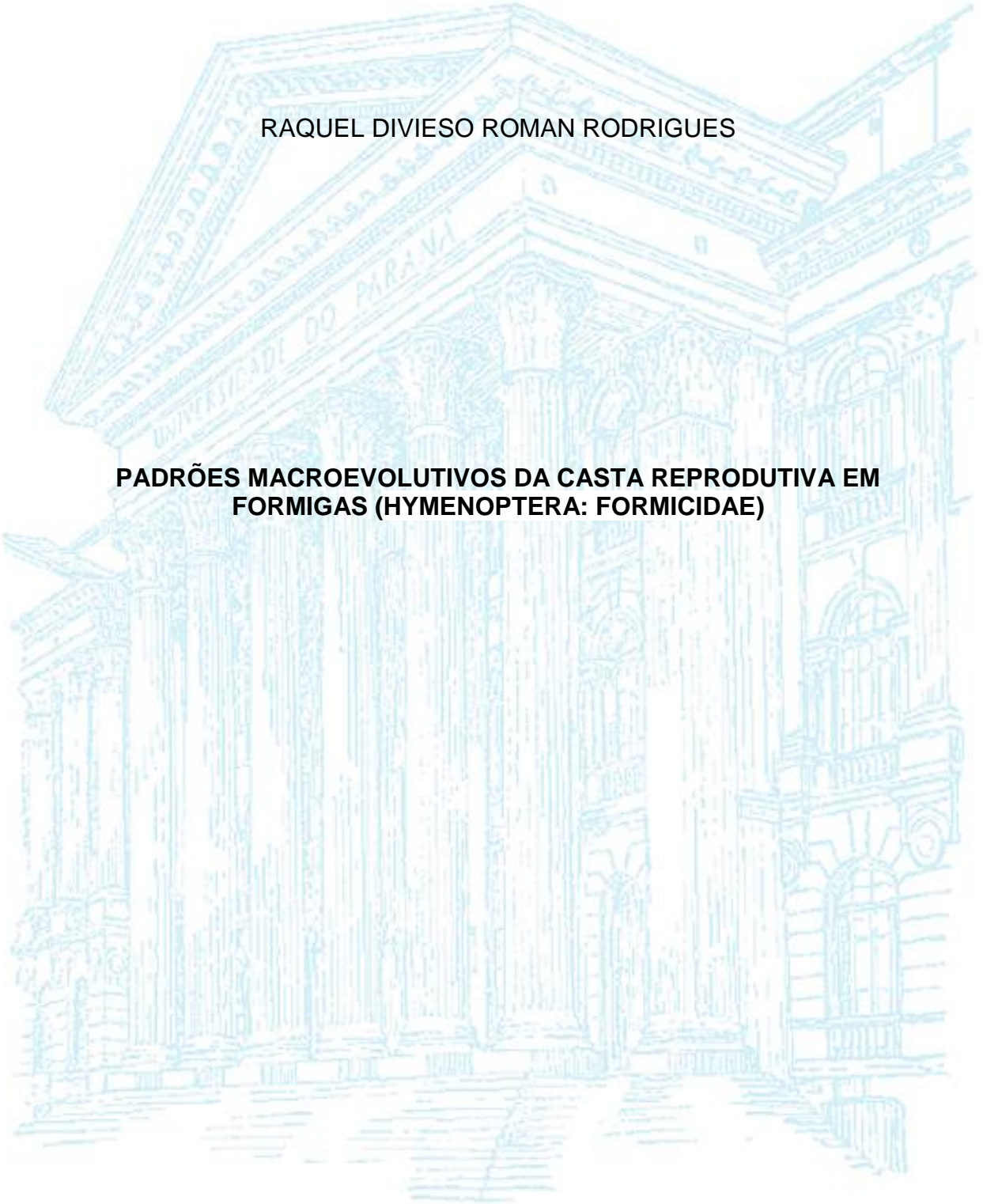


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

RAQUEL DIVIESO ROMAN RODRIGUES

**PADRÕES MACROEVOLUTIVOS DA CASTA REPRODUTIVA EM
FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**



Curitiba
2016

RAQUEL DIVIESO ROMAN RODRIGUES

**PADRÕES MACROEVOLUTIVOS DA CASTA REPRODUTIVA EM
FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

Monografia apresentada à disciplina Estágio Curricular em Biologia como requisito parcial à conclusão do Curso de Bacharel em Ciências Biológicas, no Departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

Curitiba

2016

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus, por ser a força que me guia.

Agradeço aos meus pais Almira e José por me apoiarem em todas as minhas escolhas e por seu amor incondicional. A minha irmã Ester por compartilhar comigo tantas coisas ao longo desses anos, ao meu irmão Daniel pelas risadas e momentos únicos que passamos juntos. E a toda família Divieso agradeço pelo incentivo particular de cada um, principalmente aos meus primos que foram essenciais nessa caminhada.

Aos melhores amigos que alguém poderia ter: à Evelize, pela sua atenção e por sempre estar por perto, à Amanda pela parceria e por tudo compartilhado até o final. Ao Lucas Enes, pelos desabafos divididos e por me lembrar constantemente dos prazos, documentos, etc (sem sua ajuda tudo teria sido mais difícil). Ao Breno, Hanna, Lorena, Allyfer, por serem amigos tão divertidos, que fizeram esses cinco anos passarem como um. Ao Wash, por sempre aturar eu e a Eve falando pelos cotovelos. Ao Lucas Roberto por todo conhecimento compartilhado. E ao Jhonatan Froeder, pela amizade de longa data, com quem comecei todo esse sonho de ser bióloga, obrigada por ter despertado em mim a curiosidade e a vontade de explorar o desconhecido.

Agradeço ao meu grande amigo William, por nossas infinitas conversas, por todo seu incentivo, carinho e por ter sido, mesmo de longe, minha companhia nos momentos bons e superado comigo os momentos ruins ao longo desses anos.

A todo pessoal do FeitosaLab agradeço por me mostrarem a cada dia um pouquinho mais sobre esse maravilhoso mundo das formigas! Em especial ao Weslly e ao Mayron pelo encorajamento diário, pela ajuda e por fazerem desse último ano mais divertido.

Agradeço a todo o PieLab: Patrícia, Ricardo, Andreas, André e Júnyor sempre dispostos a ajudar no que for preciso e a escutar minhas infindáveis histórias. Meu muito obrigado ao meu orientador Marcio, pela sua paciência e

suporte na realização deste trabalho, por sempre compartilhar seu conhecimento e por ser o exemplo de profissional que quero seguir.

Agradeço ao Professor Rodrigo Feitosa, por acompanhar de perto todo o desenvolvimento desta pesquisa, com observações e conselhos desde o início. E agradeço muitíssimo, juntamente ao Professor John Latkke, por serem membros da banca avaliadora deste trabalho.

Dedico este trabalho ao meu amado tio Aldo, seus conselhos, risadas e palavras amigas estarão permanentemente comigo. Sei que se estivesse aqui sentaria e me escutaria falando sobre formigas por horas. Seguirei sempre o seu exemplo de professor e de ser humano.

“A verdadeira viagem de descobrimento não consiste em procurar novas paisagens, mas em ter novos olhos.”

Marcel Proust

RESUMO

As formigas são insetos sociais que apresentam uma grande diversidade de espécies, ecologias e histórias de vida. A diferenciação dos indivíduos em castas permite uma divisão de trabalhos que culmina em uma boa manutenção da colônia. A casta reprodutiva, foco deste trabalho, compreende os machos e também as fêmeas férteis que são chamadas rainhas. Estes indivíduos são geralmente alados e responsáveis exclusivos pela reprodução. As diferenças de tamanho dentro na casta reprodutiva podem variar consideravelmente entre espécies. O dimorfismo sexual de tamanho ou “*sexual size dimorphism*” (SSD), é uma variável muito estudada em diversos grupos de animais. Análises alométricas permitem a observação e estudo de padrões de dimorfismo sexual que podem ocorrer entre ou dentro de determinados grupos. Utilizando sete medidas corporais de machos e rainhas de diversas espécies de formigas, este trabalho teve como objetivo aplicar análises alométricas e de reconstrução de caracteres ancestrais para melhor compreender a história evolutiva do grupo no que diz respeito a sua morfologia. Os resultados apontaram que na família Formicidae, ao longo do gradiente de tamanho das espécies comparadas, existe uma alometria negativa do macho em relação à rainha. As taxas evolutivas calculadas apontam que as rainhas sofreram pressões seletivas diferenciadas que acarretaram numa evolução mais rápida para os caracteres morfológicos analisados. São discutidos, portanto, os processos que podem estar conduzindo esta evolução característica do grupo, que incluem uma relação com a biologia de cada sexo, na qual uma evolução mais rápida no tamanho da rainha pode estar relacionada com seu tempo de vida e quantidade de funções na colônia.

Palavras-chave: Morfologia, dimorfismo sexual de tamanho, alometria.

ABSTRACT

Ants are a social insect that shows a great diversity of species, ecologies and life histories. The differentiation of individuals into castes allows a division of labor that results in a good maintenance of the colony. The reproductive caste, focus of this work, comprises the males and the fertile females who are called queens. These individuals are usually winged and the only responsible for reproduction. Differences in size within the reproductive caste can vary considerably between species. The "sexual size dimorphism" (SSD) is a widely studied variable in several animal groups. Allometric analyzes allow the observation and study of patterns of sexual dimorphism that may occur between or within certain groups. Using seven body measurements of males and queens of different species of ants, this work aimed to apply allometric and reconstruction of ancestral characters to better understand the evolutionary history of the group with respect to its morphology. The results indicate that within the Formicidae family, along the gradient of size among the species compared, there is a negative allometry of the male in relation to the queen. The calculated evolutionary rates indicate that the queens passed through different selective pressures, which led to a faster evolution for the analyzed morphological characters. They are discussed the processes that may be leading the evolution of the group, referring to a relation with the biology of each sex, where a faster evolution of the size of the queen may be related to their life time and their number of functions in the colony.

Keywords: Morphology, sexual size dimorphism, allometry.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURA 1 - MEDIDAS MORFOLÓGICAS OBTIDAS PARA CADA ESPÉCIE AMOSTRADA	18
FIGURA 2 - FREQUÊNCIAS DOS VALORES DO ÍNDICE DE DIMORFISMO SEXUAL.....	22
FIGURA 3 - RELAÇÃO DA MEDIDA DO COMPRIMENTO DO MESOSSOMAL COM O ÍNDICE DE DIMORFISMO SEXUAL DE CADA SEXO ENTRE ASESPÉCIES.....	23
FIGURA 4 - CORRELAÇÕES DO LOGARITMO DE CADA MEDIDA OBTIDA ENTRE RAINHAS E MACHOS.....	26

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – VALORES ESTATÍSTICOS DAS MEDIDAS ANALISADAS.....20

TABELA 2 – VALORES DE CORRELAÇÃO ENTRE O COMPRIMENTO DO MESOSSOMA E O IDS.....23

TABELA 3 – RAZÃO ENTRE AS TAXAS DE EVOLUÇÃO CALCULADAS PARA CADA CARACTERÍSTICA ENTRE MACHOS E RAINHAS.....30

Sumário

1. INTRODUÇÃO	12
2. REVISÃO DA LITERATURA	13
3. MATERIAIS E MÉTODOS	17
3.1 Amostragem.....	17
3.2 Filogenia	17
3.3 Análises	18
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
4.1 Análises Estatísticas	19
4.2 Índice de Dimorfismo Sexual	20
4.3 Relação do IDS com o tamanho de corpo	21
4.4 Alometria sexual Intraespecífica	25
4.5 Taxas de Evolução.....	29
5. CONCLUSÃO	31
REFERÊNCIAS.....	31
APÊNDICES	34

1. INTRODUÇÃO

As formigas são seres sociais pertencentes à família Formicidae e, na ordem Hymenoptera, é a que apresenta maior número de espécies. São cerca de 13 mil espécies descritas que se distribuem por todo o globo, exceto nos polos (Agosti & Johnson, 2009). A divisão em castas proporcionada por morfologias diferenciadas entre os organismos de uma mesma espécie, atreladas a uma divisão de trabalho, promove uma eficiente manutenção da colônia, o que pode estar diretamente relacionado ao sucesso evolutivo do grupo. A principal divisão ocorre entre a casta operária e a reprodutiva. A casta operária, constituída por fêmeas estéreis, desenvolve múltiplas funções como forrageamento, defesa do ninho e cuidado com as larvas. Na casta operária pode haver também diferentes morfologias entre os indivíduos, de acordo com as funções específicas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A casta reprodutiva, foco deste trabalho, compreende as fêmeas férteis, também chamadas rainhas, e os machos, ambos alados e com morfologias distintas entre si e entre as operárias. Os machos e as rainhas são responsáveis exclusivos pela reprodução de novos organismos de uma colônia (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990)..

Da mesma forma que em outros Hymenoptera, a diferenciação de sexo em formigas ocorre da pelo mecanismo haplo-diploide, sendo os machos haploides, produzidos por ovos não fertilizados, gerados por partenogênese e as fêmeas diploides, decorrentes de fertilização (BERKELHAMER, 1983). As rainhas se diferenciam das operárias através do recebimento de uma quantidade especial de alimento ainda na fase inicial de larva (WILSON, 1953). Entre as castas, diferenças de características, tamanho de corpo e forma, são evidentes na maioria das espécies. As fêmeas reprodutivamente ativas, porém ainda não fecundadas, possuem asas que logo após o voo para cópula são perdidas. Os machos, também alados, morrem logo após copular. A casta alada, comparada às operárias, possui, geralmente, maior tamanho de mesotórax em relação ao tamanho total, uma vez que o corpo deve oferecer consistência às asas para o voo. Na casta reprodutiva, os sexos podem apresentar variados níveis de diferenciação morfológica. Normalmente os machos são ligeiramente menores e as diferenças mais marcantes estão

principalmente nas antenas, onde o primeiro segmento, o escapo, se apresenta diminuído nos machos assim como o tamanho da cabeça, destacando o grande tamanho dos olhos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

O tamanho de corpo é uma variável significativamente importante no que diz respeito a análises comparativas, por ser uma característica marcante de todos os organismos. As diferenças de tamanho entre os sexos são variáveis consideravelmente importantes em análises morfológicas na maioria dos grupos animais. A partir de estudos sobre o tamanho e forma do corpo é possível compreender mais sobre funções fisiológicas dos indivíduos bem como sua ecologia, estrutura e dinâmica de comunidades (CHOWN & GASTON, 2011; GOUWS, 2011). Em conjunto, o conhecimento sobre as mudanças de tamanho de corpo através do tempo e estudos de frequências de distribuição dos organismos permitem responder muito da história evolutiva dos grupos.

O trabalho proposto tem como objetivo estudar a variação do tamanho de estruturas corporais da casta reprodutiva de diversas espécies de formigas, utilizando, entre outras análises, testes de alometria e as taxas de evolução para cada sexo. As análises foram feitas, a partir das medidas corporais coletadas, a fim de fornecer explicações sobre a evolução dos diferentes tamanhos e do dimorfismo sexual dentro da casta reprodutiva. Estes resultados foram relacionados com o comportamento de cada sexo em diferentes espécies e gêneros, a fim de se compreender melhor este conjunto intrínseco da evolução morfológica e comportamental dentro da família.

2. REVISÃO DA LITERATURA

Estudos embasados nas diferenças de tamanhos corporais nos grupos animais são desenvolvidos desde muito tempo e utilizados para diversas inferências sobre funções fisiológicas com implicações na ecologia e, principalmente, como característica comparativa entre indivíduos e populações. Grandes cientistas como Charles Darwin observaram e procuraram compreender as variações de tamanho dos organismos e suas consequências (DARWIN, 1859). O tamanho de corpo se apresenta relacionado diretamente com a biologia do organismo, sua área de ocupação, tempo de vida e taxas de

metabolismo e reprodução (PETERS, 1983; BROWN, 2000). Também são cada vez mais importantes estudos que demonstram a influência das variações morfológicas no tamanho dos organismos, na estrutura e dinâmica de comunidades (CHOWN & GASTON, 2010).

Um padrão de mudança gradual, denominado variação clinal, em uma ou várias características de grupos de organismos normalmente relacionado a transições ambientais ou geográficas, consegue trazer importantes deduções sobre a evolução e ecologia dos indivíduos (HUXLEY 1938, FUTUYMA 2010). Um exemplo clássico é a regra de Bergman, um grande marco nas pesquisas de tamanho e forma de corpo, que embasou novos estudos e instigou muitas outras observações na área da macroevolução. Alguns trabalhos, como os realizados por Peeters (1983) Calder e Nielsen (1984), foram primordiais na inclusão de diversos grupos de vertebrados e também invertebrados nas pesquisas sobre padrões alométricos e implicações de tamanho e forma para diferenciados grupos. Em animais sociais, o tamanho do corpo afeta as interações sociais e, muitas vezes, se relaciona com variações no sistema de reprodução e estrutura social (BOURKE & FRANKS, 1995).

Desde algumas décadas, estudos sobre alometria vêm ajudando na compreensão do dimorfismo sexual de tamanho em diferentes linhagens. Fairbairn (1997) utiliza representantes de variados grupos de animais para estimar a alometria dos sexos entre espécies. Em insetos, os trabalhos sobre tamanho de corpo são efetuados feitos normalmente, dentro ou entre pequenos grupos, portanto, apesar da grande abundância, as pesquisas em relações alométricas considerando tamanho e forma de diversos grupos de insetos ainda são escassas. Huxley (1932) e Wilson (1953) trouxeram informações importantes para o grupo em diversas áreas, inclusive no contexto evolutivo de tamanho de corpo. Stern e Emlen (1999) produziram pesquisas com uma abordagem muito interessante sobre fatores alométricos e suas bases de desenvolvimento nos insetos.

Segundo Fairbairn (1997) uma alometria pode ser caracterizada por diferenças das proporções em relação a mudanças na magnitude total de um organismo. Wilson (1953), em seu trabalho sobre a origem e evolução da condição polimórfica em formigas, traz um conteúdo abrangente e revolucionário sobre o grupo, utilizando observações na morfologia e

analisando padrões alométricos entre espécies de diversos gêneros como *Camponotus*, *Formica*, *Megaponera* e *Solenopsis*. Neste mesmo trabalho o autor apresenta teorias importantes no que diz respeito à definição das castas e sobre o dimorfismo sexual entre os indivíduos.

Tanto a direção quanto a magnitude do dimorfismo sexual de tamanho podem variar consideravelmente (BROWN *et al.* 2013). No entanto, ainda são incertos os fatores e processos que desencadeiam estas diferenças de plasticidade de tamanho de corpo entre os sexos. Bernhard Rensch (1950) descreveu uma tendência existente entre mamíferos e aves de que há maior dimorfismo sexual em espécies cujo tamanho do corpo dos machos é maior do que o das fêmeas, ao passo que o dimorfismo sexual diminui naquelas espécies em que as fêmeas são maiores do que dos machos (FAIRBAIRN 2007, FAIRBAIRN, BLANCKENHORN E SZÉKELY 2007). Utilizando análises alométricas, Feener (2009), através de medidas corporais (largura da cabeça e comprimento do mesossoma) de 105 espécies de formigas do gênero *Pheidole*, encontrou uma alometria positiva no dimorfismo para a casta operária no grupo. Suas análises demonstraram que operárias maiores, em relação às operárias menores, apresentam maior tamanho da cabeça em espécies com tamanho corporal maior.

Mesmo alguns trabalhos sendo muito específicos, estes nos dão bases para compreender como se deu a evolução dos diferentes graus de dimorfismo entre as castas e entre indivíduos de uma mesma espécie, que observamos hoje. Estas observações nos dão noção do tempo e possibilidade de comparação entre espécies mais aparentadas segundo a filogenia do grupo. O trabalho de Peters e Molet (2010) demonstra padrões basais de polimorfismo limitado entre as rainhas em relação as operárias, utilizando a espécie *Amblyopone australis*.

Algumas análises em um conjunto de metodologias propostas por Feener (2009) geraram observações importantes sobre padrões alométricos positivos entre formas polimórficas da casta operária em *Pheidole*. Muitas destas análises que envolvem modelos filogenéticos são aplicáveis em estudos sobre índices de dimorfismo sexual (LOVICH & GIBBONS, 1992) muito utilizados para testar a regra de Rensch em diferentes grupos animais. Em um trabalho mais recente, Costa (2014) apresenta uma similaridade geométrica

(isometria) no dimorfismo sexual de tamanho em Muscidae, rejeitando a hipótese do grupo apresentar um padrão relacionado à regra de Rensch. A exceção a esta regra é comum nos insetos, nos quais são observados padrões alométricos variados para diferentes grupos (SHINGLETON, 2008).

As pesquisas em evoluções de morfologia na casta alada ainda são muito escassas. Meunier e Chapuisat (2009) fazem uma abordagem muito interessante sobre o tamanho de corpo da rainha em relação ao restante da colônia, apresentando/testando (?) fatores de determinação ou supressão de tamanho. Outro trabalho traz um exemplo desta determinação: espécies que normalmente possuem apenas uma única rainha por colônia, tendem a apresentar rainhas de tamanho relativamente grande (KELLER & PASSERA, 1989). Estas fêmeas aladas têm fortes músculos de voo que permitem o voo para longe do seu ninho natal, escavar o seu próprio ninho e produzir a sua primeira ninhada de forma independente, sem a ajuda de operárias (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Nas pesquisas sobre a evolução e dimorfismo de machos entre os insetos, alguns trabalhos trazem importantes deduções sobre a origem e permanência da condição nos grupos atuais (BOOMSMA, BAER, & HEINZE 2005). Dentre o grupo das formigas, no entanto, são muito poucos os trabalhos com objetivo de compreender mais sobre a evolução da morfologia de machos. Fortelius et al. (1987) realizaram análises morfológicas com machos da espécie *Formica exsecta* para correlações com o comportamento reprodutivo dos indivíduos descrevendo, também, como ocorre o polimorfismo em machos. Mais recentemente, Heinze et al. (2005) produziram uma pesquisa muito importante no assunto. O trabalho foi feito com o gênero *Cardiocondyla* que demonstrou um polimorfismo marcante na diferenciação sexual, foi utilizado sequenciamento gênico para recompor a filogenia que foi utilizada com os dados morfológicos das espécies

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Amostragem

A primeira parte da coleta de dados se constituiu em obter um número amostral representativo de indivíduos para posteriores medições. A partir de uma lista atualizada de espécies de Formicidae, foram obtidas medidas morfológicas de um macho e de uma rainha de cada espécie com fotos disponíveis na plataforma AntWeb (<http://www.antweb.org>). Foram utilizadas apenas imagens de espécies devidamente identificadas e com tamanho determinável através de uma escala na foto. Quando disponíveis, mais de um indivíduo de cada sexo da casta foi escolhido, preferencialmente espécimes holótipos e parátipos. De cada indivíduo foram obtidas imagens nas vistas frontal, lateral e dorsal. No total, foram medidos 793 espécimes, sendo 522 rainhas e 271 machos de 150 gêneros.

Sete medidas corporais foram obtidas e estão representadas na figura abaixo (Figura 1). Na imagem em vista frontal foi medido o comprimento do olho (EL), o espaço entre os olhos, na altura média dos olhos (BE), e também a largura máxima da cabeça (HW) e o comprimento do clipeo (CL). Lateralmente foi medido o comprimento máximo do mesossoma (ML) e dorsalmente a largura máxima do mesossoma (PW). Essas medidas foram escolhidas por serem bastante utilizadas em trabalhos de morfologia do grupo e por representarem estruturas que podem ser visualizadas em todas as espécies da família. Foram excluídos das medições espécimes que demonstravam posicionamento irregular, o que poderia interferir muito na estimativa do tamanho corporal real. As medições foram feitas através do programa ImageJ e as medidas, , compiladas em planilhas. As variações intraespecíficas foram desconsideradas, pela baixa disponibilidade de imagens.

3.2 Filogenia

A filogenia utilizada foi construída utilizando como base a árvore de Moreau (2006), que abrange muitos gêneros de Formicidae. No entanto, para a subfamília Myrmicinae, foram utilizadas as relações filogenéticas da propostas por Ward et al. (2015). A filogenia resultante foi reescalada e teve as

espécies que não estavam no nosso conjunto de dados que não constavam no banco de dados retiradas. Para se considerar e testar diferenças também em nível de espécies, a ordem das espécies nos seus respectivos gêneros foi aleatorizada 500 vezes e as análises repetidas com cada uma destas filogenias geradas. Estas árvores aleatorizadas foram geradas obtidas pelo processo Yule (pure-birth) utilizando a função “genus.to.species.tree” do pacote *phytools* 0.5-20 (Revell 2012).

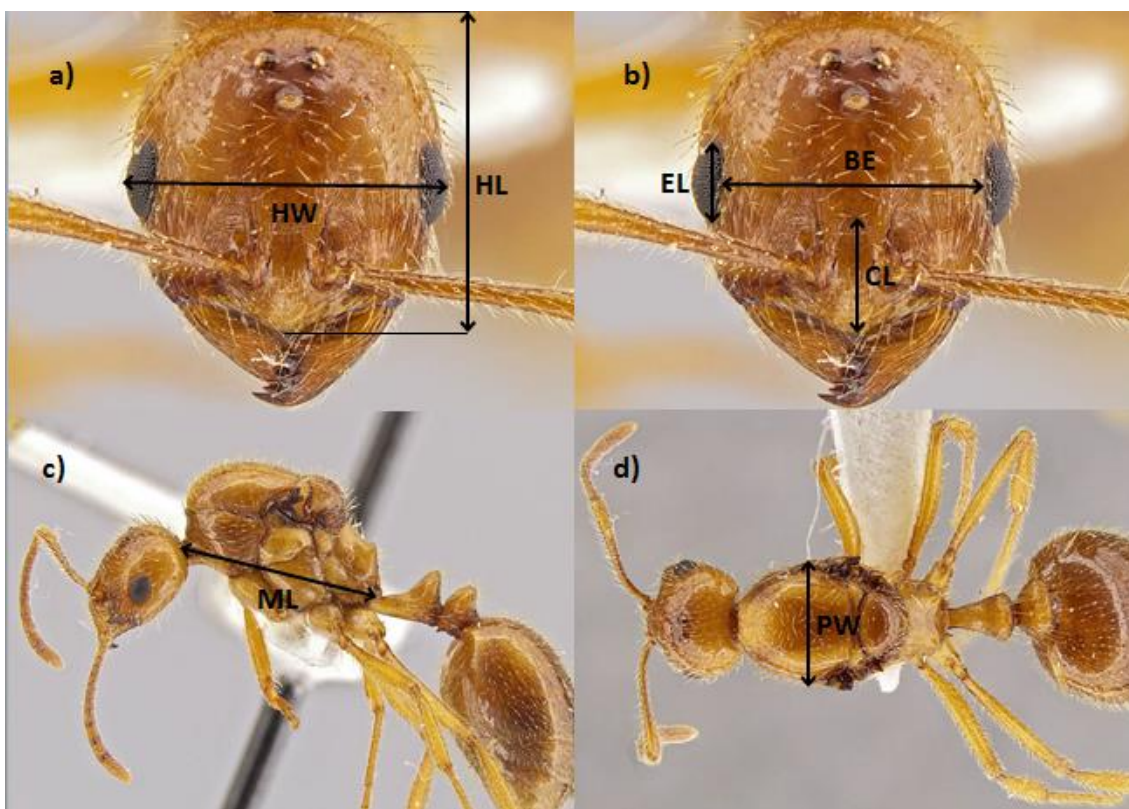


Figura 1. Representação das medidas morfológicas obtidas para cada espécie amostrada. Em a) e b) - Medidas em vista frontal: Largura máxima da cabeça (HW), comprimento máximo da cabeça (HL), comprimento do olho (EL), largura entre olhos (BE) e comprimento do clipeo (CL). Em c) - Medida em vista lateral: Comprimento máximo do mesossoma (ML). Em d) - Medida em vista dorsal: Largura máxima do pronoto (PW).

3.3 Análises

As primeiras análises foram feitas com todas as espécies medidas. Foi calculado o índice de Dimorfismo Sexual (IDS) de Lovich e Gibbons (1992) para todas as espécies com machos e rainhas amostrados. O IDS é definido como $\log(\text{tamanho da rainha}) - \log(\text{tamanho do macho})$. Foram calculadas as

médias dos tamanhos e também foram examinadas a distribuição e frequência dos tamanhos para todas as características.

As análises subsequentes foram realizadas com as espécies para as quais tínhamos dados de machos e rainhas, pertencentes a gêneros presentes na filogenia utilizada. Foi estimada a alometria interespecífica do dimorfismo de tamanho da casta de 221 espécies em 110 gêneros. A análise foi feita a partir da regressão do log de cada característica da fêmea contra da mesma característica do macho, utilizando os contrastes filogenéticos independentes (PARADIS, 2006) para estimar o coeficiente alométrico (β). Estas análises foram feitas no software R, utilizando o pacote *ape* v. 3.5 (PARADIS *et al*, 2005) e a função “pic”. Também foi examinada a alometria intrasexual das medidas corporais, ou seja, foram contrastados os tamanhos entre todas as características do mesmo indivíduo.

Utilizando também as árvores aleatórias, foi calculado o sinal filogenético para cada característica, utilizando o pacote *phytools* v. 0.5-20 (REVELL, 2012) com o objetivo de identificar a conservação dos tamanhos na filogenia. As taxas evolutivas para machos e rainhas foram analisadas e calculadas utilizando a função “multiTreeRates” do pacote *geiger* v. 2.0.6 (Harmon *et al*, 2008).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análises Estatísticas

Quando analisadas separadamente, o valor de p foi significativo para todas as medidas, demonstrando uma forte correlação dos tamanhos corporais entre as espécies para machos e rainhas. Os tamanhos seguiram um padrão de distribuição normal. As médias dos tamanhos variaram bastante entre os caracteres se comparadas entre os sexos. A variância é maior nos tamanhos corporais das rainhas para todas as características, com exceção do tamanho do olho, que nos machos também apresenta maior média. A distribuição dos tamanhos de corpo logaritmizados está representada nos gráficos no material

suplementar (Apêndice 1). As frequências das mesmas características diferem bastante entre si e entre os sexos.

As maiores médias, assim como uma maior variação nas rainhas, eram esperadas, uma vez que a morfologia entre as espécies é bastante distinta entre as rainhas e, na maioria das vezes, estas apresentam maiores tamanhos de corpo em relação aos machos da mesma espécie. Os machos apresentaram uma maior média no tamanho do olho.

TABELA 1 - VALORES ESTATÍSTICOS DAS CARACTERÍSTICAS ANALISADAS

	Média (mm)	Variância	Valor de p
PW - Machos	0.97	0.5	<<0.001
PW - Rainhas	1.11	0.59	<<0.001
HW - Machos	0.94	0.49	<<0.001
HW - Rainhas	1.27	0.72	<<0.001
HL - Machos	0.79	0.23	<<0.001
HL - Rainhas	1.27	0.56	<<0.001
CL - Machos	0.18	0.01	<<0.001
CL - Rainhas	0.29	0.07	<<0.001
EL - Machos	0.37	0.06	<<0.001
EL - Rainhas	0.30	0.02	<<0.001
BE - Machos	0.63	0.28	<<0.001
BE - Rainhas	0.96	0.36	<<0.001
ML - Machos	1.71	1.15	<<0.001
ML - Rainhas	2.1	1.63	<<0.001

PW= Largura do pronoto, HW=Largura da cabeça, HL=Comprimento da cabeça, CL=Comprimento do clipeo, EL=Comprimento do olho, BE=Largura entre olhos e ML=Comprimento do mesossoma. A significância encontrada (valor de p) corresponde a relação entre a mesma característica em todas as espécies para cada sexo.

4.2 Índice de Dimorfismo Sexual

Os resultados correspondentes a diferenças no tamanho das características analisadas entre machos e rainhas podem ser observados nos histogramas da Figura 2. Os índices de dimorfismo sexual apresentaram grande variação entre as características analisadas. Os valores positivos demonstrados (eixo x) informam um dimorfismo sexual enviesado para as rainhas, todas as características, com exceção da medida de comprimento do olho, demonstraram a maior parte dos valores positivos. Os resultados apontam para um tamanho corporal mais acentuado nas rainhas na maioria das espécies, e não foi encontrado nenhum padrão visual de distribuição dos

tamanhos entre os caracteres estudados. Os resultados encontrados corroboram Blanckenhorn *et al.*, (2007b) e Fairbairn *et al.*, (2007) que apontam que para a maioria dos insetos, o dimorfismo sexual no tamanho é enviesado para as fêmeas.

Estes valores de IDS revelaram uma considerável variação interespecífica no dimorfismo sexual de tamanho em Formicidae, assim como uma variação do dimorfismo entre as características analisadas. Essa diferenciação provavelmente está relacionada com a biologia de cada espécie, nas quais os mecanismos de cópula, hábitos alimentares, de microhabitats, entre outras características variam consideravelmente. O tamanho da rainha e do macho pode influenciar diretamente na reprodução e continuidade da colônia, desta forma, mesmo que as diferenças de tamanho entre os sexos da casta reprodutiva ainda sejam pouco exploradas, os mecanismos que levam ao dimorfismo podem estar atuando de diferentes maneiras dentro da família.

4.3 Relação do IDS com o tamanho de corpo

Para compreender a relação entre as características medidas para cada sexo, também foram contrastados os valores do IDS com o log da medida do comprimento do mesossoma (Figura 4). Os resultados das regressões estão dispostos na Tabela 1.

As características que apresentaram uma relação significativa (<0.05) do seu IDS com o comprimento do mesossoma nas rainhas foram: largura e comprimento da cabeça, altura do clipeo e largura entre olhos. Nos machos apenas o IDS do comprimento do olho apresentou uma relação significativa ($p>0.005$) com o aumento no tamanho do corpo.

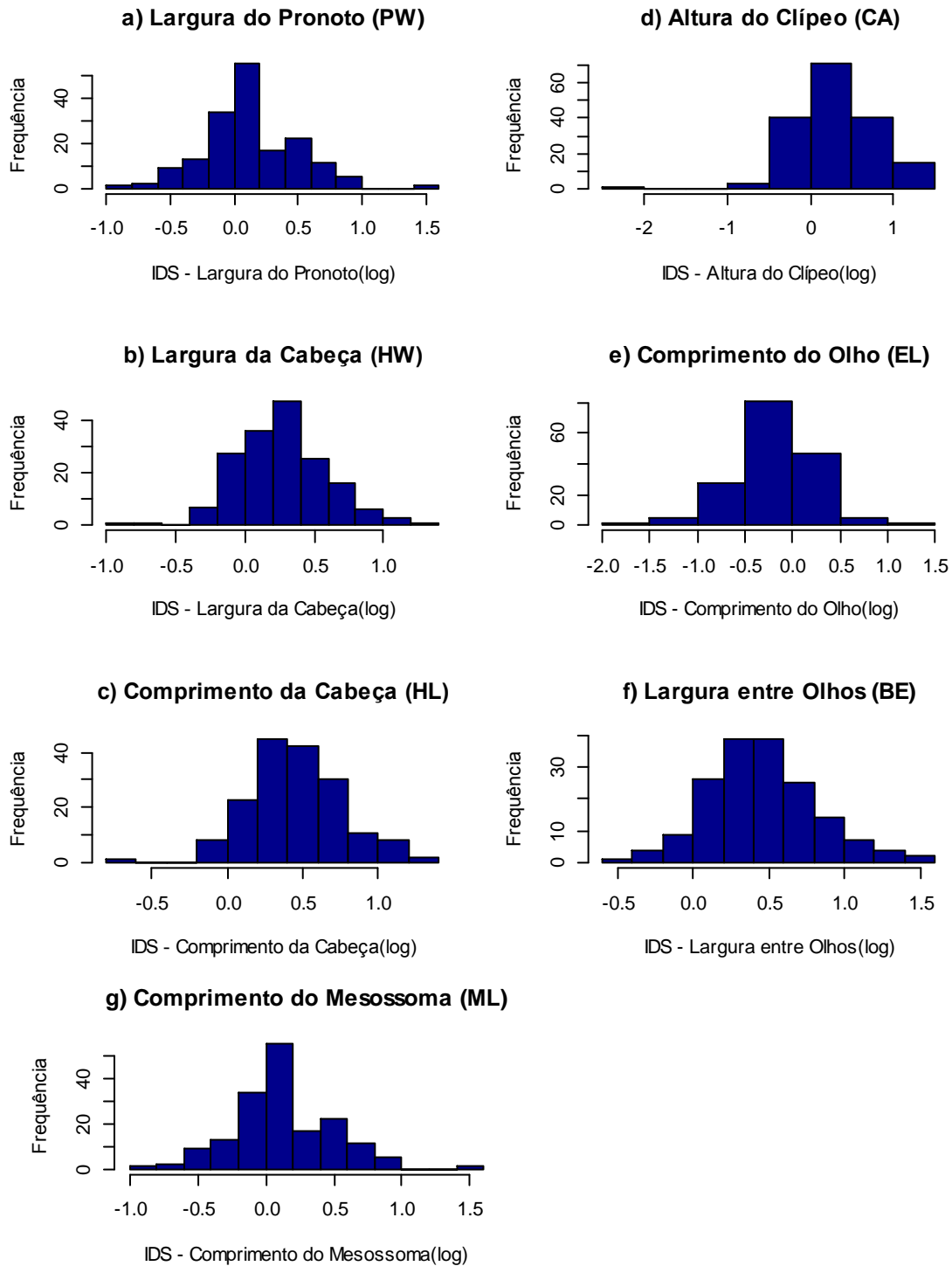
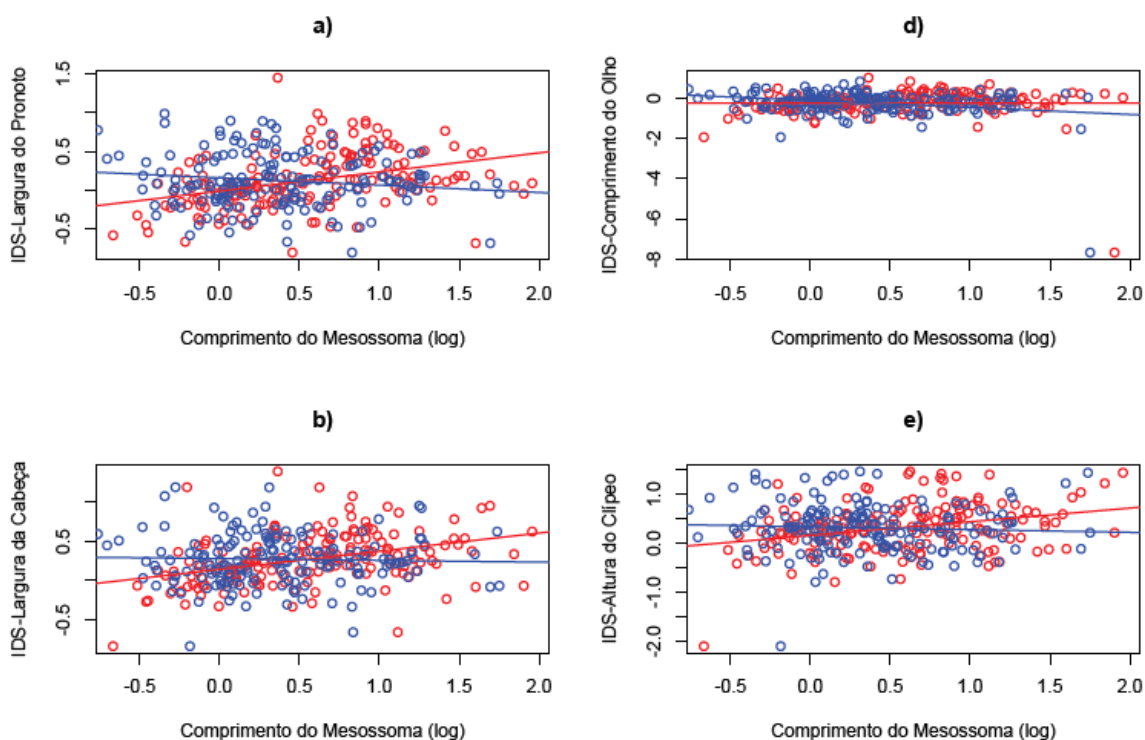


Figura 2. Histogramas representando as frequências de valores do Índice de Dimorfismo Sexual intraespecífico calculado para cada tamanho corporal. $IDS = \log(\text{rainha}) - \log(\text{macho})$.

TABELA 2 – VALORES DE CORRELAÇÃO ENTRE A MEDIDA DO MESOSSOMA E O ÍNDICE DE DIMORFISMO SEXUAL.

Medida	Sexo	R ²	Valor-p	β
Largura do pronoto (PW)	Rainhas	0.144	0.080	-0.010
	Machos	0.018	0.080	0.160
Largura da cabeça (HW)	Rainhas	0.148	<0.001	0.160
	Machos	0.001	0.656	0.281
Comprimento da cabeça (HL)	Rainhas	0.175	<0.001	0.320
	Machos	<0.001	0.778	0.447
Comprimento do olho (EL)	Rainhas	<0.001	0.996	-0.225
	Machos	0.062	<0.001	-0.102
Altura do clipeo (CL)	Rainhas	0.095	<0.001	0.168
	Machos	0.003	0.456	0.343
Largura Entre olhos (BE)	Rainhas	0.138	<0.001	0.319
	Machos	0.003	0.448	0.390



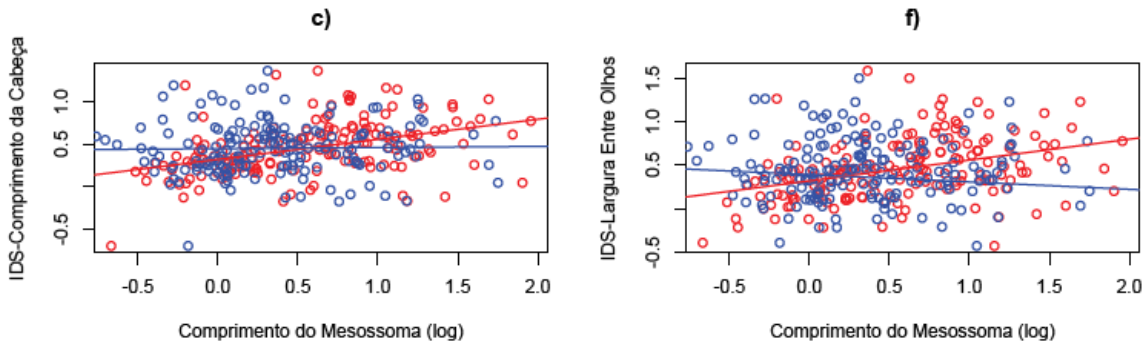


Figura 3. Gráficos representando a relação entre o log da medida do comprimento do mesossoma. Em azul os machos e em vermelho as rainhas, com o índice de dimorfismo sexual (IDS) de cada característica analisada.

Os resultados calculados demonstram a relação de cada estrutura analisada com a magnitude de tamanho de cada indivíduo, representada pela medida do mesossoma. Essas relações demonstram que, nas rainhas, quando há um aumento do tamanho do corpo, o dimorfismo sexual em relação ao macho da mesma espécie também aumenta (pontos e retas em vermelho na Figura 3). Uma vez que o dimorfismo sexual é calculado pela subtração do tamanho do maior sexo (rainhas) do menor sexo (machos), se esperaria uma relação inversa com os machos, o dimorfismo sexual das suas estruturas corporais diminuindo com o aumento tamanho do tamanho do corpo. No entanto, isto é observado apenas para a medida do comprimento do olho. Na mesma medida (o comprimento do olho) nas rainhas, essa relação não é significativa ($p > 0.05$). Portanto, quando existe um aumento no tamanho de corpo dos machos, o tamanho do olho acompanha este crescimento desproporcionalmente ao tamanho de olho da rainha. Provavelmente isto se dá pelos machos apresentarem um tamanho de olho muito grande, não relacionado ao das rainhas da mesma espécie. Os coeficientes de inclinação da reta (β) foram todos calculados abaixo de 1 e os valores de R^2 muito baixos, apontando pouca relação entre as variáveis contrastadas. A largura do pronoto (PW) não se apresentou significativa para ambos os sexos ($p = 0.08$), demonstrando que o índice de dimorfismo sexual dessa característica não aumenta em relação ao aumento do tamanho de corpo das rainhas, como as outras características.

4.4 Alometria sexual Intraespecífica

Os mesmos testes foram repetidos com 500 árvores aleatorizadas em nível de espécie utilizando os contrastes filogenéticos independentes. Os resultados demonstraram pouca variação com a mudança de localização das espécies nos gêneros, corroborando o pressuposto de que a variação interespecífica não se demonstra significativa se comparada à variação morfológica entre os gêneros. Para demonstrar estes valores foi utilizada a análise baseada em uma das filogenias aleatórias geradas. A Tabela 2 demonstra os valores das correlações entre cada medida corporal dos machos contra a mesma medida das rainhas, utilizando o método de contrastes filogenéticos independentes para ajustar os dados à filogenia.

Os valores das mesmas regressões com os dados não corrigidos filogeneticamente foram bastante próximos dos da análise de contrastes filogenéticos independentes e estão disponíveis no material suplementar em anexo (Apêndice 2). No entanto, mesmo próximos, houve variação entre os resultados das análises. Esta modificação encontrada demonstra que uma parte representativa da variação corporal e consequente alometria sexual intraespecífica encontrada nas espécies, são influenciados pelas relações filogenéticas entre os gêneros.

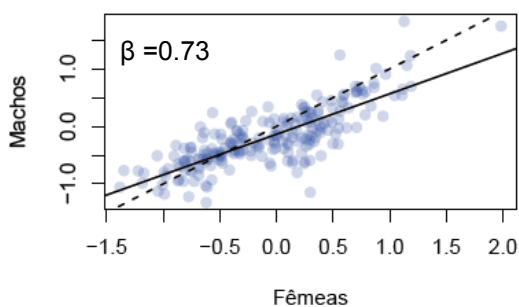
Utilizando os contrastes filogenéticos independentes para testar as correlações das características entre os sexos, todos os valores de p se evidenciaram significativos, e os coeficientes de inclinação da reta abaixo de 1, com exceção do comprimento do olho ($\beta = 1.138$) corroborando a alometria negativa ($\beta < 1$) dos machos em relação às fêmeas encontrada nas análises de correlação. Os gráficos abaixo (Figura 4) representam os valores das mesmas regressões apresentadas na Tabela 3.

É importante ressaltar que a análise para testar a regra de Rensch foi utilizada como modelo comparativo por ser uma análise padrão, empregada em estudos de diferentes grupos animais (Fairbairn *et al.*, 2007). A alometria do dimorfismo sexual entre os insetos, mesmo não seguindo a Regra de Rensch, pode ser testada da mesma forma e os padrões encontrados interpretados de acordo com as peculiaridades de cada grupo.

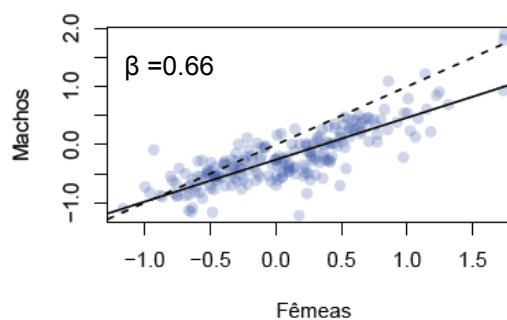
TABELA 2 - VALORES DAS REGRESSÕES ENTRE AS MEDIDAS MORFOLÓGICAS DE MACHOS E RAINHAS UTILIZANDO O MÉTODO DE CONTRASTES FILOGENÉTICOS INDEPENDENTES (PIC).

Medida	valor de p	R ²	β
1) Largura do pronoto – PW	<0.001	0.675	0.732
2) Largura da cabeça - HW	<0.001	0.595	0.662
3) Comprimento da cabeça - HL	<0.001	0.647	0.551
4) Comprimento do clipeo - CL	<0.001	0.912	1.238
5) Comprimento do olho - EL	<0.001	0.910	0.829
6) Largura entre olhos - BE	<0.001	0.499	0.989
7) Comprimento do mesossoma - ML	<0.001	0.770	0.707

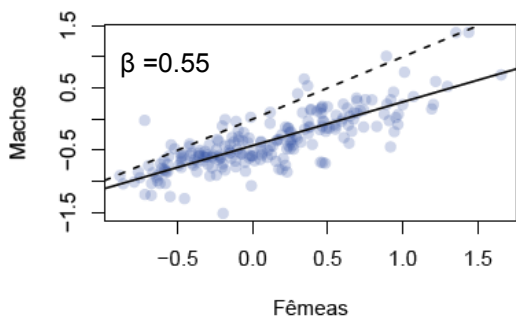
1) Largura do Pronoto (log)



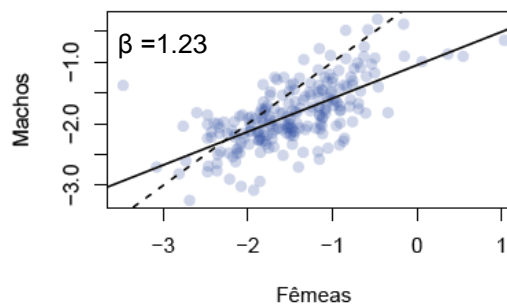
2) Largura da Cabeça (log)



3) Comp. da Cabeça (log)



4) Comp. do Clipeo (log)



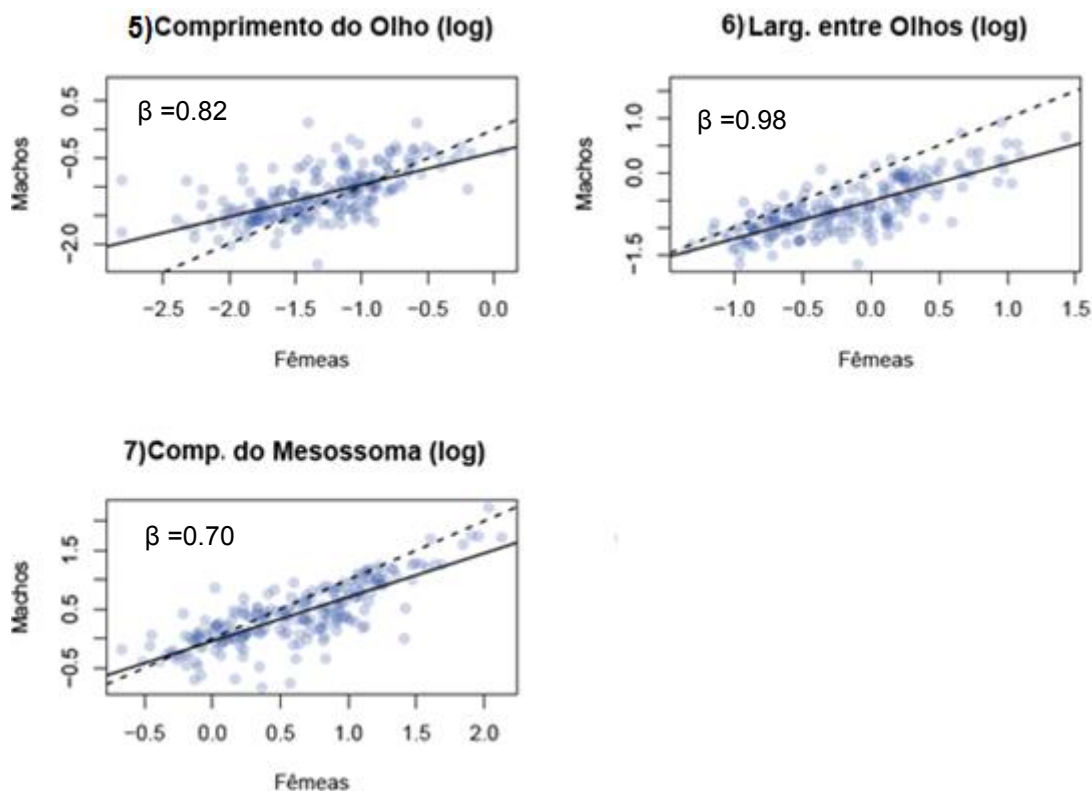


Figura 4. Gráficos representando correlações entre o log de cara medida obtida de rainhas (eixo x) e machos (eixo y). As linhas contínuas correspondem as retas das regressões utilizando contrastes filogenéticos independentes, enquanto as linhas pontilhadas representam um caso de isometria total ($\beta=1$) para melhor interpretação dos dados.

Uma alometria é observada quando existem diferenças nas proporções de uma característica com as mudanças na magnitude total de um organismo (Fairbairn, 1997). Analisando tanto os gráficos (Figura 4) quanto os valores na Tabela 2, podemos perceber que o tamanho de corpo entre as 190 espécies de 92 gêneros presentes na filogenia utilizada evolui na mesma direção, mas em taxas diferentes para machos e rainhas. Os coeficientes de inclinação da reta abaixo de 1 demonstram uma alometria negativa, na qual o tamanho da característica na rainha, entre as espécies, aumenta em uma proporção maior do que nos machos.

A medida da largura entre os olhos demonstrou um valor de β muito próximo de 1, podendo ser considerada estatisticamente uma relação de isometria. Deste modo, a distância entre os olhos de rainhas e machos aumenta na mesma proporção com o aumento no tamanho de corpo entre as espécies. Essa medida difere de outras da cabeça. O comprimento da cabeça (HL) apresentou um coeficiente alométrico baixo ($\beta=0.55$) sugerindo um aumento

da diferença entre os tamanhos de rainhas e machos. Já a medida da largura da cabeça (HW) apresentou valor de $\beta=66$. Provavelmente essa diferença da medida da largura total da cabeça e da medida entre olhos foi acentuada pela abrangência do tamanho lateral dos olhos na primeira medida.

A medida de comprimento do olho apresentou um padrão alométrico diferente do esperado. Mesmo apresentando um maior tamanho de olho, o aumento deste tamanho entre as espécies ocorreu desproporcionalmente, com uma variação de tamanho maior nas rainhas. Isso pode estar relacionado com uma mudança mais acentuada nos tamanhos de olho nas rainhas, uma vez que a biologia da espécie influencia diretamente no tamanho de olho da rainha (MOSER, *et al.*, 2004).

Os padrões de alometria negativa encontrados para as medidas de largura do pronoto, comprimento do mesossoma, largura e comprimento da cabeça, apontam para um aumento mais “rápido” das rainhas em relação ao macho da mesma espécie. Esse aumento da diferença de tamanho entre as espécies pode estar relacionado com o fato dos machos não necessitarem de um tamanho de corpo tão especializado quando o da rainha, uma vez que, em grande parte das espécies, estes apresentam um tempo de vida curto, saindo da colônia apenas para o voo nupcial, morrendo logo após a cópula.

As rainhas, por sua vez, têm um tempo de vida maior, além do voo nupcial, estas podem voar grandes distâncias para encontrar locais propícios para escavar e formar uma nova colônia (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Por causa do fato de que as fêmeas férteis têm que realizar um maior número de tarefas, a evolução do seu tamanho de corpo, em relação aos machos, pode ter ocorrido em uma proporção diferente, como demonstram os resultados. No entanto, em alguns organismos que desenvolveram táticas alternativas de reprodução, como defesa de território ou diferentes tipos de cópula, estes comportamentos podem estar diretamente relacionados a profundas variações morfológicas nos machos (EMLEN, 1997). Estas variações, que se destacam dos padrões encontrados em Formicidae, podem explicar os casos onde os tamanhos corporais nos machos são maiores do que nas rainhas.

Em um contexto evolutivo, a regra de Rensch presume que a seleção do tamanho dos machos pode ser considerada como principal fator que

estabelece o padrão de alometria do dimorfismo sexual de tamanho (FAIRBAIRN & PREZIOSI, 1994; FAIRBAIRN, 1997; BLANCKENHORN *et al.*, 2006). Deste modo, um aumento ou diminuição no tamanho do macho, relacionado com uma seleção sexual, poderia gerar uma resposta em menor proporção no tamanho das fêmeas (FAIRBAIRN *et al.*, 2007). São necessários mais trabalhos explorando os mecanismos de seleção sexual na família para se compreender se existem tamanhos “ótimos” sendo selecionados, que restringem a variação morfológica nos machos mais do que nas rainhas.

4.5 Taxas de Evolução

A razão entre as taxas de evolução calculadas para cada característica utilizando as filogenias aleatorizadas estão dispostas na Tabela 3. Os valores são muito variados, no entanto, as rainhas apresentam taxas evolutivas mais rápidas do que os machos para as mesmas características. O comprimento do mesossoma apresenta valores próximos entre rainhas e machos da mesma espécie. Isso pode estar relacionado a pressões seletivas semelhantes em ambos os sexos no que diz respeito à necessidade de aperfeiçoamento do voo, principalmente para dispersão. O tamanho do olho, assim como nas outras análises, diferiu do padrão das outras medidas. A diferença entre as taxas evolutivas foi mais acentuada, demonstrando que o tamanho do olho evoluiu distintamente em cada sexo. As rainhas, por desenvolverem diferentes atividades dentro da colônia, podem ter sofrido pressões seletivas quanto à função da percepção visual, dentro e fora do ninho. Como já mencionado, espécies com hábitos subterrâneos, por exemplo, apresentam olhos diminuídos nas operárias e rainhas, enquanto os machos não seguem o mesmo padrão.

TABELA 3. RAZÃO ENTRE AS TAXAS DE EVOLUÇÃO CALCULADAS PARA CADA CARACTERÍSTICA ANALISADA ENTRE MACHOS E RAINHAS

Taxas de Evolução (Rainhas – Machos)		
Medida	Valor de p	Taxa
1) Largura do pronoto – PW	<<0.001	1.55
2) Largura da cabeça - HW	<<0.001	1.77
3) Comprimento da cabeça - HL	<<0.001	1.58
4) Comprimento do clipeo - CL	0.4	1.52
5) Comprimento do olho - EL	<<0.001	2.87
6) Largura entre olhos – BE	<<0.001	1.6
7) Comprimento do mesossoma - ML	<<0.001	1.01

Valores acima de 1 demonstram uma taxa evolutiva mais rápida das rainhas, valores mais próximos de 1 demonstram maior similaridade na taxa evolutiva.

A necessidade de encontrar a fêmea para o acasalamento pode ser um fator decisivo na perpetuação da espécie. Neste sentido, a manutenção do grande tamanho do olho pode estar relacionada a este processo nos machos. Nesta análise, as taxas evolutivas mais baixas demonstram que determinadas características não apresenta grandes variações ao longo da filogenia.

Os valores das taxas evolutivas de machos e rainhas para a medida do comprimento do clipeo se demonstraram não correlacionados. Isso pode ocorrer devido ao fato desta medida do clipeo refletir um tamanho da região onde está inserida a musculatura da mandíbula que nos machos é muito reduzida. O tamanho do clipeo nos machos, portanto, pode estar variando sem uma determinada pressão seletiva ao contrário das rainhas. Nas rainhas esta musculatura é bastante utilizada o que pode levar a uma conservação no tamanho da estrutura.

5. CONCLUSÃO

A biologia diferenciada entre machos e rainhas foi bem explorada pela comparação morfológica da casta. Os resultados que apontaram o dimorfismo sexual de tamanho e as diferentes proporções de crescimento alométrico, são fundamentais na compreensão da evolução dos variados tamanhos corporais encontrados em Formicidae. A alometria negativa observada, não condizente com a regra de Rensch, indica uma evolução menor do tamanho do macho em relação ao tamanho da rainha, exceto para o tamanho do olho, o que aponta uma influência direta das funções distintas realizadas por cada sexo da casta reprodutiva. As taxas evolutivas demonstraram variações mais acentuadas em determinados caracteres, o que também pode estar relacionado com esta diferenciação de funções e, assim como o sinal filogenético refletiu a grande diversidade morfológica presente em Formicidae. O presente trabalho é de extrema importância para o conhecimento do grupo bem como para o embasamento de futuros estudos evolutivos sobre dimorfismo sexual, principalmente no que diz respeito aos insetos sociais.

REFERÊNCIAS

- AGOSTI, D., JOHNSON, N. F. Antbase: World Wide Web Electronic Publication. 2009. Disponível em: <http://antbase.org> (acesso em 10/12/2016).
- ABOUHEIF, E. e FAIRBAIRN, D. J. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. **American Naturalist** 540-562. 1997.
- BERKELHAMER R.C. Intraspecific genetic variation and haplodiploidy, eusociality and polygyny in the Hymenoptera. **Evolution** 37:540-545,1983.
- BONNIE, BRADY, SCHULTZ, FISHER. Functional and phylogenetic approaches reveal the evolution of diversity in a hyper diverse biota. **Ecography** vol 38: p 01-12, 2015.
- BJORKLUND M. A phylogenetic interpretation of sexual dimorphism in body size and ornament in relation to mating system in birds. **J. Evol. Biol.**3:171–83, 1990.
- BOOMSMA et al.; J. BOOMSMA, B. BAER, J. HEINZE. The evolution of male traits in social insects. **Annual Review of Entomology**, vol. 50, p. 395-420, 2005.
- BOURKE, A.F.G.; FRANKS, N.R. Social Evolution in Ants. **Journal of Evolutionary Biology**, vol. 9, n. 6, p. 1032–1034,1995.

BRADY, S.G. et al. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **PNAS**, vol. 103, n. 48, p. 18172-1817, 2006.

BROWN, W.L. Diversity of ants. In *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, p.45-46, 2000.

CALDER, W.A. **Size, Function, and Life History**. Harvard University Press, Cambridge, MA, 1984.

CHOWN, S. L.; GASTON, K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective. **Biological Reviews** vol. 85, p. 139-169, 2010.

COSTA, M. Isometria do Dimorfismo Sexual do Tamanho em Muscidae. Tese de Doutorado. **Universidade Federal do Paraná**. Curitiba, 2014.

Fairbairn D. J., Blankenhorn W. U., Székely T. Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford, **UK: Oxford University Press**. 2007

FEENER D. H. Jr. Positive allometry for caste size dimorphism in Pheidole ants: a new form of interspecific allometry. **Journal of Hymenoptera Research**, 18:326–340, 2009.

FORTELIUS, W.; PAMILO P.; ROSENGREN, R.; SUNDSTRÖM, L. 1987: Male size dimorphism and alternative reproductive tactics in *Formica exsecta* ants (Hymenoptera, Formicidae). **Annales Zoologici Fennici**, 24, p. 45-54

FUTUYMA D, J. Evolutionary Constraint and Ecological Consequences. **Evolution**. vol 64, n. 7, p. 1865-1884, 2010.

GOUWS, E. J. et al. Intraspecific Body Size Frequency Distributions of Insects. **PlosOne**, vol. 03, n. 03, p. 1-8, 2011.

HEINZE J.; TRINDL A.; SEIFERT B.; YAMAUCHI K. Evolution of male morphology in the ant genus *Cardiocondyla*. **Mol Phylogenet Evol**. Vol 37 p. 278-288. 2005.

HÖLLDOBLER B.; WILSON E. O. **The superorganism**. The beauty, elegance, and strangeness of insect societies. New York: W. W. Norton & Company, 2008.

HOLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. EUA: Cambridge Belknap/Harvard University Press, 1990.

HUXLEY, J. S. Clines: An auxiliary taxonomic principle. **Nature**, 142 (3857), 219-270, 1938.

HUXLEY, J.S. Problems of relative growth. London: **Methuen**. 577p. 1932.

JEANNE, R. L. Non-Allometric Queen-Worker Dimorphism in *Pseudopolybia difficilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** vol 69, 370–374, 1996.

KELLER, L.; PASSERA, L. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera; Formicidae). **Oecologia** 80, 236-240, 1989.

MEUNIER J.; CHAPUISAT M. The determinants of queen size in a socially polymorphic ant. **J. Evol Biol**, vol 22, 1906-1913, 2009.

MOSER, J.C., REEVE, J.D., BENTO, J.M.S., DELLA LUCIA, T.M.C., CAMERON, R.S., HECK, N.M. Eye size and behaviour of day- and night-flying leafcutting ant alates. **J. Zool.**, 264 pp. 69–75, 2004.

MOREAU, C. S. Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. **Science**, vol. 312 n. 5770 p. 101-104, 2006.

NIELSEN, K. S. Scaling: Why is Animal Size So Important?. EUA: Cambridge **University Press**, 1984.

PARADIS E., CLAUDE J. & STRIMMER K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics** 20:289-290, 2004.

PEETERS, C.; MOLET, M. Evolution of advanced social traits in phylogenetically basal ants: striking worker polymorphism and large queens in *Amblyopone australis*. **Insectes Sociaux**, vol. 57, p.177–183, 2010

PETERS. R. H. The Ecological Implications of Body Size. EUA: Cambridge University Press, 1983.

PIE, M. R.; TRANIELLO, J. F. A. Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. **Journal of Zoology**, vol. 271, n. 01, p. 99-109, 2007.

PIE, M. R.; TSCHÁ, M. K. Size and shape in the evolution of ant worker morphology. **PeerJ**, 1:e205, <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.205>

REVELL, L. J. (2012) phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods Ecol. Evol.** 3, 217-223. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x

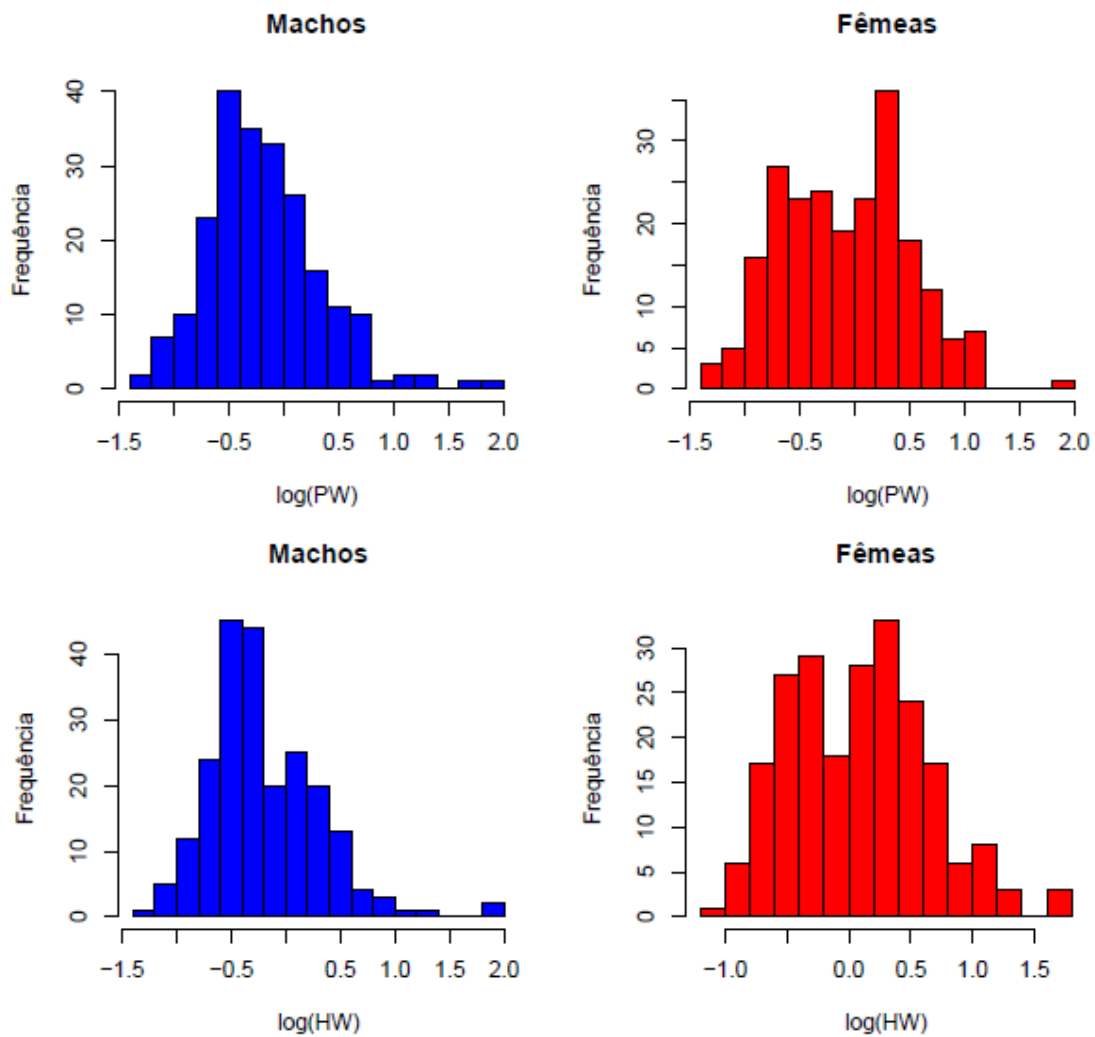
STERN, D. L.; EMLEN D. J. The developmental basis for allometry in insects. **Development**, 126, p. 1091-1101, 1999.

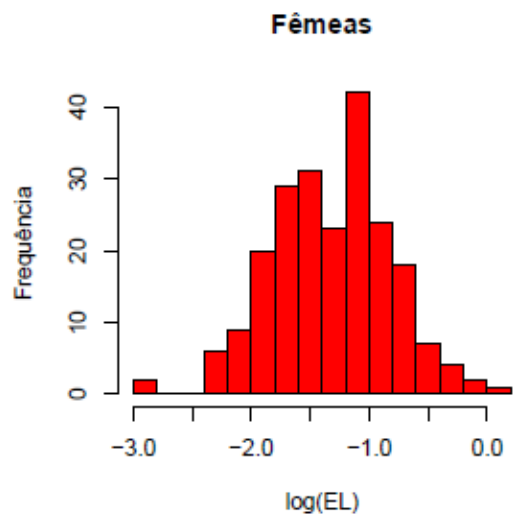
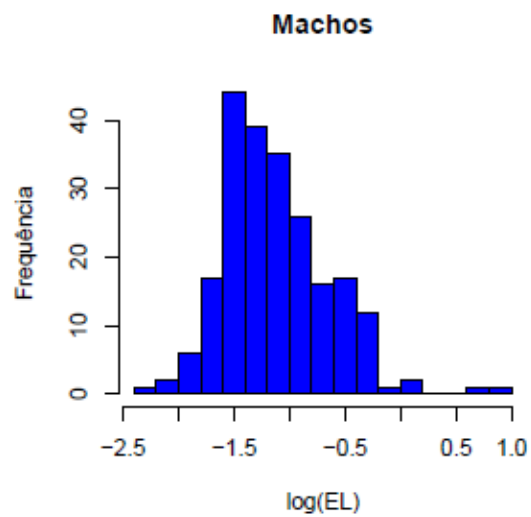
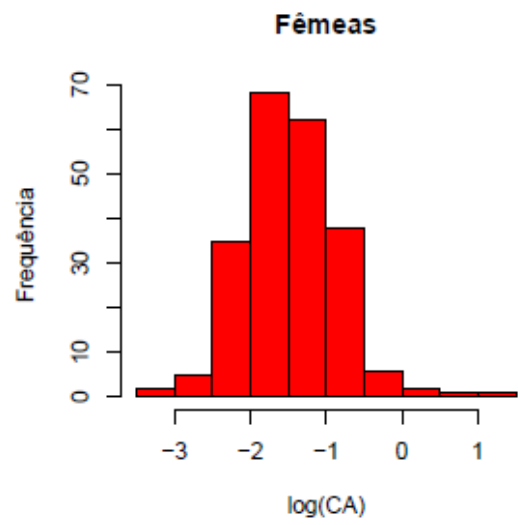
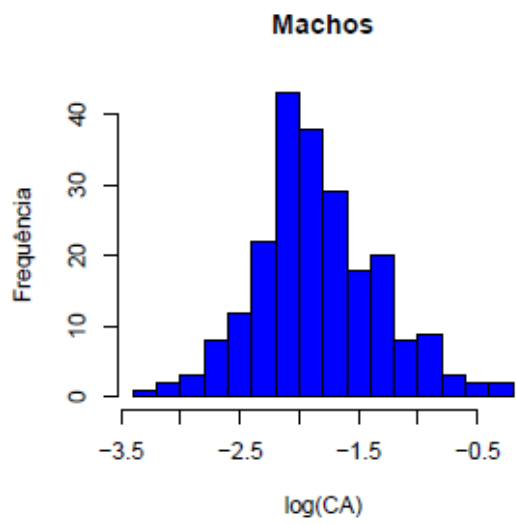
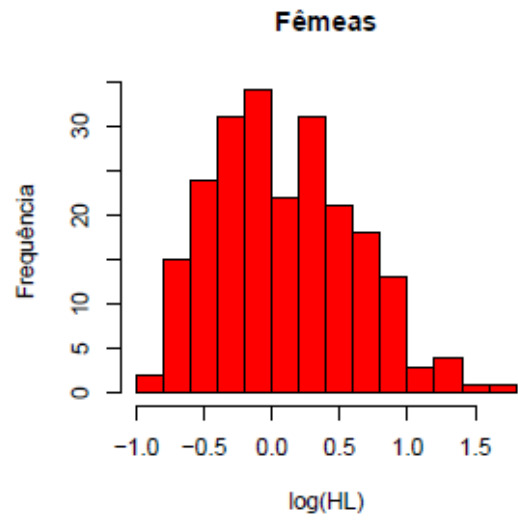
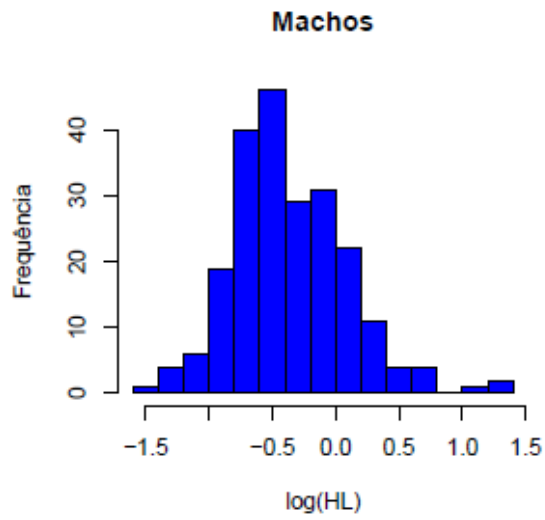
TEDER, T.; TAMMARU. T. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. **Oikos**, vol. 108, p. 321–334, 2005.

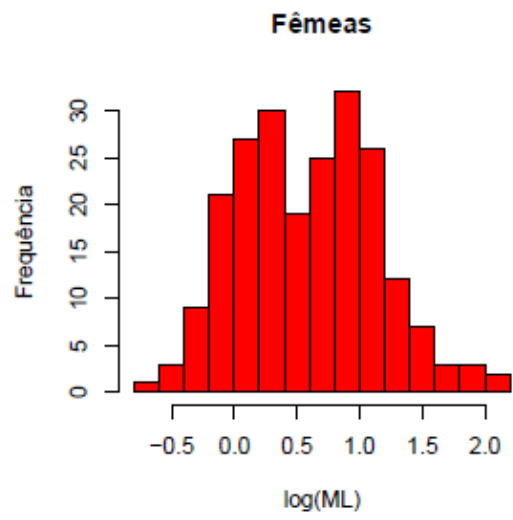
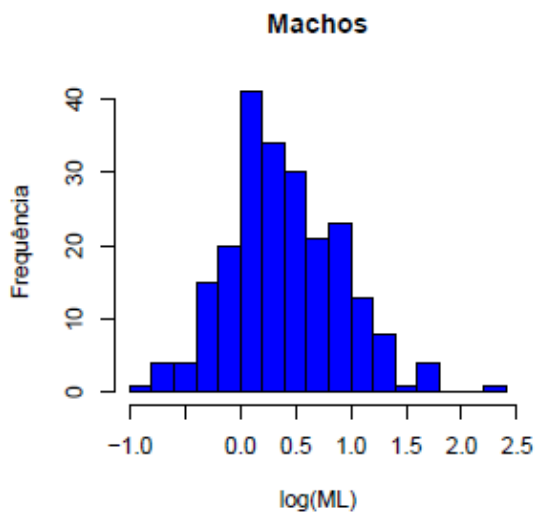
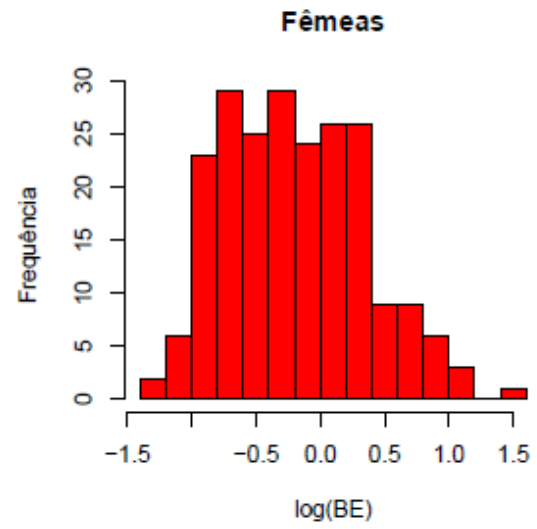
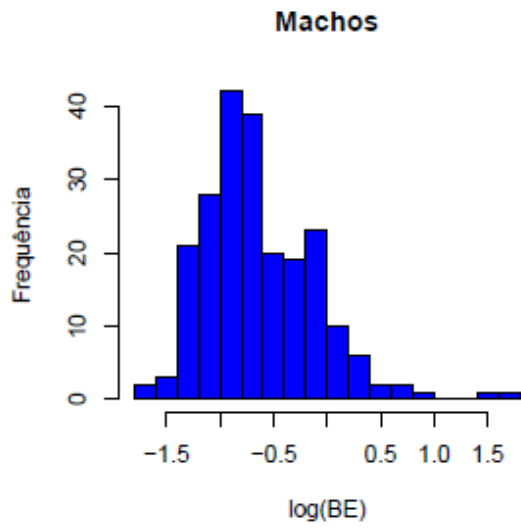
WILSON, E. O. The origin and evolution of polymorphism in ants. **The Quarterly Review in Biology**, vol. 28, n. 02, p. 136-156, 1953.

APÊNDICES

Apêndice 1 - Frequência do log das medidas corporais obtidas para as sete características analisadas.







Apêndice 2 – Tabela com valores de p , R^2 e coeficiente de inclinação da reta (β) de regressões entre as medidas de machos e rainhas utilizando os dados não corrigidos filogeneticamente.

Medida	valor de p	R²	β
1) Largura do pronoto – PW	<0.001	0.689	0.659
2) Largura da cabeça - HW	<0.001	0.458	0.677
3) Comprimento da cabeça - HL	<0.001	0.578	0.522
4) Comprimento do clipeo - CL	<0.001	0.899	1.180
5) Comprimento do olho - EL	<0.001	0.790	0.739
6) Largura entre olhos - BE	<0.001	0.529	0.939
7) Comprimento do mesossoma - ML	<0.001	0.780	0.704