial e realizam a cópula. Cada rainha possui uma espermateca que armazena os gametas masculinos resultantes de um único evento reprodutivo, gerando, de modo geral, todos os indivíduos de sua colônia (GORDON, 1999). Os machos, ligeiramente menores, são gerados por partenogênese e morrem logo após copular. Esta divisão de trabalho, que só foi possível provavelmente por modificações corporais de ancestrais solitários, criou uma força de trabalho sem necessidades reprodutivas que apresentou modificações associadas às características de cabeça e mandíbula, desenvolvimento ovariano reduzido e ausência de asas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Além de sua incrível organização social, as formigas possuem uma ampla variação em morfologia e ecologia. Estes insetos ocupam um papel fundamental em muitos ecossistemas, sendo responsáveis por predação de muitos invertebrados, realizar a ciclagem de matéria orgânica e dispersão de sementes (HÖLLDOBLER & WILSON, 2009). Várias espécies possuem relações simbióticas com plantas e outros artrópodes, enquanto outras linhagens estão envolvidas na agricultura de fungos e parasitismo social (BOURKE & FRANKS, 1995). Esta plasticidade de atividades implica diretamente em especializações morfológicas e permite que estes insetos estejam presentes em quase todos os habitats do globo, com exceção dos polos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Este sucesso evolutivo das formigas pode ser atribuído, em parte, a sua organização em castas, o que possibilita que

diferentes indivíduos realizem atividades diferenciadas, aumentando a eficiência de suas colônias (OSTER & WILSON, 1979).

A origem Formicidae aconteceu no Cretáceo há aproximadamente 100 milhões de anos (HÖLLDOBLER & WILSON, 2009), passando por eventos de extinção de grupos e períodos de grande radiação de espécies (WILSON & HÖLLDOBLER, 2005; PIE & TSCHÁ, 2009). Apesar do conhecimento sobre os processos geológicos que influenciaram o grupo (ver HÖLLDOBLER & WILSON, 2009), os mecanismos evolutivos que levaram a esta diversidade de fenótipos ainda não são muito bem explicados. Alguns trabalhos vêm explorando a relação entre as taxas de mudanças morfológicas e a diversificação de espécies em alguns grupos de organismos (COLLAR et al., 2008; RICKLEFS, 2004; ZELDTCH et al., 2015). Harmon et al. (2003) analisaram o tempo de diversificação de espécies e a evolução da disparidade morfológica em iguanas, mostrando que clados que apresentaram rápida diversificação inicial apresentam maior disparidade morfológica entre si. Esta relação também foi testada para salamandras (ADAMS et al., 2009), demonstrando que as taxas de diversificação de espécies e a evolução morfológica não estariam significativamente relacionadas, de modo que uma rápida diversificação poderia ter ocorrido junto a uma pequena mudança morfológica ou vice versa. Deste modo, o objetivo do presente trabalho é testar se a diversificação de formigas está relacionada com a diversidade fenotípica encontrada na casta operária, com ênfase nas variações de tamanho e forma em um contexto filogenético.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 TRAÇOS MORFOLÓGICOS

Primeiramente foi feito um levantamento do número de espécies em cada gênero para que o número de indivíduos a serem medidos tornasse a amostragem representativa, totalizando 3302 espécies pertencentes a 200 gêneros. Foi analisado somente um exemplar para cada espécie e, embora isto ignore a variação dentro de cada espécie, essa escolha é fundamentada na pressuposição de que variação entre espécies é quase invariavelmente maior do que variação dentro de cada espécie. As imagens utilizadas foram baixadas da plataforma antweb.org, sendo que para cada indivíduo foram obtidas três imagens, preferencialmente do espécime tipo, com diferentes perspectivas (vista frontal, lateral e superior), de modo que cada imagem permitisse uma medição diferente (Apêndice 1). Sempre que um gênero apresentava polimorfismo na casta operária o menor indivíduo era considerado.

A segunda etapa envolveu a medição dos espécimes utilizando o programa ImageJ v.1.47, que fornece resultados em pixels, posteriormente convertidos em milímetros através da escala presente na própria imagem. A decisão de realizar apenas três medidas por exemplar reflete o balanço entre conhecer um pouco menos da morfologia de modo geral, mas abranger um grande número de espécies. O conjunto de dados foi composto pelas medidas da largura máxima da cabeça (HW), comprimento do mesossoma (ML) e largura do mesossoma (PW) (Figura 1). Cada traço morfológico pode representar uma hipótese de significância funcional e assim fornecer informações relevantes a respeito da ecologia e evolução de cada grupo (SILVA & BRANDÃO, 2010), onde o tamanho de cabeça estaria relacionado à dieta (KASPARI, 1993), o comprimento do mesossoma até o propódeo como indicativo de tamanho de corpo (KASPARI, 1999), assim como a largura do mesossoma. Para observar o comportamento dos dados, foi testada a distribuição das frequências para cada traço através da representação gráfica em histogramas, convertendo os dados em escala logarítmica.

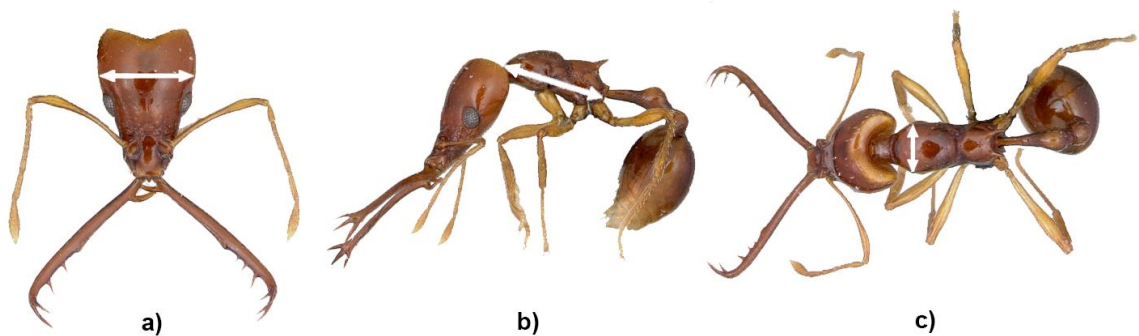


Figura 01. Representação das medidas morfológicas realizadas nos espécimes. a) largura máxima da cabeça (HW), b) comprimento do mesossoma (ML) e c) largura do mesossoma (PW).

A partir das medidas morfológicas foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) através da matriz de covariância dos dados em escala logarítmica, a fim de delimitar o local de cada espécie no espaço morfológico e definir quais eixos estariam relacionados ao tamanho e a forma. Para isto, foi utilizado o pacote PCAMETHODS VERSÃO: 1.56.0, utilizando a função PPCA (*probabilistic PCA*), que é capaz de estimar dados faltantes em função dos dados obtidos (STACKLIES et al., 2007). Algumas medidas não foram realizadas para alguns espécimes devido a problemas na montagem do indivíduo ou falta de escala na imagem. O banco de dados final totalizou 134 medidas faltantes para algum traço, representando apenas 1.35% das medidas totais.

2.2 DISPARIDADE MORFOLÓGICA

A partir dos *scores* da PCA foi calculada a disparidade morfológica, que é capaz de prever a variedade morfológica global dentro de um grupo (FOOTE, 1993), baseada na média das distâncias pareadas (MDP) e na soma das distâncias ao quadrado (SDQ). Através desta abordagem cada gênero irá apresentar valores de médias pareadas sem que nenhum grupo acumule valores de disparidade, o que poderia induzir a interpretações equivocadas.

2.3 TAXAS DE DIVERSIFICAÇÃO

A taxa de diversificação dos gêneros pode ser estimada através do número de espécies e da idade dos grupos (MAGALLON & SANDERSON, 2001). O número de espécies presentes em cada gênero foi obtido através da plataforma antcat.org, enquanto a idade através da filogenia molecular de gêneros (MOREAU et al., 2006). Para evitar erros, a idade dos gêneros foi estimada anteriormente à poda dos grupos para os quais não havia dados. O cálculo da taxa de diversificação foi estimado utilizando a função `BD.MS` do pacote `GEIGER` v.2.0.3, segundo Magallon & Sanderson (2001). Foram utilizadas três taxas de extinção diferenciadas para calcular a diversificação (0.0, 0.45 e 0.90), dado que as taxas reais não são conhecidas.

2.4 *PHYLOGENETIC GENERALIZED LEAST SQUARES (PGLS)*

Considerando que as espécies não são independentes entre si quanto às suas características e relações filogenéticas, foi incorporada uma filogenia aos dados para obter uma perspectiva comparada. O método filogenético de quadrados mínimos generalizados (*PGLS - Phylogenetic Generalized Least Squares*) permite estimar a relação entre caracteres contínuos considerando a filogenia, especificando de quais maneiras a estrutura da árvore pode afetar a relação entre as características (MARTINS & HANSEN, 1997). Foi utilizada a *PGLS* (pacote `CAPER` v.0.5.2) para avaliar as relações entre a taxa de diversificação e as medidas de disparidade morfológica, além das relações entre a disparidade morfológica com as idades dos gêneros. Foram testadas também as relações entre a riqueza e idade dos gêneros e a taxa de diversificação com a riqueza dos gêneros. Todas as análises foram realizadas no programa estatístico R (`R CORE TEAM` v.3.1.2, 2015).

3 RESULTADOS

Através das frequências dos traços morfológicos, é possível observar que a média dos dados converge para uma distribuição normal, ou seja, todas as medidas obtidas apresentam distribuições gaussianas depois de convertidas em escala logarítmica (Figura 2).

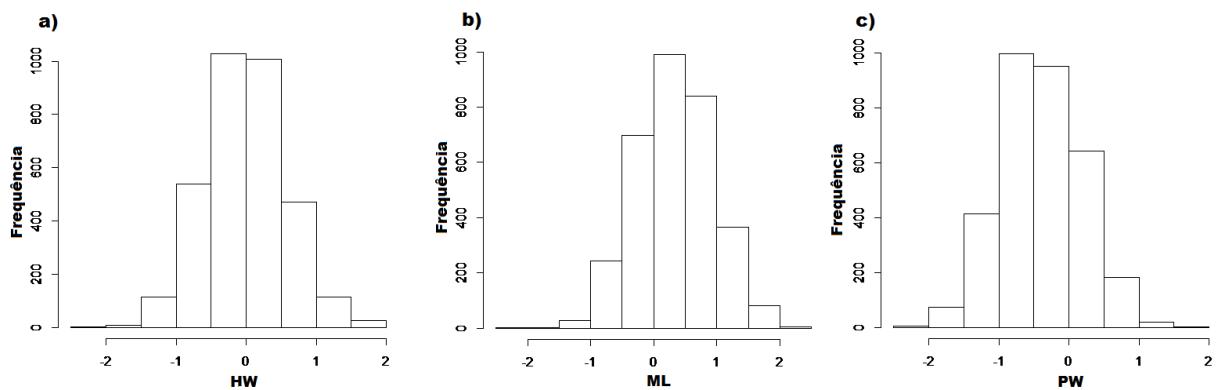


Figura 2. Histogramas representando a frequência dos dados para cada traço morfológico em escala logarítmica. a) Frequência de distribuição do comprimento da cabeça (HW). b) Frequência de distribuição do comprimento do mesossoma (ML). c) Frequência de distribuição da largura do mesossoma (PW).

Através da Análise dos Componentes Principais (PCA) é possível notar que os dados estão distribuídos de maneira semelhante no morfoespaço, isto é, a maior parte das espécies analisadas está sobreposta, pelo menos para o primeiro componente (PC1) e para o segundo componente (PC2), que juntos representam 98% da variação morfológica (Figura 3).

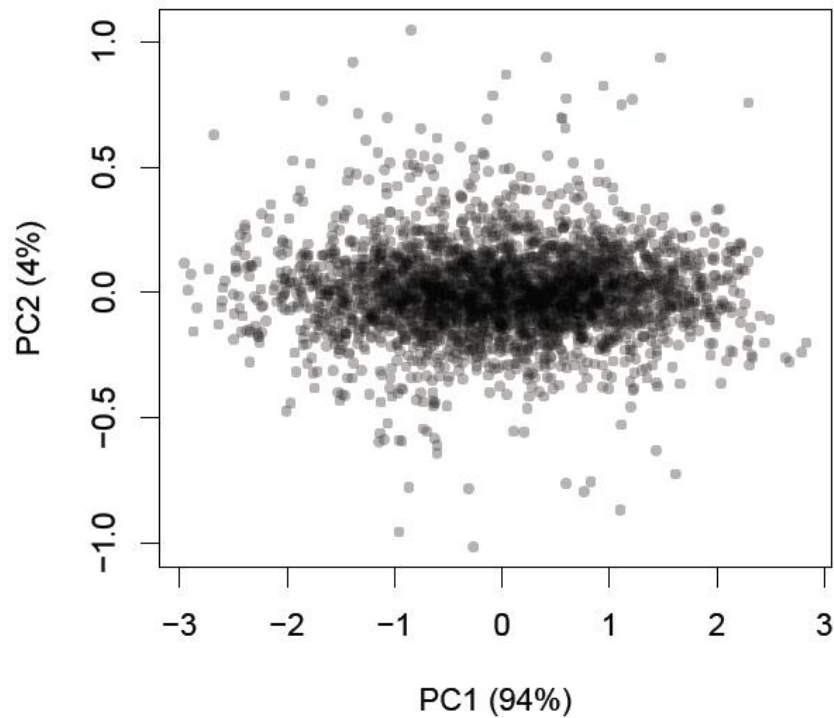


Figura 3. Posição das espécies ao longo dos dois primeiros componentes principais representando o morfoespaço das espécies de formigas. Cada ponto representa a posição de cada uma das espécies amostradas.

O PC1 resumiu 94% da variação total do conjunto de dados, sendo interpretado como o eixo de variação no tamanho do corpo (JOLICOEUR, 1978), enquanto o segundo eixo (PC2), acumulando 4% da variação total, representa a forma do corpo (Tabela 1).

Tabela 1. *Loadings* da análise de componentes principais das medidas das formigas, associadas com o tamanho e a forma do corpo.

Variáveis	PC1	PC2
HW	-0.57	0.47
ML	-0.59	-0.81
PW	-0.57	0.36
Proporção da variância	0.94	0.04
Proporção cumulativa	0.94	0.98

A partir da PGLS foram testadas as relações do tamanho (PC1) e da forma do corpo (PC2) com a taxa de diversificação e a idade dos gêneros, através dos valores média das distâncias pareadas (MDP) e da soma das distâncias ao quadrado (SDQ) separadamente (Figura 4). Foi utilizada como referência a taxa de extinção com valor de 0.45, pois os resultados com os demais valores foram muito semelhantes (Anexo 1). Não foi encontrada uma relação significativa ($p < 0.05$) para os testes realizados, com exceção da relação entre a média das distâncias pareadas do tamanho e a idade dos gêneros, entretanto esta relação foi apenas marginalmente significativa ($p = 0.05$). Ao relacionar a riqueza de espécies com a idade dos gêneros e com a taxa de diversificação, apenas a última se mostrou significativa ($p < 0.01$, tabela 2). A relação completa do número de espécies medidas, número de espécie por gênero e as taxas de diversificação considerando as três taxas de extinção (0.00, 0.45 e 0.90) está organizada na tabela do Anexo 1.

Tabela 2. PGLS das medidas de disparidade morfológica com a taxa de diversificação (calculada com uma taxa de extinção de 0.45), e a relação entre a riqueza de espécies nos gêneros de formigas com a idade e a taxa de diversificação dos gêneros. Erro padrão (EP), Teste t (t) e *p-value* (p).

Análise	Estimativa	EP	t	p
MDP tamanho (PC1) <i>versus</i> Taxa de diversificação	0.79	0.84	0.95	0.35
MDP forma (PC2) <i>versus</i> Taxa de diversificação	0.35	0.29	1.20	0.23
SDQ tamanho (PC1) <i>versus</i> Taxa de diversificação	0.79	1.34	0.59	0.55
SDQ forma (PC2) <i>versus</i> Taxa de diversificação	0.17	0.22	0.75	0.46
MDP tamanho (PC1) <i>versus</i> Idade dos gêneros	0.00	0.00	1.97	0.05
MDP forma (PC2) <i>versus</i> Idade dos gêneros	0.00	0.00	1.16	0.25
SDQ tamanho (PC1) <i>versus</i> Idade dos gêneros	0.00	0.00	1.93	0.06
SDQ forma (PC2) <i>versus</i> Idade dos gêneros	0.00	0.00	1.04	0.30
Idade dos gêneros <i>versus</i> Riqueza	0.41	0.76	0.54	0.59
Taxa de diversificação (ext=0.45) <i>versus</i> Riqueza	4705.69	531.95	8.85	<0.01

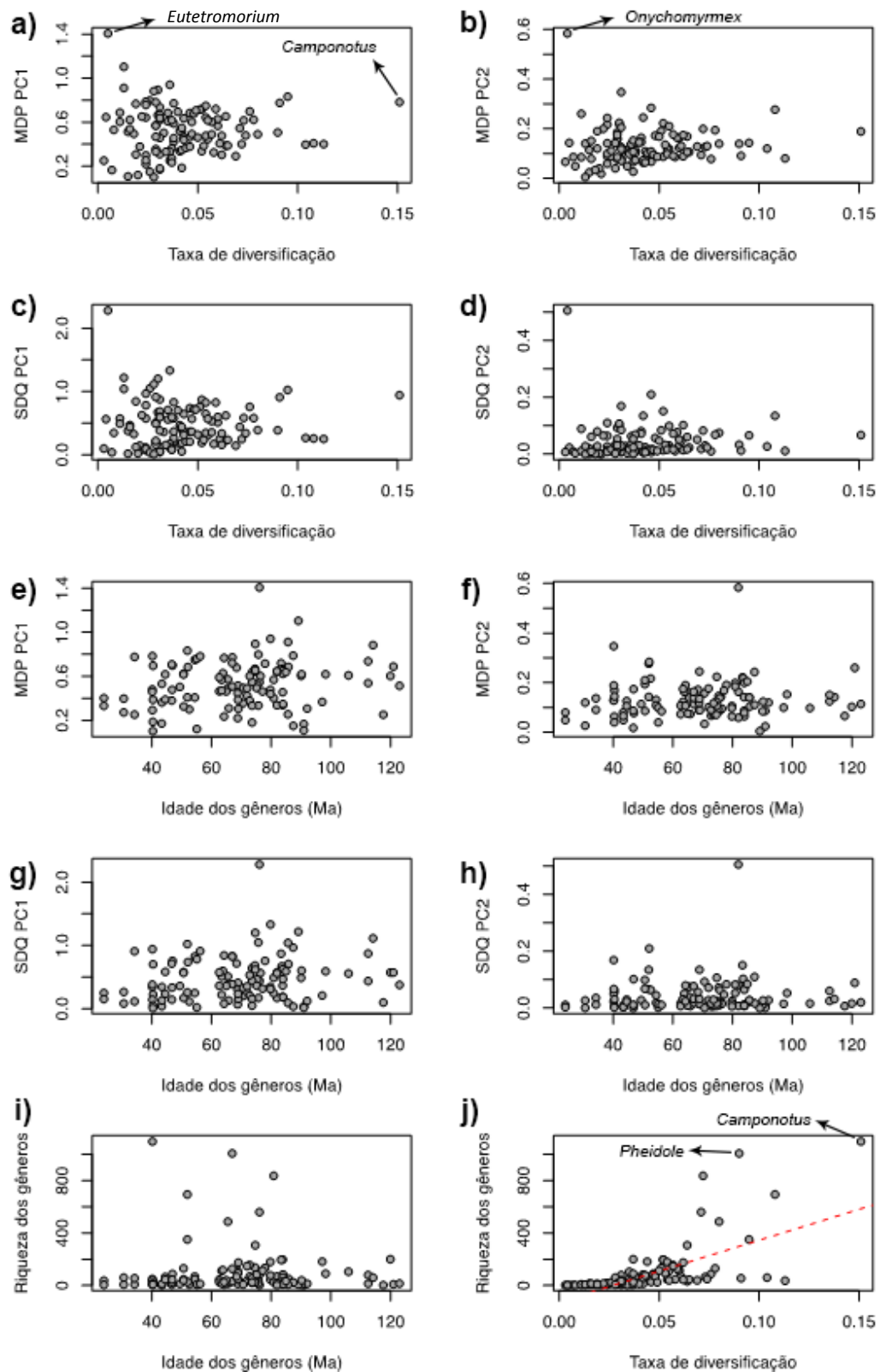


Figura 4. Relações entre as medidas de disparidade morfológica com a taxa de diversificação, e a relação entre a riqueza de espécies nos gêneros de formigas com a idade e a taxa de diversificação para os 116 gêneros de formigas amostrados. Idade dos gêneros em milhões de anos (Ma).

4 DISCUSSÃO

Deste a formulação da teoria da seleção natural, muito vem sido debatido sobre se a evolução fenotípica seria gradual ao longo do tempo ou rápida após a especiação (BOKMA, 2008) o que, conseqüentemente, deu impulso para o surgimento de importantes hipóteses. Por exemplo, a hipótese do equilíbrio pontuado (GOULD & ELDREDGE, 1977) prevê que muitas mudanças evolutivas ocorrem por eventos de especiação, o que pode levar a uma relação entre taxas de diversificação de espécies e mudanças morfológicas (RICKLEFS, 2006). Várias teorias de radiação adaptativa também supõem que os ancestrais generalistas deram origem a descendentes mais especializados que dividem recursos de maneira cada vez mais refinada à medida que o número de espécies aumenta (MAYR, 1982). De maneira geral, a expectativa é de que taxas de diversificação de espécies e mudanças evolutivas na morfologia estejam positivamente relacionadas, pois estas diferenças fenotípicas podem causar diferenças nas taxas de especiação ou extinção gerando padrões de riqueza de espécies dentro de determinado grupo (MCPEEK & BROWN, 2007). Deste modo, pode-se esperar encontrar dois padrões gerais: i) taxas de diversificação mais elevadas em clados com maior número de espécies, e ii) clados mais antigos apresentando maior número de espécies devido a maior disponibilidade de tempo para acumular espécies. Os resultados obtidos para formigas neste trabalho mostram divergências com os pressupostos anteriores. Quando correlacionada à taxa de diversificação e a riqueza dos gêneros (Figura 3j) a relação encontrada é fortemente significativa ($p < 0.01$). Entretanto, a correlação entre riqueza e idade dos gêneros (Figura 3i) não apresentou relação significativa ($p = 0.59$), o que pode representar uma evolução heterogênea nos gêneros.

Pie & Tschá (2009) mostraram em seu trabalho que a diversificação de Formicidae não está relacionada à ascensão das angiospermas e também testaram a correlação entre riqueza de espécies e idade dos gêneros, chegando a um resultado semelhante ao apresentado no presente trabalho. Os autores mostraram que existem fortes evidências de um sinal filogenético em padrões de diversificação, sugerindo a existência de uma herdabilidade do potencial de diversificação ao longo do tempo evolutivo, tanto para as taxas de especiação quanto para extinção. Isto significa que para formigas é possível interpretar que as taxas de cladogênese de

traços são hereditárias através de eventos de especiação, dependendo de características do próprio organismo (SAVOLAINEN et al. 2002).

Quando observado o comportamento dos dados morfológicos, é possível notar que as frequências do logarítmico de cada traço se distribuem em uma curva normal, o que significa que os desvios padrão encontram-se distribuídos de maneira relativamente simétrica ao redor da média. Sendo assim, é certo inferir que os traços morfológicos mensurados apresentam, em sua maioria, tamanhos médios parecidos (Figura 2). A partir do arranjo das espécies no morfoespaço também nota-se uma sobreposição de pontos no que se refere a tamanho e forma (Figura 3). Este resultado parece surpreendente para formigas, tendo em vista a inquestionável diversidade de morfologias entre os indivíduos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A literatura mostra que diferentes operárias de Formicidae possuem extensas adaptações morfológicas de acordo com suas necessidades ecológicas (BOURKE & FRANKS, 1995; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; HÖLLDOBLER, & WILSON, 2009), porém, através da análise a partir dos traços morfológicos utilizados neste trabalho, fica demonstrada uma forte coincidência em tamanho e forma de corpo entre formigas. Alguns estudos apontam que uma extensa convergência ecomorfológica pode ocorrer entre linhagens em que variação fenotípica favoreça os indivíduos de alguma maneira (HARMON 2003). Neste caso, a convergência de múltiplos traços refletiria a multidimensionalidade do próprio nicho (HARMON, 2005), ou seja, os organismos interagem com o ambiente através de muitas dimensões bióticas e abióticas (HUTCHINSON, 1957). Estudos posteriores incorporando mais traços morfológicos seriam interessantes para investigar de maneira mais refinada esta relação. Entretanto, também é importante ressaltar a diferença marcante no número de espécies em cada gênero da família (Anexo 1), o que pode influenciar a distribuição no morfoespaço. Espécies de um mesmo gênero tendem a ser mais semelhantes entre si e, deste modo, se agruparem em uma mesma região do espaço morfológico.

A relação entre variação fenotípica, aqui tratada como disparidade morfológica, com a diversificação e a idade dos gêneros, era esperada como já citado anteriormente. No entanto, os resultados obtidos não sustentam esta hipótese. Em seu trabalho com aves passeriformes, Ricklefs (2004) demonstra uma relação entre altas taxas de variações morfológicas em clados com maior número de

espécies, associando taxas de especiação a mudanças na morfologia. Em contrapartida, Adams et al. (2009) ao testar a correlação entre variação morfológica e taxas de diversificação em salamandras não encontraram valores significativos que justifiquem esta relação. No caso das formigas, todas as relações testadas tanto para tamanho (PC1) quanto para forma (PC2) mostram que estes traços não se relacionam com as idades dos gêneros e com as taxas de diversificação, do mesmo modo que estas não se relacionam de maneira significativa com as medidas de disparidade (Tabela 2). Os resultados aqui apresentados sugerem que as relações morfológicas em formigas não estão associadas às taxas de diversificação e nem mesmo a idade dos gêneros. Mas quais fatores poderiam estar ligados às diversas morfologias de Formicidae que não processos de especiação? De fato algumas características intrínsecas dos organismos favorecem uma maior diversidade de espécies, bem como uma maior diversidade de morfologias. Esta variação morfológica entre espécies corresponde diretamente à variação ecológica entre os indivíduos, em que cada traço entre morfologia e ecologia é correspondente (GOULD & ELDREDGE, 1977). Diferentes traços do organismo poderiam estar convergindo em resposta a diferentes aspectos do ambiente, agindo de forma independente (JACKMAN et al., 2009), em que o fenótipo seria adaptativo em resposta a diversos processos seletivos a que os organismos fossem sujeitos. Em princípio, a variância do fenótipo estaria sempre aumentando com o tempo, independentemente do mecanismo de mudança do fenótipo (SLATKIN, 1981), porque tanto o tempo quanto a especiação são mudanças estocásticas e o atual número de qualquer um dos eventos dentro de um clado terá sua variação particular de intervalo de tempo (RICKLEFS, 2006).

REFERÊNCIAS

ADAMS, D. C. et al. Are rates of species diversification correlated with rates of morphological evolution? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1668, p. 2729–2738, 2009.

AntCat. *An Online Catalog of the Ants of the World*. Disponível em:< <http://www.antcat.org/>>. Acesso em 16 de abril de 2015.

AntWeb v5.31.1. Disponível em:< <http://www.antweb.org/>>. Acesso em 10 de março de 2015.

BOKMA, F. Detection of ‘punctuated equilibrium’ by bayesian estimation of speciation and extinction rates, ancestral character states, and rates of anagenetic and cladogenetic evolution on a molecular phylogeny. **Evolution**, v. 62, n. 11, p. 2718–2726, 2008.

COLLAR, D. C.; O’ MEARA, B. C.; WAINWRIGHT, P. C.; NEAR, T. J. Piscivory limits diversification of feeding morphology in centrarchid fishes. **Evolution**, v. 63, n. 6, p. 1557-1573.

BOURKE, A. F. G. **Social evolution in ants**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1995.

FOOTE, M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. **Paleobiology**, v.19, n. 4, p. 403-419, 1993.

GORDON, D. **Ants At Work: How An Insect Society Is Organized**. [s.l.] Free Press, 1999.

GRIMALDI, D.; AGOSTI, D. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 25, p. 13678–13683, 2000.

HARMON, L. J. et al. **Convergence and the multidimensional niche**. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1554/04-038>>. Acesso em: 27 maio. 2015.

HARMON, L. J.; SCHULTE, J. A.; LARSON, A.; LOSOS, J. B. Tempo and Mode of Evolutionary Radiation in Iguanian Lizards. **Science**, v. 301, p. 961-964, 2003.

HÖLLDOBLER, B. **superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies**. New York: W.W. Norton & Company, 2009.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**, 1990.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Quant. Biol**, v. 22, n. 21, p. 415-427, 1957.

JACKMAN, T. R. et al. Phylogenetic Relationships and Tempo of Early Diversification in Anolis Lizards. **Systematic Biology**, v. 48, n. 2, p. 254–285, 1999.

JOLICOEUR, P. 193. Note: The Multivariate Generalization of the Allometry Equation. **Biometrics**, v. 19, n. 3, 1963.

KASPARI, M. **Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants**. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/bf00320507>>. Acesso em: 8 jun. 2015.

KASPARI, M.; WEISER, M. D. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, v. 13, n. 4, p. 530–538, 1999.

MAGALLÓN, S.; SANDERSON, M. J. ABSOLUTE DIVERSIFICATION RATES IN ANGIOSPERM CLADES. **Evolution**, v. 55, n. 9, 2001.

MARTINS, E. P. & HANSEN, T. F. Phylogenies and the Comparative Method: A General Approach to Incorporating Phylogenetic. **The American Naturalist**, v. 149, n. 04, p. 646-667, 1997.

MAYR, E. **Systematics and the origin of species**. New York: Columbia University Press, 1982.

MOREAU, C. S. et al. **Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms**. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.1124891>>. Acesso em: 8 jun. 2015.

OSTER, G. F.; WILSON, E. O. **Caste and Ecology in the Social Insects. (MPB-12) (Monographs in Population Biology)**. [s.l.] Princeton University Press, 1979.

PIE, M. R.; TSCHÁ, M. K. The macroevolutionary dynamics of ant diversification. **Evolution**, v. 63, n. 11, p. 3023–3030, 2009.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-00051 07-0, 2012. URL <http://www.R-project.org/>. Acesso em 03 de maio de 2015.

RASBAND, W. S., ImageJ 1997-2014, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <<http://imagej.nih.gov/ij/>>. Acesso em 07 de novembro de 2012.

RICKLEFS, R. Time, Species, and the Generation of Trait Variance in Clades. **Systematic Biology**, v. 55, n. 1, p. 151–159, 2006.

RICKLEFS, R. E. Cladogenesis and morphological diversification in passerine birds. **Nature**, v. 430, n. 6997, p. 338–341, 2004.

SAVOLAINEN, V. et al. Is Cladogenesis Heritable? **Syst. Biol.**, v. 51, n. 6, p. 835–843, 2002.

SILVA, R. R.; BRANDÃO, C. R. F. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 1, p. 107–124, 2010.

SLATKIN, M. A diffusion model of species selection. **Paleobiology**, v. 7, p. 421-425, 1981.

STACKLIES, W.; REDESTIG, H.; SCHOLZ, M.; WALTHER, D.; SELBIG, J. pcaMethods – a Bioconductor package providing PCA methods for incomplete data. **Bioinformatics**, v. 23, p. 1164-1167, 2007.

WILSON, E. O. The Origin and Evolution of Polymorphism in Ants. **The Quarterly Review of Biology**, v. 28, n. 2, 1953.

WILSON, E. O.; HOLLOBLER, B. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 21, p. 7411–7414, 2005.

ZELDITCH, M. L. et al. Relationships of diversity, disparity, and their evolutionary rates in squirrels (Sciuridae). **Evolution**, v. 69, n. 5, p. 1284–1300, 2015.

APÊNDICES



Apêndice 1. Imagem da vista frontal de *Megalomymex longinoi* obtida de antweb.org. Fotógrafo Brendon Boudinot.



Apêndice 2. Imagem da vista lateral de *Megalomymex longinoi* obtida de antweb.org. Fotógrafo Brendon Boudinot.



Apêndice 3. Imagem da vista superior de *Megalomymex longinoi* obtida de antweb.org. Fotografia Brendon Boudinot.



Apêndice 4. Imagem da etiqueta de identificação de *Megalomymex longinoi* obtida de antweb.org. Fotografia Brendon Boudinot.

ANEXO

Anexo 1. Tabela geral com informações adicionais.

Gêneros	Número de espécies medidas	Riqueza do gênero	MDP PC1	MDP PC2	MDP PC3	SDQ PC1	SDQ PC2	SDQ PC3	Idades dos gêneros	Taxa de diversificação (ext=0.00)	Taxa de diversificação (ext=0.45)	Taxa de diversificação (ext=0.90)
<i>Acropyga</i>	19	40	0.46	0.08	0.08	0.36	0.01	0.02	64.95	0.05	0.04	0.02
<i>Adetomyrma</i>	3	9	0.62	0.08	0.27	0.47	0.01	0.08	83.91	0.02	0.02	0.01
<i>Aenictus</i>	23	180	0.48	0.10	0.12	0.35	0.02	0.03	79.73	0.06	0.05	0.04
<i>Amblyopone</i>	15	8	0.77	0.19	0.09	0.84	0.08	0.01	64.22	0.02	0.02	0.01
<i>Anochetus</i>	28	114	0.46	0.17	0.09	0.32	0.05	0.03	77.13	0.05	0.05	0.03
<i>Anonychomyrma</i>	11	26	0.59	0.07	0.04	0.57	0.01	0.00	62.63	0.04	0.04	0.02
<i>Anoplolepis</i>	4	9	0.69	0.26	0.02	0.57	0.09	0.00	120.93	0.01	0.01	0.00
<i>Aphaenogaster</i>	9	182	0.37	0.10	0.07	0.21	0.01	0.01	97.10	0.05	0.04	0.03
<i>Apterostigma</i>	20	45	0.39	0.11	0.13	0.23	0.02	0.06	44.51	0.07	0.07	0.04
<i>Atopomyrmex</i>	3	3	0.53	0.05	0.08	0.34	0.00	0.01	43.40	0.01	0.01	0.00
<i>Atta</i>	13	17	0.80	0.09	0.12	1.05	0.01	0.02	75.73	0.03	0.03	0.01
<i>Azteca</i>	31	84	0.49	0.10	0.05	0.36	0.02	0.00	75.14	0.05	0.05	0.03
<i>Bothriomyrmex</i>	7	23	0.15	0.11	0.03	0.03	0.02	0.00	87.42	0.03	0.03	0.01
<i>Brachymyrmex</i>	16	44	0.46	0.11	0.06	0.36	0.02	0.00	62.63	0.05	0.05	0.03
<i>Calyptomyrmex</i>	24	37	0.40	0.08	0.07	0.25	0.01	0.01	23.97	0.12	0.11	0.06
<i>Camponotus</i>	322	1098	0.78	0.19	0.15	0.94	0.07	0.04	40.22	0.16	0.15	0.12
<i>Cardiocondyla</i>	30	69	0.34	0.16	0.13	0.17	0.08	0.04	81.95	0.04	0.04	0.02
<i>Carebara</i>	20	200	0.60	0.10	0.06	0.57	0.02	0.01	119.95	0.04	0.04	0.02
<i>Cataglyphis</i>	41	89	0.60	0.10	0.06	0.57	0.01	0.01	76.40	0.05	0.05	0.03

<i>Cataulacus</i>	30	65	0.62	0.13	0.07	0.58	0.03	0.01	44.51	0.08	0.07	0.04
<i>Centromyrmex</i>	16	15	0.65	0.20	0.26	0.62	0.07	0.14	83.91	0.02	0.02	0.01
<i>Cephalotes</i>	30	118	0.63	0.16	0.18	0.60	0.05	0.06	63.83	0.06	0.06	0.04
<i>Cerapachys</i>	20	156	0.60	0.09	0.11	0.53	0.02	0.04	72.80	0.06	0.06	0.04
<i>Colobostruma</i>	12	16	0.57	0.16	0.15	0.51	0.04	0.04	65.50	0.03	0.03	0.01
<i>Crematogaster</i>	20	487	0.49	0.14	0.07	0.39	0.07	0.01	65.50	0.08	0.08	0.06
<i>Cryptopone</i>	10	24	0.71	0.09	0.04	0.71	0.01	0.00	46.74	0.05	0.05	0.02
<i>Cyphomyrmex</i>	25	39	0.33	0.14	0.09	0.17	0.06	0.01	75.73	0.04	0.04	0.02
<i>Diacamma</i>	16	24	0.18	0.12	0.14	0.05	0.03	0.07	73.61	0.03	0.03	0.02
<i>Dilobocondyla</i>	7	19	0.31	0.07	0.11	0.13	0.01	0.02	65.83	0.03	0.03	0.01
<i>Dinoponera</i>	5	8	0.46	0.35	0.33	0.38	0.17	0.18	40.19	0.03	0.03	0.01
<i>Discothyrea</i>	17	34	0.64	0.21	0.20	0.59	0.09	0.17	84.93	0.03	0.03	0.02
<i>Dolichoderus</i>	57	131	0.62	0.19	0.16	0.58	0.07	0.06	50.63	0.08	0.08	0.05
<i>Dorylus</i>	14	60	0.88	0.14	0.14	1.11	0.03	0.03	114.11	0.03	0.03	0.02
<i>Dorymyrmex</i>	33	60	0.40	0.12	0.09	0.27	0.03	0.02	30.63	0.11	0.10	0.06
<i>Eciton</i>	10	12	0.69	0.15	0.19	0.70	0.03	0.05	40.43	0.04	0.04	0.02
<i>Ectatomma</i>	12	15	0.51	0.11	0.12	0.38	0.02	0.03	123.01	0.02	0.01	0.01
<i>Euprenolepis</i>	8	8	0.25	0.14	0.19	0.12	0.04	0.06	34.24	0.04	0.04	0.01
<i>Eurhopalothrix</i>	30	53	0.52	0.15	0.06	0.47	0.07	0.01	75.32	0.04	0.04	0.02
<i>Eutetramorium</i>	3	3	1.41	0.14	0.18	2.28	0.02	0.04	76.09	0.01	0.00	0.00
<i>Forelius</i>	10	18	0.64	0.06	0.05	0.57	0.01	0.00	82.01	0.03	0.02	0.01
<i>Formica</i>	136	175	0.30	0.09	0.08	0.16	0.01	0.01	69.02	0.06	0.06	0.04
<i>Formicoxenus</i>	6	7	0.12	0.04	0.08	0.02	0.00	0.01	55.12	0.02	0.02	0.01
<i>Gnamptogenys</i>	82	137	0.64	0.12	0.11	0.65	0.03	0.02	74.59	0.06	0.05	0.04
<i>Goniomma</i>	4	8	0.30	0.22	0.38	0.11	0.06	0.25	52.55	0.03	0.02	0.01

<i>Heteroponera</i>	12	19	0.79	0.24	0.15	0.97	0.11	0.05	87.37	0.03	0.02	0.01
<i>Hypoponera</i>	20	148	0.49	0.18	0.18	0.35	0.07	0.15	71.93	0.06	0.06	0.04
<i>Iridomyrmex</i>	42	79	0.74	0.13	0.10	0.87	0.03	0.02	112.50	0.03	0.03	0.02
<i>Labidus</i>	4	7	0.91	0.14	0.15	1.04	0.03	0.03	85.63	0.01	0.01	0.00
<i>Lasius</i>	33	111	0.45	0.12	0.12	0.30	0.03	0.05	68.80	0.06	0.06	0.04
<i>Leptanilla</i>	17	44	0.48	0.17	0.07	0.33	0.10	0.01	46.82	0.07	0.06	0.03
<i>Leptanilloides</i>	9	12	0.78	0.08	0.06	0.91	0.01	0.01	56.24	0.03	0.03	0.01
<i>Leptogenys</i>	20	307	0.65	0.11	0.11	0.62	0.02	0.02	74.70	0.07	0.06	0.05
<i>Leptomymex</i>	25	27	0.68	0.28	0.11	0.74	0.21	0.02	52.07	0.05	0.05	0.02
<i>Leptothorax</i>	11	19	0.36	0.16	0.25	0.20	0.09	0.24	70.61	0.03	0.03	0.01
<i>Linepithema</i>	6	20	0.33	0.08	0.08	0.16	0.01	0.01	73.59	0.03	0.03	0.01
<i>Liometopum</i>	3	8	0.49	0.03	0.02	0.33	0.00	0.00	70.61	0.02	0.02	0.01
<i>Lophomyrmex</i>	11	12	0.22	0.09	0.10	0.07	0.02	0.04	68.80	0.03	0.02	0.01
<i>Mayriella</i>	5	9	0.17	0.08	0.11	0.04	0.01	0.02	43.36	0.03	0.03	0.01
<i>Megalomyrmex</i>	30	44	0.94	0.11	0.14	1.33	0.02	0.07	79.78	0.04	0.04	0.02
<i>Melissotarsus</i>	4	4	0.17	0.09	0.01	0.04	0.01	0.00	90.97	0.01	0.01	0.00
<i>Melophorus</i>	12	23	0.89	0.22	0.14	1.20	0.11	0.04	74.70	0.03	0.03	0.01
<i>Meranoplus</i>	30	88	0.70	0.08	0.18	0.76	0.01	0.13	46.94	0.08	0.08	0.05
<i>Messor</i>	30	112	0.57	0.12	0.12	0.51	0.03	0.04	63.43	0.06	0.06	0.04
<i>Monomorium</i>	30	351	0.83	0.14	0.11	1.02	0.07	0.04	51.94	0.10	0.10	0.07
<i>Myopias</i>	22	39	0.62	0.12	0.10	0.60	0.03	0.03	90.19	0.03	0.03	0.02
<i>Myrmecia</i>	45	91	0.62	0.15	0.11	0.59	0.05	0.02	98.25	0.04	0.04	0.02
<i>Myrmecocystus</i>	27	29	0.66	0.22	0.12	0.67	0.10	0.04	83.55	0.03	0.03	0.02
<i>Myrmecorhynchus</i>	4	5	0.33	0.05	0.05	0.15	0.00	0.00	23.97	0.04	0.03	0.01
<i>Myrmelachista</i>	29	56	0.55	0.07	0.06	0.44	0.01	0.01	73.61	0.05	0.04	0.02

<i>Myrmica</i>	29	198	0.34	0.09	0.10	0.19	0.01	0.04	83.87	0.05	0.05	0.04
<i>Myrmecaria</i>	25	32	0.39	0.17	0.14	0.22	0.06	0.06	40.43	0.07	0.06	0.03
<i>Myrmoteras</i>	19	39	0.29	0.13	0.13	0.14	0.05	0.07	40.22	0.07	0.07	0.04
<i>Mystrium</i>	10	14	0.54	0.15	0.08	0.44	0.06	0.01	112.50	0.02	0.02	0.01
<i>Neivamyrmex</i>	55	127	0.72	0.16	0.15	0.82	0.08	0.05	66.94	0.06	0.06	0.04
<i>Notonchus</i>	6	6	0.60	0.08	0.07	0.49	0.01	0.01	90.05	0.01	0.01	0.00
<i>Ochetellus</i>	3	7	0.27	0.03	0.01	0.08	0.00	0.00	30.63	0.04	0.04	0.01
<i>Ocymyrmex</i>	30	37	0.42	0.10	0.05	0.27	0.03	0.00	71.93	0.04	0.04	0.02
<i>Onychomyrmex</i>	3	3	0.65	0.58	0.12	0.56	0.51	0.02	81.94	0.00	0.00	0.00
<i>Opisthopsis</i>	9	13	0.19	0.06	0.04	0.05	0.01	0.00	40.37	0.05	0.04	0.02
<i>Oxyopomyrmex</i>	5	9	0.11	0.02	0.07	0.02	0.00	0.01	90.97	0.02	0.01	0.01
<i>Pachycondyla</i>	30	55	0.78	0.09	0.07	0.91	0.01	0.01	34.24	0.10	0.09	0.05
<i>Pheidole</i>	19	1007	0.51	0.14	0.15	0.39	0.03	0.07	66.94	0.09	0.09	0.07
<i>Pheidologeton</i>	10	32	0.77	0.11	0.08	0.83	0.02	0.01	67.03	0.04	0.04	0.02
<i>Philidris</i>	6	9	0.76	0.10	0.19	0.78	0.01	0.06	55.12	0.03	0.02	0.01
<i>Plagiolepis</i>	30	61	0.46	0.14	0.08	0.37	0.07	0.01	83.87	0.04	0.04	0.02
<i>Platythyrea</i>	30	39	0.62	0.21	0.13	0.57	0.10	0.04	50.63	0.06	0.05	0.03
<i>Podomyrma</i>	20	51	0.69	0.10	0.07	0.71	0.02	0.01	85.78	0.04	0.04	0.02
<i>Pogonomyrmex</i>	15	68	0.41	0.13	0.08	0.25	0.04	0.01	54.41	0.06	0.06	0.04
<i>Polyergus</i>	5	14	0.31	0.12	0.03	0.12	0.03	0.00	92.06	0.02	0.02	0.01
<i>Polyrhachis</i>	20	694	0.41	0.28	0.17	0.26	0.13	0.06	51.94	0.11	0.11	0.08
<i>Prionopelta</i>	2	15	0.47	0.18	0.33	0.22	0.03	0.11	63.43	0.03	0.03	0.01
<i>Probolomyrmex</i>	14	26	0.23	0.11	0.12	0.08	0.02	0.04	64.22	0.04	0.04	0.02
<i>Proceratium</i>	30	77	0.44	0.06	0.06	0.31	0.01	0.01	79.78	0.05	0.04	0.03
<i>Procryptocerus</i>	29	45	0.51	0.24	0.20	0.41	0.13	0.15	68.90	0.05	0.04	0.02

<i>Proformica</i>	14	25	0.57	0.19	0.18	0.49	0.05	0.08	80.88	0.03	0.03	0.01
<i>Prolasius</i>	8	19	0.25	0.14	0.10	0.09	0.03	0.01	85.63	0.03	0.02	0.01
<i>Protanilla</i>	2	7	0.10	0.04	0.04	0.01	0.00	0.00	40.37	0.03	0.03	0.01
<i>Pseudolasius</i>	15	47	0.75	0.11	0.07	0.82	0.02	0.01	54.41	0.06	0.05	0.03
<i>Pseudomyrmex</i>	30	134	0.71	0.19	0.07	0.76	0.08	0.01	77.94	0.05	0.05	0.03
<i>Rhopalomastix</i>	2	6	0.38	0.02	0.07	0.14	0.00	0.00	46.74	0.02	0.02	0.01
<i>Rhytidoponera</i>	77	105	0.61	0.10	0.07	0.56	0.02	0.01	105.90	0.04	0.04	0.02
<i>Sericomyrmex</i>	10	69	0.38	0.07	0.05	0.21	0.01	0.00	72.80	0.05	0.05	0.03
<i>Solenopsis</i>	28	196	0.72	0.22	0.13	0.87	0.15	0.06	83.34	0.06	0.05	0.04
<i>Sphinctomyrmex</i>	18	24	0.67	0.07	0.06	0.68	0.01	0.01	74.59	0.03	0.03	0.02
<i>Stenamma</i>	29	84	0.35	0.06	0.04	0.19	0.01	0.00	83.96	0.04	0.04	0.03
<i>Stigmacros</i>	8	49	0.48	0.13	0.21	0.34	0.02	0.08	40.19	0.08	0.07	0.04
<i>Strumigenys</i>	33	836	0.40	0.20	0.14	0.25	0.08	0.04	80.88	0.07	0.07	0.05
<i>Tapinoma</i>	28	68	0.68	0.17	0.19	0.72	0.06	0.10	68.43	0.05	0.05	0.03
<i>Technomyrmex</i>	55	94	0.39	0.14	0.09	0.23	0.03	0.02	68.90	0.06	0.05	0.03
<i>Terataner</i>	10	12	0.50	0.11	0.09	0.36	0.03	0.01	49.41	0.04	0.03	0.01
<i>Tetramorium</i>	31	560	0.55	0.09	0.09	0.44	0.02	0.02	76.09	0.07	0.07	0.05
<i>Trachymyrmex</i>	28	47	0.33	0.09	0.07	0.17	0.01	0.01	50.68	0.06	0.06	0.03
<i>Tranopelta</i>	2	12	0.36	0.07	0.01	0.13	0.00	0.00	43.40	0.04	0.04	0.02
<i>Typhlomyrmex</i>	2	7	1.10	0.01	0.18	1.22	0.00	0.03	89.12	0.01	0.01	0.00
<i>Vollenhovia</i>	26	59	0.64	0.11	0.12	0.64	0.02	0.03	73.59	0.05	0.04	0.03
<i>Xenomyrmex</i>	4	3	0.25	0.07	0.07	0.10	0.01	0.01	117.57	0.00	0.00	0.00
