

CLÉA DOS SANTOS FERREIRA MARIANO

**EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA EM DIFERENTES GRUPOS DE
FORMICIDAE**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Doutor Scientiae*.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2004**

CLÉA DOS SANTOS FERREIRA MARIANO

**EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA EM DIFERENTES GRUPOS DE
FORMICIDAE**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Doutor Scientiae*.

APROVADA: 17 de fevereiro de 2004.

Dr. Jacques H. C. Delabie
(Conselheiro)

Prof. Lucio A. O. Campos
(Conselheiro)

Prof. Jorge Abdala Dergam dos Santos

Prof. Marla Piumbini Rocha

Prof^ª Silvia das Graças Pompolo
(Orientadora)

"Há duas formas de viver a sua vida: Uma é acreditar que não existe milagre.

A outra é acreditar que todas as coisas são um milagre"

Albert Einstein

Aos meus pais Roberto e Gislene,
Às minhas irmãs Fátima, Rosilene e Patrícia,
A Jacques
Com todo amor,
Dedico.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos e apoio financeiro.

À Universidade Federal de Viçosa, pela realização deste curso.

À minha orientadora, Prof^ª Dr^ª Silvia das Graças Pompolo, pela confiança, amizade e apoio dados.

A Jacques Delabie, por tudo o que representa no meu trabalho.

Ao professor Lucio Campos, pela amizade, sugestões, e confiança.

Aos membros da banca, professores Jorge Dergam e Marla Rocha.

A D. Paula, pela gentileza e por seu respeito a todos os alunos do curso de Entomologia.

Ao José Estevão, pelo auxílio no laboratório.

Aos colegas do Laboratório de Citogenética: Marla, André, Cíntia, Anderson, Davy, Elaine e Hilton.

Ao Seu Manoel, sempre disponível e amigo.

Aos amigos José Raimundo e Crispim e a Benoit Jahyny pelas coletas, Lucileide e Dayane, do Laboratório de Mirmecologia/CEPEC pelo auxílio na preparação do material na CEPLAC.

Ao Dr. Dominique Fresneau, pela colônia de *P. obscuricornis* (SP), pelo auxílio no Laboratório de Comportamento Animal da Universidade Paris XIII–França para preparação de diversas amostras, e Damién Denis (Universidade Paris-XIII), pelo material de *P. goeldii*.

A Sebastián Lacau, pelo material de *Typlomyrmex* spp. e pelos esclarecimentos sobre a filogenia de Formicidae.

A Marcelo Baptista, pela ajuda nos gráficos de *Camponotus* spp.

Aos colegas e amigos Ádrian, Gabriela e Fadini, Cláudia e Romero, “o cara e...”, Fred, Danival, Solange e Charles, Ana Lúcia, Neide, Márcio, César (os dois!), Ethel.

Aos Profs. Terezinha Della Lucia, José Lino Neto, pela amizade e participação na minha formação.

Aos amigos, que mesmo distantes, sempre estiveram presentes no meu coração:, Riviane, Eliane, Rosana, Rita, Myrian e Débora Coracini, Ritinha, Albertinho.

Aos queridos Ivan e Davy, pela convivência, apoio nas horas difíceis e alegrias.

À Paula, pela consolidação de uma bela amizade.

À minha querida Gis, pela sua presença na minha vida.

BIOGRAFIA

Cléa dos Santos Ferreira Mariano, filha de Roberto Labussière Mariano e Maria Gislene Ferreira Mariano, nasceu em 12 de dezembro de 1967, em Itabuna-BA.

Em março de 1996 graduou-se em Ciências, com habilitação plena em Biologia, na Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC.

De março de 1996 a fevereiro de 1998 foi bolsista de Aperfeiçoamento (CNPq) no CEPEC/CEPLAC, sob orientação do Dr. Jacques H. C. Delabie.

De março de 1998 a fevereiro de 2000 cursou o Mestrado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa, sob orientação da Prof. Dra. Silvia das Graças Pompolo.

Em março de 2000 ingressou no programa de Doutorado em Entomologia, na Universidade Federal de Viçosa, submetendo-se à defesa de tese em fevereiro de 2004.

ÍNDICE

RESUMO	viii
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
1.1 ASPECTOS EVOLUTIVOS DA FAMÍLIA FORMICIDAE – GENERALIDADES	1
1.2 O GÊNERO <i>PACHYCONDYLA</i> (PONERINAE: PONERINI)	4
1.3 CONTRIBUIÇÕES DA CITOGENÉTICA AOS ESTUDOS EVOLUTIVOS	8
1.3.1 A CITOGENÉTICA COMO DISCIPLINA CIENTÍFICA	8
1.3.2 A CITOGENÉTICA COMO FERRAMENTA PARA ESTUDOS EVOLUTIVOS E BIOGEOGRÁFICOS	12
1.3.3 AS TÉCNICAS CITOGENÉTICAS.	14
1.3.4 A ANÁLISE CITOGENÉTICA	17
1.4 CITOGENÉTICA, CONCEITOS DE ESPECIAÇÃO E EVOLUÇÃO APLICADOS À FAMÍLIA FORMICIDAE	20
1.4.1 CITOGENÉTICA DE HYMENOPTERA	20
1.4.2 ESTUDOS CITOGENÉTICOS NA FAMÍLIA FORMICIDAE	21
1.4.3 CONCEITOS DE ESPÉCIE E MODOS DE ESPECIAÇÃO.	29
1.4.4 REARRANJOS CROMOSSÔMICOS E ESPECIAÇÃO	31
1.5 BIBLIOGRAFIA CITADA	33
2. ESTUDOS DE CASOS: FORMICINAE E PONERINAE	47
2.1 TRENDS IN KARYOTYPE EVOLUTION IN THE ANT GENUS <i>CAMPONOTUS</i> MAYR (INSECTA: HYMENOPTERA: FORMICIDAE)	48
2.2 ESTUDO CITOGENÉTICO DE <i>TYPHLOMYRMEX</i> SPP. (PONERINAE: TYPHLOMYRMECINI): UM GÊNERO PRIMITIVO ENTRE AS PONERINAE - UM CASO DE PADRÃO GEOGRÁFICO DE VARIAÇÃO CARIOTÍPICA.	53
2.3 ESTUDO CITOGENÉTICO NO GRUPO <i>PACHYCONDYLA</i> (<i>PACHYCONDYLA</i>)	63

2.4 DIVERSIDADE E EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA NOS GRUPOS-ESPÉCIES <i>PACHYCONDYLA</i> (<i>APICALIS</i>) E <i>PACHYCONDYLA</i> (<i>OBSCURICORNIS</i>)	67
2.5 DIVERSIDADE E EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA NO GRUPO-ESPÉCIE <i>PACHYCONDYLA</i> (<i>VILLOSA</i>)	78
2.6 ESTUDO CARIOTÍPICO DAS ESPÉCIES-IRMÃS <i>PACHYCONDYLA</i> <i>CRENATA</i> E <i>PACHYCONDYLA</i> <i>MESONOTALIS</i>	88
2.7 ESTUDOS CITOGENÉTICOS EM CINCO ESPÉCIES DE <i>PACHYCONDYLA</i> SPP.	92
2.8 ESTUDOS CITOGENÉTICOS SINTÉTICOS EM <i>PACHYCONDYLA</i> SPP. NEOTROPICAIS	99
2.9 CITOGENÉTICA DA TRIBO PONERINI	104
3. DISCUSSÃO	110
3.1 EVOLUÇÃO DO CARIÓTIPO EM FORMICIDAE	110
3.1.1 ANÁLISE POR SUBFAMÍLIA	110
3.2 ANÁLISE CONJUNTA DOS DADOS DISPONÍVEIS SOBRE A FAMÍLIA FORMICIDAE	120
3.3 CONSIDERAÇÕES ESTRUTURAIS E BIOGEOGRÁFICAS SOBRE A EVOLUÇÃO DO CARIÓTIPO EM FORMICIDAE	127
4. CONCLUSÕES	135
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	138
6. ANEXOS	156
6.1 CITOGENÉTICA DE FORMICIDAE	157
6.2 TRABALHOS PUBLICADOS E SUBMETIDOS	176

RESUMO

MARIANO, Cléa Santos Ferreira, D.S., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2004. **Evolução cariotípica em diferentes grupos de Formicidae**. Orientadora: Silvia das Graças Pompolo. Conselheiros: Jacques H.C. Delabie e Lucio Antonio de Oliveira Campos.

Com o objetivo de avaliar a contribuição dos cromossomos no conhecimento dos processos evolutivos em Formicidae, foram realizados estudos citogenéticos em diferentes espécies neotropicais e analisadas informações relativas a citotaxonomia, evolução do cariótipo e padrões de especiação de formigas, focalizando as relações que existem entre a citogenética e a biogeografia. Ênfase foi dada em grupos pertencentes às subfamílias Formicinae (gênero *Camponotus*) e Ponerinae (gêneros *Typhlomyrmex* e *Pachycondyla*). Os resultados contribuíram para uma análise global (focalizando evolução e citogenética), sucessivamente, dos referidos gêneros, da tribo Ponerini, de diversas subfamílias e da família Formicidae no seu conjunto. As espécies dos gêneros *Typhlomyrmex* e *Pachycondyla* foram coletadas nos estados da Bahia, Minas Gerais e São Paulo no Brasil, e em duas localidades na Guiana Francesa. A técnica empregada de coloração convencional proporcionou a caracterização numérica e morfológica dos cariótipos, que variaram de $2n=12-100$. Foram analisadas, entre outros caracteres, a variação de número máximo e mínimo de cromossomos/gênero, as relações entre o número de cromossomos metacêntricos (M) e acrocêntricos (A) e a direção da evolução cariotípica. No gênero *Camponotus*, a evolução do cariótipo segue dois tipos de ciclos de rearranjos cromossômicos: ciclo de inversão-fusão e ciclo de fissão-inversão. A variação cariotípica encontrada em diferentes populações de *Typhlomyrmex rogenhoferi* sugere a ocorrência de um modelo clinal, seguindo portanto um padrão biogeográfico clássico normalmente utilizado para descrever variações em caracteres morfológicos ou de coloração. Dentro dos agrupamentos propostos para as espécies de *Pachycondyla*, o grupo *Pachycondyla (Pachycondyla)* tem as espécies com os mais elevados números cromossômicos, com cromossomos bem pequenos, e na sua maioria, acrocêntricos. As espécies-irmãs *Pachycondyla crenata* e *P. mesonotalis* devem ter sofrido um processo de especiação no qual a alteração morfológica não acompanhou a alteração cariotípica, com cariótipos divergindo apenas na morfologia de um par de cromossomos, e onde a especiação traduz certamente uma adaptação divergente de nicho ecológico. Por isso,

ambas são freqüentemente observadas em simpatria hoje. Esses resultados permitiram propor uma nova hipótese para a evolução do cariótipo em Formicidae baseando-se em conceitos da biogeografia e nas particularidades biológicas desta família de insetos sociais, onde o ponto central é a discussão da importância da estrutura cromossômica do genoma no processo de diferenciação dos taxa em diversas situações nesta família. Com relação à evolução cariotípica da família Formicidae concordamos com a teoria proposta por Imai e colaboradores de que seja muito provável que o cariótipo ancestral dos formicídeos seja composto por um número baixo de cromossomos. Durante o processo evolutivo, este cariótipo sofreu diferentes tipos de ciclos de rearranjos, dos quais as fissões cêntricas e as inversões pericêntricas foram os mais freqüentes. A evolução cariotípica não apresenta um único padrão para todas as subfamílias. Há gêneros com espécies que apresentam cariótipos uniformes e outros muito diversos cariotipicamente. O grau de diversidade cariotípica é mais elevado nas espécies das subfamílias consideradas filogeneticamente mais primitivas (Myrmeciinae e Ponerinae) e diminui nos grupos considerados mais derivados (*Atta* e *Acromyrmex*) e também naqueles que sofreram ampla radiação (*Camponotus* e *Pheidole*). Entre as Ponerinae, existe certamente um número maior do que se imaginava de espécies crípticas de *Pachycondyla* que se encontram com freqüência em simpatria. Alterações cromossômicas têm importância nos processos de especiação, atuando como um mecanismo de isolamento reprodutivo ou quando os rearranjos, ao alterar a morfologia dos cromossomos e, conseqüentemente, a localização dos genes no genoma, alteram também sua expressão. Os estudos citogenéticos são de fundamental importância no entendimento dos processos evolutivos em formigas, em particular dos eventos que levam à diferenciação de novos taxa.

ABSTRACT

MARIANO, Cléa Santos Ferreira, D.S., Universidade Federal de Viçosa, February 2004. **Karyotypical Evolution in several groups of Formicidae**. Adviser: Silvia das Graças Pompolo. Committee members: Jacques H.C. Delabie and Lucio Antonio de Oliveira Campos.

To evaluate the contribution of chromosomal structure to the knowledge of the evolutionary processes among the Formicidae, cytogenetic studies on several neotropical ant species were carried out together with analysis of information relative to cytotaxonomy, karyotype evolution and patterns of ant speciation, focusing on the links which exist between cytogenetics and biogeography. Emphasis was given to some groups belonging to the Formicinae (genus *Camponotus*) and Ponerinae (genera *Typhlomyrmex* and *Pachycondyla*) subfamilies. The results were used for a general analysis (focusing on evolution and cytogenetics), successively, of the referred genera, of the tribe Ponerini, of several subfamilies and of Formicidae family as a whole. Species of the genera *Typhlomyrmex* e *Pachycondyla* were collected in the states of Bahia, Minas Gerais and São Paulo, Brazil, and in two localities of French Guyana. The staining conventional technique was applied for numerical and morphological characterization of the karyotypes, which varied from $2n=12-100$. It was analyzed, among other characteristics, the variation between the minimum and maximum numbers of chromosomes per genus, the relation between the number of metacentric (M) and acrocentric (A) chromosomes and the sense of the karyotypical evolution. In *Camponotus*, the evolution follows two types of cycles of chromosomal rearrangements: cycle of inversion-fusion and cycle of fusion-inversion. The karyotypical variation which was found in different populations of *Typhlomyrmex rogenhoferi* suggests the occurrence of a clinal phenomenon, which thus follows a classical biogeographic pattern normally used to explain variations on morphological or color characters. Among the groupings suggested for the *Pachycondyla* species, the group *Pachycondyla (Pachycondyla)* has the species with the higher, and generally acrocentric, chromosome numbers, all of very small sizes. The sister-species *Pachycondyla crenata* and *P. mesonotalis* have certainly suffered a speciation process in which the morphological modifications did not follow that of the karyotypes, with their karyotypes divergent only by the morphology of one chromosome pair, and where

the speciation translate certainly a divergent adaptation to the ecological niche. For that reason, both are frequently found in sympatry today. These results allowed to formulate a new hypothesis for the evolution of the karyotype in Formicidae, based on biogeographic concepts and on the biological particularities of this family of social insects, where the main point is the discussion about the importance of the chromosomal structure of the genome in taxa differentiation process in distinguished situations in the family. Concerning the karyotypical evolution of the Formicidae family, we agree with the theory formulated by Imai and collaborators in which it is highly probable that a small chromosome number compounded the ancestral karyotype of ants. During the evolutionary process, this karyotype suffered different sorts of cycles of rearrangements where centric fission and pericentric inversion were most frequent. The evolution of the karyotype does not show a unique pattern for the all subfamilies. There are genera that show uniform karyotypes and others very diverse for this point of view. The degree of karyotypical diversity is higher in subfamilies considered as more primitive phylogenetically (Myrmeciinae and Ponerinae) and decreases in the groups seen as more derived (*Atta* and *Acromyrmex*), as well as in those which suffered a large radiation (*Camponotus* and *Pheidole*). Among the Ponerinae, there are certainly a larger number of cryptic *Pachycondyla* than imagined until now, and frequently in sympatric situation. Chromosomal alterations are important in the speciation process, acting as reproductive isolation mechanisms or when the rearrangements, which cause chromosome morphology alteration and, consequently, of the genes localization in the genome, change their expression too. Cytogenetic studies are fundamentally important to understand the evolution processes among ants, and the events that originate new taxa differentiation.

1- INTRODUÇÃO

Temos disponíveis somente indícios dos eventos que influenciaram a evolução dos seres vivos, fragmentos atuais ou passados (fósseis), com os quais tentamos reconstruir o quebra-cabeça dos processos de gênese das espécies modernas. Vemos apenas instantâneos, conseqüências de uma série de acontecimentos que se sobrepuseram. Jamais teremos certeza absoluta do que ocorreu no passado, nem poderemos testemunhar aquilo que suspeitamos que pode acontecer, pois a vida humana é curta demais para poder acompanhar as mudanças adaptativas e evolutivas que acometem os organismos. O que temos embaixo dos nossos olhos são simples retratos que podemos estudar, pequenas provas do que aconteceu num passado remoto, agulhas nos palheiros de um número gigantesco de espécies que talvez nem cheguemos a conhecer e, pior ainda, daquelas espécies já extintas, das quais talvez jamais suspeitemos da existência passada.

1.1 ASPECTOS EVOLUTIVOS DA FAMÍLIA FORMICIDAE – GENERALIDADES

As formigas representam 10 a 25% da biomassa animal nos ecossistemas terrestres (Hölldobler & Wilson, 1990; Grimaldi *et al.*, 1997; Schultz, 2000). A família Formicidae é considerada monofilética e tem origem, no mínimo, no Cretáceo, há cerca de 120 ma (Grimaldi *et al.*, 1997). Todas as espécies são eussociais, formando colônias cujos membros são altamente especializados morfológica e etologicamente (Hölldobler & Wilson, 1990). Como em todos os Hymenoptera, os machos de formigas são produzidos partenogeneticamente e as fêmeas a partir de reprodução sexuada, sendo então diplóides (originam-se de ovos fecundados e possuem dois lotes de cromossomos). Os machos (salvo raras exceções comentadas adiante) são produzidos a partir de ovos não fertilizados, portanto são haplóides, herdando somente o lote de cromossomos maternos. Esse sistema faz com que os machos realizem uma meiose atípica.

A família Formicidae possui cerca de 11.000 espécies descritas, e uma estimativa de mais de 20.000 espécies existentes (Agosti, com. pess.), agrupadas em 15 subfamílias modernas conhecidas (Bolton, 1995; Grimaldi & Agosti, 2000; Ward & Brady, 2003). Apresenta-se distribuída em todas regiões biogeográficas do planeta, salvo oceanos e regiões polares, e as espécies interagem a todos os níveis ecológicos dos ambientes

terrestres, em particular, nas regiões intertropicais. São às vezes consideradas pragas (*Atta* e *Acromyrmex*, por exemplo), agentes de controle biológico (Delabie & Mariano, 2001), ou ainda bioindicadores ambientais de diversidade (Agosti *et al.*, 2000).

A mais antiga publicação específica sobre formigas da época moderna que se tem registro é a de Latreille (1798), com o “Ensaio sobre a história das formigas da França”. Atualmente, estudos relacionados ao seu comportamento, ecologia, morfologia interna, reprodução e taxonomia são extremamente abundantes, sendo os trabalhos publicados sobre formigas relacionados no banco de dados bibliográficos FORMIS2002 com mais de 30.000 referências. Esse grupo de insetos é também utilizado como modelo para estudos tão diversos quanto robótica (Fresneau, 1997), sociobiologia (Wilson, 1980) ou mesmo física (Wajnberg *et al.*, 2000).

O mais primitivo grupo de formigas conhecido, Sphecomyrminae, viveu no Hemisfério Norte a partir de meados do Cretáceo (Grimaldi & Agosti, 2000). A família teve como ancestral provável uma vespa, sendo Vespidae, Scoliidae e Bethyidae os mais prováveis grupos-irmãos das Formicidae (Schultz, 2000). As subfamílias de Formicidae podem ser divididas em dois grupos, de acordo com o período no qual apareceram e iniciaram a diversificação: Myrmicinae, Pseudomyrmecinae, Myrmeciinae, Formicinae, Aneuretinae, Dolichoderinae e Ponerinae apareceram pelo menos no Cretáceo, enquanto o outro grupo, mais recente, é composto pelas subfamílias Apomyrminae, Leptanillinae, Leptanilloidinae, Cerapachyinae, Ecitoninae, Aenictinae e Dorylinae, aparecendo provavelmente no Terciário (Grimaldi & Agosti, 2000).

A distribuição biogeográfica das diferentes subfamílias de formicídeos pode ser assim resumida:

- A subfamília Aenictinae contém um só gênero, que ocorre nas regiões etíopiana, oriental e indo-australiana. Poucas espécies ocorrem nas regiões paleártica e australiana. Essa subfamília é ausente das regiões neártica e neotropical (Bolton, 1994).

- Composta por um gênero e uma só espécie, a subfamília Aenictogitoninae é restrita à região etíopiana (Bolton, 1994).

- O único gênero vivo da subfamília Aneuretinae, *Aneuretus*, é restrito ao Sri Lanka (Bolton, 1994).

- A subfamília Apomyrminae possui um gênero com duas espécies conhecidas no oeste da África (Bolton, 1994).

- A subfamília Cerapachyinae é de distribuição tropical, com quatro gêneros, sendo dois endêmicos nas Américas (Bolton, 1994).

- A subfamília Dolichoderinae é ubíqua, com maior diversidade nos trópicos do Novo e do Velho Mundo e da Austrália (Shattuck, 1992).

- Na subfamília Dorylinae, o único gênero é encontrado nas regiões paleártica, etiopiana, oriental e indo-australiana (Bolton, 1994).

- Os cinco gêneros de Ecitoninae são endêmicos ao Novo Mundo, com predominância na região neotropical (Bolton, 1994).

- A subfamília Formicinae apresenta espécies em todas as regiões zoogeográficas do planeta, devido ao fato do gênero mais comum da subfamília, *Camponotus*, considerado o segundo gênero em número de espécies entre os Formicidae (Wilson, 1976; Bolton, 1995), ser ubíquo. Essa subfamília apresenta gêneros com muita importância econômica e/ou ecológica como *Camponotus*, *Formica*, *Oecophylla* (formigas-tecelã), *Polyergus* e *Rossomyrmex* (formigas escravagistas), e *Myrmecocystus* (formigas pote-de-mel) (Grimaldi & Agosti, 2000).

- A subfamília Leptanillinae é ausente no Novo Mundo. Ocorre nas regiões indo-australiana, paleártica e oriental (Bolton, 1994).

- A subfamília Leptanilloidinae é endêmica à região Neotropical. Dois gêneros são conhecidos (Brandão *et al.*, 1999).

- O grupo que concentra o maior e mais diversificado número de gêneros, a subfamília Myrmicinae, tem o gênero de formigas com o maior número de espécies: *Pheidole*, com distribuição mundial, sendo irregularmente representado em todas as regiões biogeográficas (Wilson, 2003). Essa subfamília é encontrada em todas as regiões zoogeográficas (Bolton, 1994), e apresenta grupos de espécies tão diversos quanto as cultivadoras de fungos (Attini) consideradas entre os mais derivados de todos os artrópodes, predadores especializados (Dacetini), parasitas sociais (*Acromyrmex* sp., os gêneros *Epimyrma* e *Harpagoxenus*), e importantes pragas agrícolas e de ambientes domésticos (*Acromyrmex*, *Atta*, *Monomorium*, *Solenopsis*) (Hölldobler & Wilson, 1990).

- A subfamília Myrmeciinae é atualmente representada por taxa endêmicos da região Australiana, e inclui os gêneros *Myrmecia*, *Prionomyrmex* e *Nothomyrmecia* (Ward & Brady, 2003)

- Com cerca de 34 gêneros, a subfamília Ponerinae também é encontrada em todas as regiões zoogeográficas, principalmente nas regiões intertropicais (Bolton, 1994).

- A subfamília Pseudomyrmecinae é composta por três gêneros assim distribuídos: no Novo Mundo encontram-se *Myrcidris* (endêmico do Brasil) e *Pseudomyrmex*, enquanto no Velho Mundo ocorre *Tetraoponera* (Ward, 1990).

1.2 O GÊNERO *PACHYCONDYLA* (PONERINAE: PONERINI)

O gênero *Pachycondyla* é um dos mais antigos gêneros de formigas conhecido e ainda existente, sendo uma espécie fóssil, *Pachycondyla rebekkae* Rust & Andersen, descrita de formações calcárias dos primórdios do Terciário (\pm 55 milhões de anos) em formações do noroeste da Dinamarca (Rust & Andersen, 1999). Outras seis espécies fósseis do Oligoceno europeu foram também descritas (Bolton, 1995). Quanto à subfamília Ponerinae, ela parece tão antiga quanto outros grupos de formigas já extintos, pois Grimaldi *et al.* (1997) descreveram o gênero *Brownimecia* do âmbar Cretáceo de Nova Jérsei (USA).

O gênero *Pachycondyla* é atualmente de distribuição pantropical com mais de 200 espécies válidas (Bolton, 1995) sendo 52 espécies descritas somente na região neotropical (Lattke, 2003). Após *Gnamptogenys*, *Pachycondyla* é segundo gênero em diversidade entre as Ponerinae desta região. As *Pachycondyla* neotropicais são Ponerinae “clássicas”, com mandíbulas triangulares, de tamanho médio a grande (4-28 mm). São formigas fáceis de serem encontradas, principalmente em regiões de florestas úmidas, mas também em outros tipos de vegetação da região neotropical (Lattke, 2003). Seus ninhos são subterrâneos, instalados em madeiras ocas ou podres no solo ou em árvores, ou ainda são obrigatoriamente associados a epífitas (como por exemplo, *Pachycondyla goeldii* Forel). São geralmente predadores generalistas, mas alguns grupos são especializados na predação de cupins (grupos *Termitopone* e, provavelmente, *Wadeura*) enquanto as espécies arborícolas do grupo *Pachycondyla (villosa)* (segundo a nomenclatura recomendada por

Ogata & Taylor, 1991) são capazes de coletar e transportar exsudatos (honey-dew) de 'Homoptera' (Delabie, 2001).

O gênero *Pachycondyla* foi estabelecido em 1858 por Frederic Smith, tendo como espécie-tipo a formiga neotropical *Pachycondyla crassinoda* (Latreille) designada por Emery (1901). Este último foi o principal ordenador da classificação moderna do conjunto de taxa dos quais será tratado neste capítulo. Apesar do mesmo reconhecer a fragilidade dos seus próprios argumentos, Emery subdividiu *Pachycondyla* em diversos gêneros mantidos até recentemente (Kempf, 1972) e que, progressivamente, voltaram a ser sinonimizados sob *Pachycondyla* em textos mais recentes (Brown, 1973; Bolton, 1995). Apesar disso a justificação formal destas sinonimizações jamais foi publicada devido ao falecimento de W. L. Brown Jr em 1997 que deixou sem conclusão um trabalho desenvolvido por mais de 20 anos que também visava a compreensão das relações filogenéticas entre Ponerini.

A situação taxonômica do gênero *Pachycondyla* continua bastante complexa e ainda existe a possibilidade que este gênero seja na verdade polifilético (Wild, 2002). Apesar da sinonimização não ter sido totalmente resolvida por Brown, há hoje um certo consenso em usar o nome genérico *Pachycondyla* para todas as espécies nele reportado, apesar da freqüente perpetuação dos antigos nomes genéricos seguindo Kempf (1972) e Brandão (1991) em publicações recentes, pelo menos no que se refere às espécies neotropicais, sob a forma de nomes subgenéricos (tais como *Pachycondyla (Neoponera villosa)*).

Apesar de sua não-ortodoxia, esses nomes serão às vezes utilizados a seguir como no exemplo acima, porque oferecem uma grande comodidade de uso no que diz respeito às espécies neotropicais de *Pachycondyla* que podem ser classificadas nos subgrupos seguintes:

Mesoponera: inclui espécies epigéias ou da serrapilheira de médio tamanho [algumas sendo incluídas em *Trachymesopus* em Kempf (1972) e Wild (2002)]. Seu representante no presente estudo é *Pachycondyla (Mesoponera) constricta* (Mayr). É certamente, de todos os grupos de *Pachycondyla* neotropicais, o mais confuso, onde se relegam as espécies não colocadas alhures.

Neoponera: designa um grupo de espécies de *Pachycondyla* originalmente arborícolas e exclusivamente neotropical, que possuem uma carena longitudinal nas genas (Emery, 1901), caractere no entanto mal definido em alguns taxa.

Pachycondyla sensu stricto: forma um pequeno grupo de espécies neotropicais forrageando e nidificando na superfície do solo ou em fragmentos vegetais caídos. São relativamente bem definidos (Kempf, 1961). São, segundo Emery (1901), próximas das *Pachycondyla (Bothroponera)* spp. das demais regiões biogeográficas.

Termitopone: corresponde a um conjunto homogêneo de três espécies predadoras exclusivas de térmitas e que organizam “raids” de caça em cupinzeiros (Wheeler, 1936). Possuem em comum uma cutícula negra, lisa e extremamente brilhante. É nesse grupo de espécies que ficou sinalizado uns dos poucos casos de polimorfismo em Ponerinae (Wheeler, 1936), além da já citada *Typhlomyrmex rogenhoferi* (Brown, 1965).

Wadeura: é outro pequeno grupo de espécies de *Pachycondyla* estritamente subterrâneo, provavelmente predador de cupins. As espécies são extremamente raras, de tamanho médio (4 mm) e possuem espinhos erguidos lateralmente nas tíbias, caractere convergente com outras Ponerinae que forrageiam abaixo do chão (como *Centromyrmex*).

Os estudos citogenéticos realizados sobre espécies neotropicais do gênero *Pachycondyla* dizem respeito à taxa de cada um desses grupos, com exceção de *Wadeura* do qual nenhuma espécie foi encontrada no presente contexto, apesar de ocorrer nas áreas experimentais da CEPLAC (Coleção do Laboratório de Mirmecologia).

Das espécies neotropicais, parece-nos interessante fazer uma série de distinções baseadas em alguns caracteres etológicos e morfológicos que são: 1) o meio de forrageamento e nidificação; 2) o comportamento de caça; 3) a existência da carena genal; 4) a forma do pecíolo. Esse último caractere decorre da observação de que, entre todos os gêneros de formigas, *Pachycondyla* é certamente um dos que mais apresentam variações morfológicas, e certamente estruturais, do pecíolo (na verdade, o segmento abdominal II). Apesar de jamais ter chamado a atenção dos etologistas, essas variações na estrutura do pecíolo têm certamente a ver com a musculatura e as articulações epinoto-pecíolo e pecíolo-segumento abdominal III que garante a mobilidade e flexibilidade do gáster e certamente tem grande importância nas principais funções desse tagma que são: postura, ataque, paralisação, digestão/excreção e estridulação. Conseqüentemente, utilizamos os referidos caracteres para definir grupos naturais de espécies que permitem uma comparação

mais fácil entre taxa e uma aproximação dos mecanismos evolutivos de natureza cromossômica que as dirige.

A idéia de grupos-espécies (segundo definição de Blondel, 1995) em *Pachycondyla* é bastante próxima da utilizada na caracterização das espécies simpátricas do grupo-espécies *Pachycondyla (villosa)* segundo a nomenclatura sugerida por Ogata & Taylor (1991). Essas espécies são bastante parecidas entre si e podem ser consideradas crípticas (dos pontos de vista morfológico e ecológico). Informações disponíveis apontam outros casos de natureza similar no gênero: Longino (2001) apontou um conjunto de espécies em volta de *Pachycondyla unidentata* (Mayr) que notamos *Pachycondyla (unidentata)* e Wild (2002) nos taxa *P. apicalis* e *P. obscuricornis* notados como *Pachycondyla (apicalis)* e *Pachycondyla (obscuricornis)*.

Informações provenientes da coleção do Laboratório de Mirmecologia do CEPEC/CEPLAC-BA (Delabie, com. pess.) sugerem que existem numerosos grupos-espécies mais simplesmente ou similarmente estruturados entre as *Pachycondyla* neotropicais: grupos *Pachycondyla (stigma)*, *Pachycondyla (harpax)*, *Pachycondyla (magnifica)*, *Pachycondyla (metanotalis)*, *Pachycondyla (apicalis-obscuricornis)*, *Pachycondyla (villosa)*, *Pachycondyla (unidentata)*, *Pachycondyla (crenata-mesonotalis)*, *Pachycondyla (venusta)*. Esses grupos incluem taxa simpátricos (*P. crenata* e *P. mesonotalis*) ou alopátricos (as duas espécies relacionadas a *P. venusta*), de grande amplitude geográfica ou de distribuição restrita.

Em nossos estudos, as espécies dos grupos *Pachycondyla (apicalis)* e *Pachycondyla (obscuricornis)* são estudadas juntas por se tratarem de dois taxa obviamente e estreitamente aparentados, assim como a espécie disponível do grupo-espécies *Pachycondyla (unidentata)* conjuntamente ao grupo-espécies *Pachycondyla (villosa)*, supostamente aparentados em razão de diversas características ecológicas, comportamentais e morfológicas.

1.3- CONTRIBUIÇÕES DA CITOGENÉTICA AOS ESTUDOS EVOLUTIVOS

1.3.1- A CITOGENÉTICA COMO DISCIPLINA CIENTÍFICA

Como ciência, a citogenética passou a ser conhecida nos primeiros anos do século passado, com os trabalhos pioneiros de Sulton (1903) e Boveri (1904) (citados por Guerra, 1988). Daí em diante, começou a ser utilizada como ferramenta para a taxonomia, bioquímica, medicina clínica e em melhoramento animal e vegetal. A citogenética inclui por definição qualquer estudo relacionado ao cromossomo como objeto, seja este isolado ou num conjunto (Guerra, 1988). Apesar do estudo da citogenética não ter começado com o estudo dos cromossomos humanos, o formidável interesse clínico despertado por estes há cerca de 40 anos justificou a descoberta e o aperfeiçoamento de diversas técnicas citogenéticas (Macgregor, 1993).

Os estudos citogenéticos contribuem com um conjunto de informações independentes dos caracteres normalmente utilizados em análises filogenéticas. Como os dados bioquímicos, as informações citogenéticas podem revelar diferenças e/ou similaridades não observáveis em nível morfológico. A qualidade da informação citogenética varia do nível morfológico ao molecular, dependendo do tipo de metodologia aplicada aos estudos (Sessions, 1996). Deixa-se claro que a citogenética em si não soluciona problemas: é uma ferramenta poderosa, disponível e muito confiável para estudos sistemáticos e filogenéticos que permite inferir sobre numerosos assuntos da biologia moderna, em particular a evolução, quando as informações que fornecem são comparadas/adicionadas a resultados obtidos com outros métodos de investigação biológica.

Nos diversos estudos em sistemática, filogenia ou evolução, fica fácil caracterizar a contribuição e a importância da citogenética. No texto clássico sobre evolução, Stebbins (1974) afirma que a teoria sintética moderna da evolução reconhece as variações na estrutura e número de cromossomos como um dos três mecanismos que dão suporte à variabilidade genética, além da mutação e as recombinações gênicas, sem as quais não pode ocorrer mudança evolutiva. As mudanças estruturais nos cromossomos que alteram a seqüência dos genes, podem ter profundos efeitos sobre a relação entre recombinação genética e seleção natural (Stebbins, 1974). Ridley (1996) ressalta o papel dos rearranjos

cromossômicos no processo de especiação e apresenta resultados de estudos sobre vertebrados que permitem prever uma relação com o padrão de cruzamento de uma população, sua taxa de especiação e a taxa de mudanças cromossômicas, concluindo que grupos diferentes podem apresentar modelos de especiação e evolução cromossômica distintos.

A origem dos cromossomos eucariontes resulta supostamente de um modelo de cromossomo único, circular, típico de procarionte, que teria se distendido, tornando-se linear, e a partir do qual teriam derivado os diversos tipos de cromossomos (Imai *et al.*, 2002).

A análise de cromossomos mitóticos tem sido muito utilizada para estudos citotaxonômicos em alguns grupos de eucariotos (Imai, 1983; Baimai, 1998). Através do estudo de cariótipos, além do número e morfologia dos cromossomos, é possível inferir sobre diferenciação de espécies, graus de parentesco entre estas, processos evolutivos como especiação simpátrica e/ou alopátrica, e posição filogenética dos taxa estudados, assim como elaborar hipóteses sobre a evolução dos cariótipos e seu papel na especiação (Guerra, 1988).

O papel dos rearranjos cromossômicos no processo de especiação é amplamente discutido por diversos autores (White, 1973; Imai & Crozier, 1980; King, 1993; Spirito, 1998; Imai *et al.*, 2001, 2002). Para King (1993) a variação cariotípica pode ser um importante mecanismo de isolamento na especiação e seu caminho evolutivo é diferente da evolução genética clássica.

Em 1991 Imai classificou os cromossomos de eucariotos de acordo com o padrão de bandamento C, ou seja, a localização de heterocromatina, negligenciando, entretanto, o tratamento com Bário e solução salina, presumidamente necessários para evidenciar o padrão de heterocromatina (Sumner, 1990). Nessa nomenclatura, os cromossomos encontrados em formicídeos são: a) acrocêntricos (A), com um braço; b) metacêntrico (M), com dois braços; e c) pseudoacrocêntricos (A^M), caso especial de cromossomo acrocêntrico, com um braço médio ou grande totalmente heterocromático (Fig. 1).

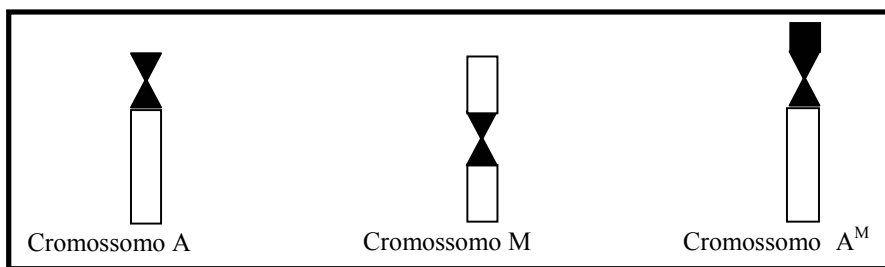


Figura 1: Morfologia de cromossomos segundo Imai (1991)

As alterações nos cariótipos podem ser numéricas e/ou estruturais. As alterações numéricas referem-se à variação no número de cromossomos, e são causadas por rearranjos do tipo Robertsoniano: fissão e fusão cêntricas, que podem, respectivamente, aumentar ou diminuir o número de cromossomos (Imai & Maruyama, 1978). Esses rearranjos acontecem quando, à altura do centrômero, um cromossomo sofre uma quebra, dando origem a dois cromossomos telocêntricos: é a fissão cêntrica. Na fusão cêntrica, o inverso acontece: dois cromossomos acrocêntricos se unem à altura do centrômero, originando, geralmente, um cromossomo metacêntrico (Guerra, 1988) (Fig. 2).

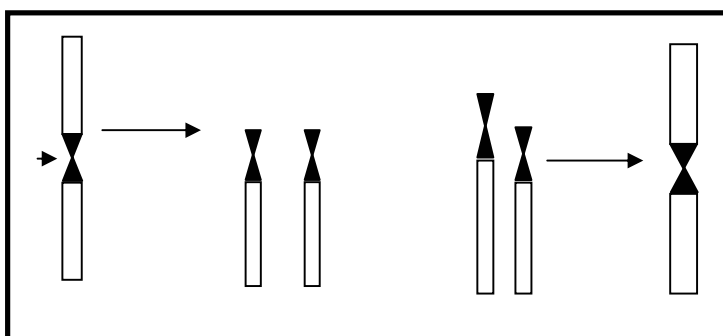


Figura 2: a) Fissão cêntrica; b) Fusão cêntrica

As alterações estruturais são as inversões e translocações. Inversão é o resultado de duas quebras simultâneas no cromossomo e a reunião dos “pedaços quebrados” em ordenação diferente, sem perda de material genético (Imai & Maruyama, 1978). Este tipo de rearranjo também pode ser considerado, às vezes, como uma alteração numérica, pois muda o número de braços cromossômicos: aumenta quando a inversão é do tipo AM (um cromossomo do tipo A sofre quebras e se transforma num cromossomo do tipo M) (Fig. 3), ou diminui o número de braços quando a inversão é do tipo MA (um cromossomo do tipo M sofre uma quebra na região centromérica e se transforma num cromossomo do tipo A)

(Imai & Maruyama, 1978). Inversões do tipo MA são consideradas raras em formicídeos, porque tenderiam a aumentar a ocorrência de interações entre os cromossomos, provável causa de efeitos deletérios (Imai *et al.*, 1988a). As inversões do tipo paracêntricas (fora da região do centrômero) são “cegas” e não são visualizadas por meio das técnicas habitualmente utilizadas (Imai & Maruyama, 1978). As inversões não alteram o número de cromossomos num cariótipo, mas podem ser responsáveis por significativas modificações no genótipo.

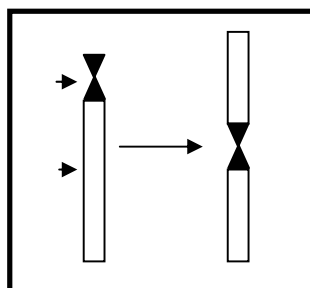


Figura 3: Inversão pericêntrica do tipo AM

As translocações envolvem duas ou mais quebras no cromossomo, a remoção de um segmento de um cromossomo e sua junção a outro cromossomo, homólogo ou não (Macgregor, 1993) e há uma redistribuição do material genético entre os cromossomos (Guerra, 1988). Esse tipo de rearranjo é provavelmente deletério, pois em cariótipos animais é raramente observado (Imai *et al.*, 1977).

A poliploidia é o tipo de variação cromossômica predominante na evolução vegetal (Gould, 1991) e de alguns grupos de invertebrados (Guerra, 1988). O poliplóide pode originar-se de um erro meiótico (não-redução cromossômica) ou de uma endomitose em uma célula precursora da meiose (Guerra, 1988). No entanto, apesar de ter causas determinantes idênticas em qualquer grupo de organismos, os poliplóides são mais comuns em alguns grupos do que em outros. Isso se deve a dois fatos: O primeiro é que alguns organismos têm um equilíbrio gênico tão delicado que não toleram dosagens extras de cromossomos, e o segundo fato é que o poliplóide precisa ter capacidade reprodutiva ou não terá importância evolutiva (Guerra, 1988). A poliploidia é muito mais comum em plantas que em animais (Mayr, 1982; Otto & Whitton, 2000), no entanto já foram observados poliplóides em espécies de insetos, peixes, anfíbios, répteis e mamíferos (Otto & Whitton, 2000). Em insetos, esses autores sinalizam raros casos (Otto & Whitton, 2000;

Packer & Owen, 2001), e Crozier (1975) e Imai *et al.* (1977) descrevem em formigas casos excepcionais de triploidia (*Crematogaster* sp. e *Vollenhovia* sp.) e mesmo tetraploidia (*Camponotus* sp. e *Solenopsis invicta*).

A poliploidia apresenta fatores limitantes que lhe são inerentes. Pode levar a mudanças nos padrões de metabolismo, nas taxas de desenvolvimento, na regulação de genes e na tolerância fisiológica. Isto pode alterar interações bióticas, tolerância ecológica e comportamento reprodutivo (Otto & Whitton, 2000), eventos que podem resultar em especiação, mas que são também prejudiciais à espécie. Segundo Imai *et al.* (1977), é praticamente impossível a poliploidia em formigas em razão da provável constância do tamanho do genoma em toda a família.

Apesar do grande avanço da biologia molecular, a citogenética ainda é uma ferramenta imprescindível ao estudo dos processos evolutivos. Por exemplo, para se discutir sequenciamento de DNA é necessário confirmar, primeiro, a homologia dos cromossomos comparados entre duas espécies e, depois, a homologia dos trechos seqüenciados para, posteriormente, localizar diferenças de bases entre as duas seqüências (Amorim, 1997). Além disso, outras vantagens que os estudos citogenéticos apresentam são: o baixo custo dos reagentes necessários à realização das técnicas, quando comparados com aqueles utilizados em técnicas de biologia molecular, além da rapidez e confiabilidade dos resultados: em um tempo máximo de 24h após a preparação das lâminas, já é possível analisar o número e a morfologia dos cromossomos (Mariano *et al.*, 2003d).

Uma das razões pela qual a citogenética é ainda relativamente pouco utilizada nos estudos de Formicidae deve-se às limitações como coleta e preparação do material: é necessária a coleta completa da colônia, ou de pelo menos uma determinada quantidade de pré-pupas (6 a 10) (Mariano *et al.*, 2003d).

1.3.2- A CITOGENÉTICA COMO FERRAMENTA PARA ESTUDOS EVOLUTIVOS E BIOGEOGRÁFICOS

Informações de natureza citogenética têm sido argumentos freqüentes em estudos evolutivos e biogeográficos de vertebrados e de insetos. Em vertebrados, os principais estudos realizados foram em ratos domésticos e morcegos. O padrão de variação cromossômica em *Mus musculus* é tão distinto dos demais vertebrados, que foi utilizado

como dados primários para a elaboração de dois modelos de especiação propostos por Capana *et al.* (1977). Estudos sobre a ordem Chiroptera, realizados por Baker *et al.* (1985), objetivaram oferecer um melhor conhecimento do significado da evolução cromossômica num grupo de morcegos, por meio da análise de padrões de bandamento G, levando em consideração também a distribuição geográfica do complexo de espécies *Rhogeessa tumida-parvula*. Numerosos estudos citogenéticos também foram realizados em outros grupos de mamíferos (ver Imai, 1983), onde a relação entre alteração do cariótipo e diferenciação das espécies é analisada baseada em dados disponíveis na literatura sobre a classe Mammalia. Mais recentemente, Rieseberg & Livingstone (2003) e Navarro & Barton (2003) estudaram a especiação cromossômica de primatas.

Em insetos, estudos citogenéticos utilizados como ferramenta em estudos evolutivos e biogeográficos foram realizados principalmente nas ordens Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera e Orthoptera. Além desses grupos, os cariótipos de insetos de algumas ordens primitivas, tais como Ephemeroptera (Soldán & Putz, 2000) e Phasmatodea (cinco espécies da família Heteronomiidae) (Marescalchi & Scali, 1993) foram também estudados, oferecendo suporte para novos estudos taxonômicos. Em Diptera, estudos clássicos em Drosophilidae, Simuliidae, Chironomidae e outros grupos (para revisão ver White, 1973) documentaram muitas variações cromossômicas.

Na ordem Diptera, dentre os resultados citogenéticos que foram aplicados à taxonomia podemos citar o trabalho de Bedo *et al.* (1994) onde certos tipos de rearranjos, tais como as inversões, são utilizadas como marcadores para estudos filogenéticos e para avaliação de polimorfismos entre populações. Esses autores analisaram a variação citogenética em *Chrysomya bezziana* (Calliphoridae), a mosca-do-parafuso, parasita obrigatório de mamíferos. O estudo foi feito comparando padrões de bandamentos de cromossomos politênicos em diferentes populações. Os resultados confirmaram esta possibilidade e permitiram a identificação da origem das moscas introduzidas na Austrália (Bedo *et al.*, 1994). Ainda em Diptera, Baimai (1998) analisou a distribuição geográfica e a variação cariotípica (por meio de padrão de bandamento C) em quatro grupos de *Drosophila* e no gênero *Anopheles*, e discute o papel funcional da heterocromatina na diferenciação das espécies.

Os estudos com Orthoptera avaliam principalmente a ocorrência de cromossomos supranumerários relativa à distribuição geográfica de espécies de gafanhoto (Cabrero *et al.*, 1997).

Em 1987, Nur *et al.* estudaram a evolução do cariótipo na família Pseudococcidae (Hemiptera), incluindo dados próprios e oriundos da literatura, e discutiram a composição cariotípica de numerosas taxa dessa família, a partenogênese, as mudanças no número de cromossomos, a poliploidia e a variação cariotípica em diferentes gêneros. Os cromossomos desse grupo se caracterizam por serem holocêntricos: não possuem um centrômero localizado, como os monocêntricos, mas sim a presença de fibras do fuso ligadas em quase toda a extensão do cromossomo (White, 1973; Guerra, 1988). Os resultados relativos às 250 espécies de Pseudococcidae estudadas levaram os autores às seguintes conclusões: a) há uma tendência ao aumento do número cromossômico, simultaneamente observado na família Diaspididae (Hemiptera). Esse aumento pode ter sido causado por fissão, poliploidização, ou uma combinação dos dois processos; b) é provável que mudanças morfológicas possam ser atribuídas a mudanças no número de cromossomos (Nur *et al.*, 1987).

Os rearranjos cromossômicos, responsáveis pela variação nos cariótipos dos organismos, não levam diretamente à especiação. Porém, eles podem desencadear o isolamento reprodutivo (King, 1993).

1.3.3- AS TÉCNICAS CITOGENÉTICAS

Devido à ampla variação dos cariótipos em insetos, diversas técnicas citogenéticas foram adaptadas para estudos sistemáticos e evolutivos, sendo bastante utilizadas principalmente para o estudo de insetos das ordens Coleoptera (Rozek, 1998), Diptera (King, 1993; Macgregor, 1993), Hymenoptera (Baldanza *et al.*, 1999; Hoshiba & Imai, 1993; Imai *et al.*, 1984a; Naito, 1982) e Orthoptera (Cabrero *et al.*, 1997). Técnicas de bandamento são utilizadas para examinar diferenças cromossômicas, uma vez que estas marcam precisamente determinadas regiões dos cromossomos cuja presença, número e localização são parâmetros confiáveis para estudos comparativos (Rozek, 1998). Esses tratamentos oferecem como resultados caracteres discriminantes que podem ser utilizados inclusive em programas de manejos de pragas, e contribuem para a identificação e

caracterização de biótipos, ecótipos e espécies crípticas, que são quase sempre indistintas morfológicamente, mas exibem padrões biológicos e etológicos distintos (Baldanza *et al.*, 1999). Para estudos evolutivos, o bandamento possibilita a observação detalhada das transformações que ocorreram em grupos de espécies próximas que apresentam cariótipos semelhantes (Guerra, 1988). Estes resultados também demonstram diferenças entre cariótipos aparentemente uniformes quando estudados por técnicas convencionais, como visto em espécies de Coleoptera da família Carabidae (Rozek, 1998).

As técnicas de bandamento mais utilizadas no estudo da evolução do cariótipo em formicídeos são: os bandamentos C, NOR, enzimas de restrição, e, em poucos estudos, o bandamento G. Os resultados relativos ao bandamento G são questionados por alguns autores, porque esta técnica nem sempre apresenta repetibilidade (Guerra, 1988), talvez porque não existe a compartimentalização do genoma em domínios discretos ou bandas em cromossomos metafásicos de invertebrados (Holmquist, 1989 citado por Lorite *et al.*, 1996). Em formigas, observações de banda G foram reportadas apenas em *Tapinoma nigerrimum* (Dolichoderinae) (Lorite *et al.*, 1996).

Diferenças detectáveis na heterocromatina em cromossomos mitóticos oferecem um critério utilizável para a separação de espécies crípticas ou muito próximas. Este tipo de bandamento (banda-C) já foi estudado em alguns grupos de Diptera (Baimai, 1998) e de Hymenoptera, mas com o intuito de alcançar um melhor conhecimento da estrutura genética dos cromossomos (Pompolo & Takahashi, 1990; Gomes *et al.*, 1998; Rocha & Pompolo, 1998). Em formigas, poucos estudos utilizaram esse tratamento, com exceção de alguns estudos realizados em espécies da tribo Attini (Murakami *et al.*, 1998) e na espécie de Formicidae *Lasius niger* (Palomeque *et al.*, 1989).

A impregnação com prata permite a localização de regiões organizadoras de nucléolos (NORs) ativas. Este padrão pode ser comparado entre indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes, oferecendo informações de natureza ontogenética e filogenética sobre os padrões de genes de RNA ribossômico (Rozek, 1998). Em formicídeos, estudos que tratam da localização de regiões organizadoras de nucléolos foram realizados em *Lasius* (Palomeque *et al.*, 1989), *Myrmecia* (Imai *et al.*, 1992) e *Tapinoma* (Lorite *et al.*, 1997).

A digestão de cromossomos metafásicos com endonucleases de restrição produz bandamentos cromossômicos (Lorite & Palomeque, 1998). A ação de uma endonuclease de restrição depende da quantidade de alvos em determinada área do cromossomo: quando o número de alvos é alto, pequenos fragmentos de DNA são extraídos durante o tratamento, enquanto que baixas frequências de locais de reconhecimento enzimático produzem maiores fragmentos de DNA que podem ser retidos por proteínas dos cromossomos (Lorite *et al.*, 1999b). A observação de faixas com diferentes intensidades de coloração em relação à digestão enzimática evidencia regiões das quais foram completamente extirpados fragmentos de DNA, os “gaps” (Bianchi *et al.*, 1985 citado por Lorite *et al.*, 1999b). A sensibilidade à enzima DNase I é considerada um indicador efetivo de mudanças na estrutura da cromatina acompanhando a expressão gênica, uma vez que a clivagem pela enzima é aumentada em regiões geneticamente ativas (Lorite *et al.*, 1999a). Como se assume que a cromatina dos eucariotos possui algum grau de compartimentalização, os cromossomos são divididos em fragmentos que são mais ou menos ricos em genes (Lorite *et al.*, 1999a, b). A sensibilidade a determinadas enzimas pode refletir mudanças na estrutura do cromossomo, mas estas não estão necessariamente associadas à distribuição dos genes.

A hibridização *in situ* no DNA cromossômico é uma técnica que permite a detecção específica de cópias de uma única seqüência de ácido nucléico em espécimes biológicos morfológicamente bem preservados. Hibridização *in situ* por fluorescência (FISH) é um método sensível, não-radioisotópico, utilizado para localização de seqüências complementares às sondas em diferentes cromossomos (Larin *et al.*, 1994, citado por Lorite *et al.*, 1997). Além de outras vantagens, a sensibilidade do FISH para cromossomos metafásicos é equivalente à alcançada por hibridização *in situ* utilizando sondas radioativas (Lemieux *et al.*, 1992, citado por Lorite *et al.*, 1997). Apenas cromossomos de algumas espécies do gênero *Myrmecia* foram estudados com essa técnica (Meyne *et al.*, 1995; Hirai *et al.*, 1996). O DNAr pode ser usado como marcador para análise da evolução cariotípica. No complexo de espécies *Myrmecia pilosula*, o número de cromossomos carregando o marcador DNAr 28S aumenta de dois a 10, proporcionalmente ao número de cromossomos (Hirai *et al.*, 1994)

1.3.4- A ANÁLISE CITOGENÉTICA

As análises que resultam dos dados citogenéticos variam de acordo com a abordagem. Os mecanismos que mais hipoteticamente influenciam a evolução do cariótipo são os de fissão, fusão e modal, mas já foi observado que, para muitos dos grupos de organismos estudados, estes mecanismos não são facilmente aplicáveis. São, então, sempre sugeridas novas hipóteses de evolução do cariótipo, estas sempre relacionadas com os processos de especiação alopátrica e isolamento reprodutivo. Em morcegos da família Vespertilionidae, Baker *et al.* (1985) elaboraram uma hipótese sobre relacionamentos evolutivos para essa família baseada na análise cladística de bandamento-G em cromossomos, e testaram as relações propostas de acordo com o resultado obtido com dados de eletroforese.

Uma exceção é a teoria desenvolvida por Imai *et al.* (1988a, 1994) e aplicada no estudo da evolução do cariótipo em eucariotos. Isto é facilmente explicado se for aceita a premissa de que cada grupo de organismos pode seguir diferentes processos de especiação, e conseqüentemente, de evolução cariotípica.

A Teoria da Interação Mínima (TIM) foi desenvolvida por Imai a partir de 1975 numa análise da distribuição dos centrômeros em cromossomos, utilizando dados de cariótipos de mamíferos extraídos da literatura. A partir desse trabalho, foram estudados o significado da localização não aleatória de centrômeros em mamíferos (Imai, 1976) e o papel das inversões na evolução do cariótipo (Imai & Maruyama, 1978). Foram também realizadas análises quantitativas da direcionalidade da evolução do cariótipo em mamíferos e estudos sobre a relação entre alteração cariotípica e diferenciação de espécies (Imai, 1983). Esses trabalhos lançaram as bases para a hipótese da Interação Mínima (Imai *et al.*, 1986) e mais tarde, para a Teoria da Interação Mínima (Imai *et al.*, 1988a), complementada com diversos trabalhos publicados posteriormente (Imai, 1991, 1993; Imai *et al.*, 1994, 2001, 2002). Essa teoria foi formulada a partir de dados citogenéticos de mamíferos, peixes, anfíbios, vegetais e insetos da ordem Hymenoptera e se baseia em três princípios básicos: a) as interações entre os cromossomos acompanhadas de trocas de DNA na fase de paquíteno são importantes para a evolução do cromossomo; b) essas interações são induzidas por mecanismos de crossing-over seguidos de entrelaçamento cromossômico; e c) as interações cromossômicas são predeterminadas, devido à estrutura de rede do núcleo.

Análises teóricas sugerem que as interações cromossômicas capazes de induzir translocações deletérias tendem a ser minimizadas, e o aumento no número de cromossomos por fissão cêntrica seria a consequência disto (Imai *et al.*, 1994).

Uma interpretação gráfica da TIM é possível graças ao auxílio de um cariógrafo (Fig. 4) (Imai & Crozier, 1980; Imai *et al.*, 1994), onde são plotados os números de braços cromossômicos (AN se os organismos forem haplóides e 2AN se forem diplóides) em função do número de cromossomos das espécies estudadas (n para números haplóides e 2n para números diplóides). Essas observações não incluem cromossomos supranumerários. O número haplóide de braços cromossômicos é determinado a partir da soma de cromossomos acrocêntricos (a) mais o dobro dos cromossomos metacêntricos (m) (Imai & Crozier, 1980):

$$AN = a + 2m, \text{ ou } 2AN = 2(a + 2m), \text{ e}$$

$$KN = n + AN, \text{ ou } 2KN = 2n + 2AN$$

Onde AN é o número haplóide de braços cromossômicos, 2AN é este número para cariótipos diplóides, KN e 2KN são os pontos figurados no cariógrafo, haplóide e diplóide, respectivamente.

A distribuição de cada ponto no cariógrafo notada como K (Ka, Kb, etc) é limitada numa área definida por limites traçados a partir de características básicas dos cariótipos: o limite superior é dado por cariótipos compostos exclusivamente por cromossomos do tipo A (borda A), enquanto o limite inferior é definido pelos pontos que representam os cariótipos compostos por cromossomos do tipo M (borda M). A direção da evolução do cariótipo é indicada pela distribuição dos pontos dentro da área do cariograma, e os cariótipos podem mover-se no cariógrafo verticalmente para cima por fissão cêntrica, verticalmente para baixo por fusão cêntrica e horizontalmente, para a direita ou esquerda por inversões pericêntricas (Imai *et al.*, 1994, 2002), partindo do princípio, definido por Imai *et al.* (1994) que os cariótipos ancestrais possuem um número reduzido de cromossomos (Fig. 4).

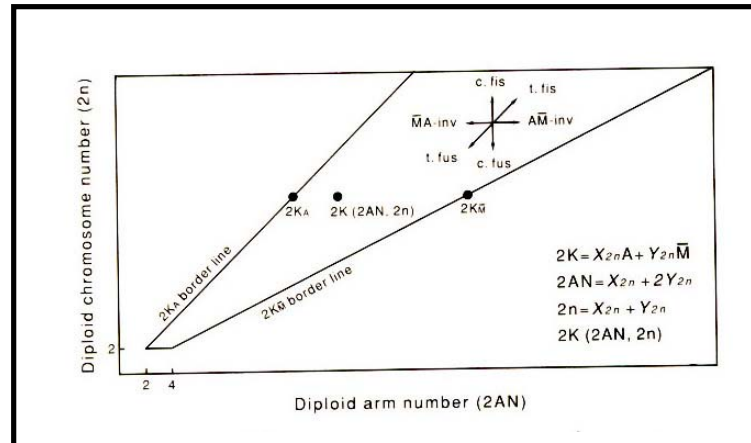


Figura 4: Cariógrafo proposto por Imai *et al.*, 1994

Com exceção do estudo realizado em espécies de *Myrmecia* spp. (Imai *et al.*, 1994), a principal restrição às interpretações de natureza evolutiva é que somente a citogenética dá suporte às conclusões, não sendo realizadas, junto a essas observações, inferências baseadas também em informações taxonômicas e evolutivas tradicionais. Pode-se observar também que, a não ser os diferentes estudos publicados por Imai e seu grupo (Imai *et al.*, 1994, 2001, 2002), e mais recentemente, Mariano *et al.* (2003a), o método cariográfico jamais foi utilizado pelos demais citogeneticistas mundiais, mostrando a parca aprovação que as teorias de Imai sobre a evolução de cromossomos tiveram no desenvolvimento das idéias na comunidade internacional de geneticistas. Porém, esta análise é utilizada aqui por ser essa a única teoria que explica a evolução cariotípica de um grupo com características peculiares (como a eussocialidade, nas formigas) e também porque utilizou apenas dados relativos ao número e morfologia de cromossomos, que são facilmente obtidos e disponíveis na literatura.

1.4- CITOGENÉTICA, CONCEITOS DE ESPECIAÇÃO E EVOLUÇÃO APLICADOS À FAMÍLIA FORMICIDAE

1.4.1- CITOGENÉTICA DE HYMENOPTERA

Os principais estudos citogenéticos realizados até os anos de 1970 na ordem Hymenoptera foram sumarizados por Crozier em 1975. Nesta obra, o enfoque é dado à gênese dos gametas, determinação sexual, e são discutidas diversas considerações evolutivas. Após essa publicação observou-se a multiplicação dos estudos citogenéticos em formicídeos, sobretudo em torno do japonês Hirotami T. Imai.

Estudos citogenéticos em Hymenoptera apontam uma variação no número de cromossomos entre $2n=2$ a $2n=106$ (Mariano *et al.*, 2003c), sendo esses extremos encontrados na família Formicidae, respectivamente em *Myrmecia croslandi* Taylor (Myrmeciinae) (Crosland & Crozier 1986) e *Dinoponera lucida* Emery (Mariano *et al.*, 2003c). Destaca-se também com $2n=94$, *Nothomyrmecia macrops* (Clark) (Myrmeciinae) (Imai *et al.*, 1990). Os maiores números de cromossomos já registrados nas diferentes famílias são os seguintes: Vespidae: $n=34$ (Hoshiba *et al.*, 1989); Andrenidae: $2n=6$; Anthophoridae: $2n=46$; Apidae: $2n=46$; Braconidae: $n=11$; Chrysididae: $n=19$; Colletidae: $2n=32$; Eumenidae: $2n=24$; Halictidae: $2n=32$; Ichneumonidae: $2n=30$; Megachilidae: $n=16$; Pompilidae: $2n=30$; Sphecidae: $2n=48$ (Hoshiba & Imai, 1993) e Aphelinidae: $2n=22$ (Baldanza *et al.*, 1999) (citados por Mariano *et al.*, 2003c). Além destas famílias, existem estudos citogenéticos em espécies das famílias Cephidae ($n = 22-26$), Diprionidae ($n=6-14$), Tenthredinidae ($n=6-21$), Siricidae ($n=8, 13$) e de alguns grupos de espécies de Hymenoptera Parasítica, como Chalcidoidea ($n=5$), Cynipoidea ($n=10$) e Proctotrupeoidea ($n=10$) (In: Crozier, 1975; Gokhman 1997; Gokhman & Quicke 1995). A análise citogenética de diversas espécies de Apidae, Sphecidae e Vespidae foi desenvolvida principalmente no Brasil (Pompolo & Takahashi, 1990; Gomes *et al.*, 1995; Brito *et al.*, 1997; Gomes *et al.*, 1998; Araújo *et al.*, 2001 e Rocha *et al.*, 2003).

Estudos comparativos de cariótipos de diversos grupos de Hymenoptera também foram realizados por Hoshiba & Imai (1993). Cromossomos de 71 espécies de Hymenoptera superiores (Aculeata), pertencendo a 39 gêneros e 13 famílias, oriundos de diversos continentes, foram analisados de acordo com o seu padrão de banda C. Os

resultados sugerem que a evolução de cariótipos de abelhas e vespas direciona-se a partir de um pequeno número de cromossomos metacêntricos, e rearranjos como fusão cêntrica foram detectados, ainda que raramente observados (Hoshiha & Imai, 1993). Outro estudo com vespas que merece destaque foi o trabalho realizado por Hoshiha *et al.* (1989) com cariótipos de 21 espécies de vespas sociais das subfamílias Polistinae e Vespinae. Os dados citológicos obtidos foram utilizados para discutir as relações filogenéticas entre os grupos de vespas sociais (Hoshiha *et al.*, 1989).

Em insetos parasitóides, Hymenoptera de importância econômica que contribuem para o controle de insetos fitófagos e empregados em programas de manejo de pragas, os estudos citotaxômicos foram realizados por Baldanza *et al.* (1999) com 13 espécies de *Encarsia*, um gênero de Aphelinidae que parasita espécies das famílias Aleyrodidae e Diaspididae (Hemiptera). Os resultados citogenéticos são particularmente interessantes, pois estas espécies apresentam muita similaridade nos padrões morfológicos, biológicos e comportamentais, mas possuem características cromossômicas que podem ser empregadas para monitorar diferentes populações depois da sua liberação no campo. Os estudos realizados por Naito (1982) em 180 espécies de Tenthredinidae apontam uma grande uniformidade cariotípica na família, caracterizada pelo baixo número de cromossomos (majoritariamente n=10) (Naito, 1982).

1.4.2- ESTUDOS CITOGENÉTICOS NA FAMÍLIA FORMICIDAE

Os primeiros estudos citogenéticos com formigas relacionavam-se a observações cromossômicas durante a embriogênese, espermatogênese ou oogênese, e inicialmente não se dava uma definição exata do número, nem da morfologia dos cromossomos. Estes trabalhos datam do final do século XIX até o início do século XX, quando se definiu o uso de técnicas mais adequadas para preparações citogenéticas (Imai, 1966).

Diante do grande número de espécies de formigas atualmente descritas, é evidente que ainda é parca a quantidade de informações disponíveis acerca da citogenética. Em Formicidae, a utilização da citotaxonomia é bastante viável uma vez que, como em outros animais, o cariótipo é razoavelmente estável numa determinada espécie (Imai *et al.*, 1977).

Considerada como um grupo monofilético, a família apresenta uma espetacular quantidade de informações cromossômicas se for comparada às demais famílias de

artrópodes proporcionalmente ao número de espécies conhecidas ou mesmo estimado, com 560 taxa estudados em citogenética (Mariano *et al.*, 2003d) (Tabela 1).

Os tipos de cromossomos encontrados em Formicidae são três: acrocêntricos (A), metacêntricos (M) e pseudoacrocêntricos (A^M) (Imai 1991) (Fig. 1).

Registros de cromossomos supranumerários são comuns em formigas (Imai, 1974; Crozier, 1975; Imai *et al.*, 1977; Palomeque *et al.*, 1989; Mariano *et al.*, 2001), na sua maioria, observados em espécies de regiões temperadas. Isto pode ser porque, para uma parte significativa de espécies das regiões Australiana, Oriental, Etiopiana e Neotropical, existem somente informações relativas ao número cromossômico, e raras vezes, à morfologia dos cromossomos. Com exceção de espécies da Austrália e do extremo Oriente, onde Imai e colaboradores realizaram extensos estudos citogenéticos, quase todos os demais estudos deste tipo dizem respeito a espécies da Região Holártica, e limitam-se à composição cariotípica.

SUBFAMÍLIA	GÊNEROS	TAXA	GÊN. MAIS ESTUDADO	VARIAÇÃO
Aenictinae	1	1	<i>Aenictus</i>	2n = 24
Cerapachyinae	3	6	<i>Cerapachys</i>	2n = 28-50
Dolichoderinae	10	53	<i>Iridomyrmex</i>	2n = 10-48
Formicinae	20	150	<i>Camponotus</i>	2n = 16-56
Myrmeciinae	2	14	<i>Myrmecia</i>	2n = 2-94
Myrmicinae	41	165	<i>Pheidole</i>	2n = 8-70
Ponerinae	23	119	<i>Pachycondyla</i>	2n = 8-94
Pseudomyrmecinae	1	2	<i>Tetraponera</i>	2n = 42, 44
Total = 8 subfamílias, 101 gêneros e 560 taxa				

Tabela 1: Síntese dos dados sobre a citogenética da família Formicidae: (Mariano *et al.*, 2003d)

Em relação ao tamanho dos cromossomos, observa-se que, em diversos grupos de formigas, cariótipos com poucos cromossomos ($n \leq 12$) possuem cromossomos grandes, enquanto os cariótipos com maior número de cromossomos ($n \geq 12$) possuem cromossomos menores. Esta regra geral se explica pelo fato de que, apesar do elevado número de cromossomos observado em numerosas espécies, presume-se que não há aumento proporcional no tamanho do genoma, este permanecendo aproximadamente constante (Imai *et al.*, 1977). Este pressuposto reforça a teoria da ocorrência de fissão cêntrica como sendo

um importante evento na evolução do cariótipo e nega a poliploidia como mecanismo de alteração cariotípica em formigas (Imai *et al.*, 1977).

Na subfamília Dolichoderinae, 51 taxa tiveram seus cariótipos definidos. O gênero mais estudado é *Iridomyrmex*, e dos 25 registros para este gênero, apenas 11 espécies foram identificadas em nível específico (Imai, 1969; Crozier, 1970a; Imai *et al.*, 1977, 1983, 1984a, b; Goñi *et al.*, 1981a). O número cromossômico nesta subfamília varia de $2n=10$ a 48 (Tabela 2) (Imai, 1969; Crozier, 1970a e b; Imai *et al.*, 1977, 1983, 1984a, b; Goñi *et al.*, 1981a, b; Hauschteck-Jungen & Jungen, 1983; Lorite *et al.*, 1998a).

Gênero	Nº Espécies	Varição 2n
<i>Bothriomyrmex</i>	2	$2n=22$
<i>Dolichoderus</i>	4	$2n=18, 28, 30/33$
<i>Dorymyrmex</i>	5	$2n=18, 26$
<i>Forelius</i>	1	$2n=32$
<i>Iridomyrmex</i>	25	$2n=14, 16, 18, 22, 48$
<i>Leptomyrmex</i>	1	$2n=24$
<i>Linepithema</i>	1	$2n=16$
<i>Tapinoma</i>	8	$2n=10, 16, 18$
<i>Technomyrmex</i>	6	$2n=16, 28, 30$

Tabela 2: Citogenética de Dolichoderinae.

Na subfamília Formicinae, 150 espécies distribuídas em 20 gêneros foram estudadas (Tabela 3). O gênero mais estudado deste ponto de vista é também um dos mais freqüentes: *Camponotus*, com 65 observações. Espécies de todas as regiões biogeográficas foram estudadas, totalizando cerca de 5% das espécies do gênero, que comporta cerca de 1.000 taxa descritos (Bolton, 1995; Mariano *et al.*, 2003a, b). A variação de número cromossômico na subfamília é de $2n=16-56$, com a ocorrência de praticamente todos os valores intermediários entre esses extremos (Hung, 1969; Rosengren *et al.*, 1980; Lorite *et al.*, 1998b; Mariano *et al.*, 2003a). Enquanto isso, há pouca variação no número de cromossomos em gêneros como *Formica*, *Paratrechina*, *Lasius* e *Acantholepis* (Tabela 3), os gêneros mais variáveis sendo *Camponotus* e *Polyrhachis*.

Gênero	Nº Espécies	Varição 2n
<i>Acantholepis</i>	4	$2n=18$
<i>Acropyga</i>	3	$2n=30, 32$
<i>Anoplolepis</i>	2	$2n=34$
<i>Brachymyrmex</i>	1	$2n=18$

<i>Calomyrmex</i>	1	2n=28
<i>Camponotus</i>	65	2n=18, 20, 24, 26, 28, 32, 34, 38, 40, 44, 46, 50
<i>Cataglyphis</i>	3	2n=52, 54
<i>Formica</i>	21	2n=52, 54, 56
<i>Lasius</i>	11	2n=28, 30
<i>Notoncus</i>	1	2n=44
<i>Oecophylla</i>	1	2n=16
<i>Opisthopsis</i>	1	2n=50
<i>Paratrechina</i>	11	2n=28, 30, 32
<i>Plagiolepis</i>	3	2n=18
<i>Polyergus</i>	1	2n=54
<i>Polyrhachis</i>	12	2n=20, 28, 40, 42, 48
<i>Prenolepis</i>	2	2n=16, 34/36
<i>Prolasius</i>	2	2n=18
<i>Pseudolasius</i>	3	2n=28, 30
<i>Stigmacros</i>	2	2n=20, 38

Tabela 3: Citogenética de Formicinae.

A subfamília *Myrmicinae*, a maior da família em número de espécies, apresenta 40 gêneros e 164 espécies com os cariótipos estudados (Tabela 4). O gênero *Pheidole*, o mais abundante na família Formicidae (Wilson, 2003), foi também o mais estudado das *Myrmicinae* do ponto de vista citogenético, com 54 espécies analisadas. Os números cromossômicos diplóides em *Myrmicinae* variam de $2n=8-70$, com todos os intermediários entre 12 e 50 existentes (Imai, 1966, 1971; Crozier, 1968, 1975; Imai & Kubota, 1972; Hung *et al.*, 1972; Imai *et al.*, 1977, 1984a, b; Goñi *et al.*, 1981b, 1983; Hauschteck-Jungen & Jungen, 1983; Buschinger *et al.*, 1986; Tjan *et al.*, 1986; Douwes *et al.*, 1988; Loiselle *et al.*, 1990; Palomeque *et al.*, 1993; Fadini & Pompolo, 1996; Fadini *et al.*, 1996; Murakami *et al.*, 1998; Lorite *et al.*, 2000). A tribo Attini foi objeto de uma recente análise citogenética (Pompolo & Mariano, 2003), onde foram comparados a condição filogenética derivada da tribo e os subsídios fornecidos pela citogenética: os resultados se sobrepõem, pois mostram a uniformidade cariotípica dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* que tinham sido coletados no Panamá, Uruguai ou no Brasil. Isto fortalece a idéia dos Attini “superiores” dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta*, considerados os mais derivados da tribo, e que teriam se diferenciado recentemente, tendo uma origem provavelmente Terciária (Pompolo & Mariano, 2003).

Gênero	N^o Espécies	Varição 2n
<i>Acanthomyrmex</i>	1	2n=24
<i>Acromyrmex</i>	6	2n=38
<i>Aphaenogaster</i>	11	2n=22, 32, 34, 46
<i>Apterostigma</i>	3	2n=20, 24
<i>Atta</i>	4	2n=22
<i>Cardiocondyla</i>	2	2n=22, 28
<i>Cephalotes</i>	2	2n=22, 32
<i>Colobostruma</i>	1	2n=28
<i>Crematogaster</i>	8	2n=24, 26, 36, 50, 56/58
<i>Cyphomyrmex</i>	2	2n=20, 32
<i>Epimyрма</i>	2	2n=20
<i>Epopostruma</i>	2	2n=20
<i>Eurhopalothrix</i>	1	2n=18
<i>Harpagoxenus</i>	1	2n=20
<i>Kyidris</i>	1	2n=56
<i>Lophomyrmex</i>	2	2n=38
<i>Leptothorax</i>	11	2n=14, 18, 22, 24, 26, 34/46
<i>Manica</i>	1	2n=44
<i>Meranoplus</i>	1	2n=16
<i>Messor</i>	3	2n=41, 44
<i>Monomorium</i>	16	2n=6, 20, 22, 34, 38, 42, 70
<i>Mycetarotes</i>	2	2n=14, 54
<i>Mycocepurus</i>	1	2n=8
<i>Myrmecina</i>	6	2n=28, 66, 68
<i>Myrmica</i>	7	2n=46, 48
<i>Myrmicaria</i>	2	2n=44
<i>Oligomyrmex</i>	10	2n=26, 32, 34, 36, 38, 44
<i>Orectognathus</i>	1	2n=30
<i>Pheidole</i>	54	2n=12, 18, 20, 28, 32, 37/39, 42
<i>Pheidologeton</i>	2	2n=42
<i>Podomyrma</i>	1	2n=49/51
<i>Pogonomyrmex</i>	3	2n=32, 36, 60
<i>Pristomyrmex</i>	1	2n=24
<i>Pyramica</i>	2	2n=38
<i>Sericomyrmex</i>	1	2n=50
<i>Solenopsis</i>	2	2n=32
<i>Stenammas</i>	2	2n=8, 40
<i>Strongylognathus</i>	1	2n=28
<i>Strumigenys</i>	2	2n=22, 44
<i>Tetramorium</i>	13	2n=14, 20, 22, 24, 26, 28, 35/36
<i>Trachomyrmex</i>	2	2n=12, 18
<i>Triglyphothrix</i>	2	2n=14
<i>Trigonogaster</i>	1	2n=24
<i>Vollenhovia</i>	3	2n=36, 40
<i>Xyphomyrmex</i>	1	2n=20

Tabela 4: Citogenética de Myrmicinae.

O gênero *Myrmecia* é o representante da subfamília Myrmeciinae e também da família Formicidae que tem o cariótipo mais detalhadamente estudado. Das 89 espécies de *Myrmecia* descritas, 13 foram objetos de intensivos estudos citogenéticos (Imai *et al.*, 1977, 1988b, 1992, 1994; Imai & Taylor, 1986, 1989; Taylor, 1991; Meyne *et al.*, 1995; Hirai *et al.*, 1996) (Tabela 5). A variação cromossômica encontrada é a mais alta em Formicidae, levando em conta o baixo número de espécies estudadas: 14 (incluindo *Myrmecia* spp. e *N. macrops*) com $2n=2-94$ (*Myrmecia croslandi* e *Nothomyrmecia macrops*, respectivamente).

Gênero	Nº Espécies	Variação 2n
<i>Myrmecia</i>	13	$2n=2-84$
<i>Nothomyrmecia</i>	1	$2n=94$

Tabela 5: Citogenética de Myrmeciinae.

A maioria das espécies do gênero *Myrmecia* nidifica no solo, sendo bastante agressivas e com uma visão bem desenvolvida (Clark, 1951). Esta subfamília está representada exclusivamente na Austrália, exceto por uma espécie endêmica da Nova Caledônia (presumidamente extinta recentemente) e uma espécie australiana introduzida na Nova Zelândia (Clark, 1951; Taylor, 1987, 1991; Ogata, 1991; Ogata & Taylor, 1991). Reúne espécies que possuem características bastante primitivas dos pontos de vista morfológico, comportamental e molecular (Ward & Brady, 2003).

O complexo de espécies *Myrmecia (pilosula)* começou a ser estudado por Imai *et al.* (1977) [Ogata e Taylor (1991) definem como complexos de espécies um conjunto de espécies estreitamente aparentadas, de difícil distinção morfológica, e se valem do artigo 6 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1985) para utilizar a forma *Myrmecia (pilosula)* para designar o conjunto de espécies do gênero *Myrmecia* que são dificilmente distinguíveis umas das outras, e estudadas por Imai *et al.* (1994) do ponto de vista citogenético].

Myrmecia pilosula, descrita originalmente como uma espécie única, é constituída de fato por várias espécies-irmãs, com número cromossômico variando de $2n=2$ a 32 (Imai *et al.*, 1994). Resultados de estudos de distribuição geográfica e de taxonomia, aliados aos dados citogenéticos, possibilitaram a diferenciação de cinco novas espécies no gênero, sendo a mais famosa formiga deste grupo *M. croslandi* com $n=1$ (Imai *et al.*, 1994). Os cariótipos encontrados para o gênero mostram que, simultaneamente ao aumento do

número de cromossomos, há uma diminuição do seu tamanho, corroborando a teoria de Imai *et al.* (1988a).

No complexo de espécies *Myrmecia (pilosula)*, há cinco espécies citologicamente distintas, com $2n=2-32$, e diversos híbridos, formando um total de 26 cariótipos descritos (Imai *et al.*, 1994). Geralmente são alopátricas, mas existem formas simpátricas tais como *M. croslandi* e *M. haskinsorum*. Os cariótipos haplóides dos híbridos são de dois tipos: $n=5, 14$. Esses híbridos apresentam polimorfismos de fusão e, segundo os autores, representam retrocruzamentos entre a verdadeira *M. pilosula* e outros híbridos (Imai *et al.*, 1994).

A evolução do cariótipo nesse grupo foi analisada de acordo com a Teoria da Interação Mínima (Imai *et al.*, 1988a, 1994). Os rearranjos cromossômicos detectados em *Myrmecia* foram fissões, inversões AM e fusões. A evolução do cariótipo aconteceu através do aumento no número de braços de cromossomos (2AN) e de número de cromossomos (2n), por inversão AM ou fissão cêntrica, e com frequentes mas temporárias reduções de números de cromossomos por fusões cêntricas (Imai *et al.*, 1994). Esse padrão de evolução não é comum a todas as espécies, mas se aplica aos híbridos do complexo *Myrmecia (pilosula)*. Os caminhos evolutivos seguidos pelos cariótipos nas espécies *M. croslandi*, *M. imaii*, *M. banksi*, a verdadeira *M. pilosula* e *M. haskinsorum*, são distintos uns dos outros (Imai *et al.*, 1994).

Para a subfamília Ponerinae existem informações citogenéticas sobre 119 espécies, distribuídas em 23 gêneros (Tabela 5). Os números cromossômicos variam entre $2n=8-106$, variação considerável se for comparada com as demais subfamílias, salvo Myrmeciinae. O gênero mais estudado é *Pachycondyla* (38 espécies, incluindo o presente estudo). Este gênero também apresenta algumas espécies com polimorfismos cromossômicos relacionados à distribuição geográfica. Na subfamília Ponerinae, observa-se uma evidente relação entre número de cromossomos no cariótipo e seu tamanho: cariótipos com muitos cromossomos pequenos, ou cariótipos com grandes cromossomos em baixo número. Como também já foi observado nas subfamílias Formicinae e Myrmicinae, há um aumento gradual no número de cromossomos; a variação desse número não se verifica em “saltos” mas aparentemente é contínua.

Gênero	Nº Espécies	Varição 2n
<i>Amblyopone</i>	3	2n=38, 44, 48
<i>Anochetus</i>	10	2n=24, 28, 30, 34, 38
<i>Centromyrmex</i>	1	2n=44
<i>Cryptopone</i>	3	2n=12, 18, 28
<i>Diacamma</i>	6	2n=14, 30, 36, 44, 66
<i>Dinoponera</i>	1	2n=106
<i>Discothyrea</i>	1	2n=30
<i>Ectatomma</i>	2	2n=36, 44
<i>Gnamptogenys</i>	7	2n=34, 36, 42, 44, 68
<i>Heteroponea</i>	2	2n=22, 24
<i>Hypoconera</i>	8	2n=24, 36, 38
<i>Leptogenys</i>	14	2n=26, 30, 32, 38, 46, 48, 52, 54
<i>Mystrium</i>	1	2n=32
<i>Proceratium</i>	1	2n=48
<i>Odontomachus</i>	8	2n=30, 32, 44
<i>Odontoponera</i>	2	2n=42, 46
<i>Pachycondyla</i>	38	2n=12, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 34, 36, 38/40, 42, 48, 52, 76
<i>Platythyrea</i>	2	2n=18, 94
<i>Ponera</i>	5	2n=8, 12
<i>Prionopelta</i>	1	2n=34
<i>Probolomyrmex</i>	1	2n=28
<i>Rhytidoponera</i>	8	2n=24, 32
<i>Typhlomyrmex</i>	2	2n=20, 32

Tabela 6: Citogenética de Ponerinae.

Outras subfamílias, Aneuretinae, Cerapachyinae e Pseudomyrmecinae (Tabela 7), tiveram poucas espécies estudadas do ponto de vista citogenético. Em geral isto é devido ao fato de que colônias dessas espécies com material adequado aos estudos citogenéticos não são fáceis de serem encontradas.

Subfamília/Gênero	Nº Espécies	Varição 2n
Cerapachyinae/ <i>Cerapachys</i>	4	2n = 28, 46, 50
Cerapachyinae/ <i>Cylindromyrmex</i>	1	2n = 34
Cerapachyinae/ <i>Sphinctomyrmex</i>	1	2n = 45/46
Aenictinae/ <i>Aenictus</i>	1	2n = 24
Pseudomyrmecinae/ <i>Tetraoponera</i>	2	2n = 42, 44

Tabela 7: Citogenética de Cerapachyinae, Aenictinae e Pseudomyrmecinae.

Existe pouca variação no número cromossômico nas subfamílias consideradas derivadas. Isso foi verificado em Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae, quando comparamos estes dados com aqueles obtidos nas subfamílias Ponerinae e Myrmeciinae.

Grupos de espécies sem polimorfismo cromossômico ou com pequenas variações intra ou interespecíficas foram considerados cariotipicamente estáveis (como em abelhas, grupos de Formicinae e Myrmicinae) porque presume-se que começaram a evoluir recentemente (Pompolo & Mariano, 2003).

1.4.3- CONCEITOS DE ESPÉCIE E MODOS DE ESPECIAÇÃO

Um conceito clássico afirma que espécie é um conjunto de populações naturais que se cruzam e são reprodutivamente isoladas de outros grupos (Mayr, 1982). No entanto, não há consenso sobre essa definição. A controvérsia ocorre mais em nível teórico do que prático. Taxonomistas definem espécies pela identificação de caracteres morfológicos. Para dar uma definição formal de espécie a um organismo, são procurados caracteres comuns a todos (ou tanto quanto possível) os membros da espécie a ser definida (Ridley, 1996).

Diversos conceitos de espécie, nos níveis biológico, evolutivo, ecológico, fenético, filogenético e gênico são discutidos por vários autores (Mayr, 1982; King, 1993; Ridley, 1996; Brown & Lomolino, 1998; de Queiroz, 1998; Wu, 2001). Uma interessante observação é feita por Mayr, para quem “a especiação é um processo em andamento; a análise de uma espécie que existe neste instante do tempo pode revelar uma fração da variação, com espécies apresentando profundas diferenças morfológicas entre elas, com todos os estágios de diferenciação, até aquelas populações que estão começando a divergir e estão mostrando os estágios iniciais desse processo” (citado por King, 1993).

Dentre os conceitos de agrupamentos de espécies podemos citar os conceitos de grupo-espécies, super-espécies e alo-espécies.

Para Blondel (1995), grupo-espécies é um grupo monofilético de espécies estreitamente aparentadas cujo isolamento reprodutivo autoriza a simpatria. O termo super-espécies representa um grupo monofilético de espécies que se substituem geograficamente (alopátricas) mas são muito diferenciadas para serem incluídas na mesma espécie. Alo-espécies são unidades taxonômicas alopátricas de espécies bem definidas mas ainda muito próximas para poderem existir em simpatria (existe exclusão competitiva).

Assim como o conceito de espécies, a formação destas também é bastante discutida. Diversos autores consideram elementos distintos como indispensáveis na formação de

novas espécies. Para Ridley (1996), o evento crucial para a origem de uma nova espécie é o isolamento reprodutivo. Três tipos de especiação são discutidos atualmente: especiação alopátrica, quando uma espécie deriva de um ancestral por meio de isolamento geográfico; especiação parapátrica, onde uma espécie deriva de uma população ancestral geograficamente contígua; especiação simpátrica, quando uma espécie deriva de uma ancestral dentro da mesma área de distribuição geográfica (Ridley, 1996). Além disso, é considerada também especiação filética e estasiopátrica (King, 1993; Brown & Lomolino, 1998).

A especiação por alopatria é *a priori* o processo de especiação mais simples e frequente. Ocorre quando as populações são geograficamente isoladas, a deriva genética de cada uma é independente e o fluxo gênico entre elas é totalmente eliminado (Rosenzweig, 1995; Brown & Lomolino, 1998). O isolamento geográfico pode ocorrer por dois extremos: vicariância e efeito do fundador (Brown & Lomolino, 1998). Durante muito tempo esse mecanismo era o único tipo de especiação aceito.

A especiação simpátrica refere-se à formação de duas ou mais espécies descendentes de uma única espécie ancestral, todas ocupando o mesmo espaço geográfico. Esse tipo de especiação não apresenta nenhum grau de variação geográfica; não há clinas ou zonas híbridas; a especiação acontece devido à segregação temporal, ecológica, ou comportamental (Mayr, 1982). Alguns autores caracterizam a especiação simpátrica de diversas maneiras: para Savolainen & Vepsäläinen (2003), esse tipo de especiação é de origem ecológica, mediada por competição de habitat e recursos, ou por troca e formação de novos hospedeiros. Também se presume que ocorre muito rapidamente, e envolve menor quantidade de *loci* que a especiação alopátrica. O principal motor desse evento é o isolamento reprodutivo e, dentre os taxa que se originaram simpatricamente, os autores destacam peixes, insetos herbívoros e lagartos (Savolainen & Vepsäläinen, 2003). Esse processo de especiação é dividido em dois tipos: instantânea e gradual (Mayr, 1982). Para a ocorrência da especiação simpátrica instantânea são listadas as seguintes possibilidades: hermafroditismo (comum em alguns grupos de animais), formação de esporos (não ocorre em animais), partenogênese, poliembrionia, inter-cruzamento obrigatório e a ocorrência de uma “epidemia” de mutações similares ao mesmo tempo. A especiação simpátrica gradual pode acontecer por meio da formação de raças biológicas ou ecológicas que continuam a

acumular diferenças que levam a um nível de distinção de espécies (Mayr, 1982). Nesse processo, a formação de raças cromossômicas seria um tipo de isolamento reprodutivo que leva à especiação. Brown & Lomolino (1998) classificam a especiação simpátrica em disruptiva, que atua ao longo de um gradiente ambiental, ou por mudanças cromossômicas que acontecem durante a meiose. Um dos mais convincentes casos de especiação simpátrica envolve populações de peixes que sofreram divergência e radiação adaptativa em lagos isolados. As diferenças são relativas ao tempo em que o isolamento permaneceu e como a diferenciação aconteceu. Um dos casos mais conhecidos é o dos ciclídeos no Lago Vitória, na África: os peixes ficaram isolados por dezenas de milhares a milhões de anos, e atualmente a fauna desse lago é composta por mais de 300 espécies aparentadas, todas endêmicas (Brown & Lomolino, 1998).

Se a especiação simpátrica acontece realmente em animais é uma questão ainda controversa (Berlocher, 1998) e as discussões são, na maioria das vezes, especulativas. No entanto, para alguns autores, este tipo de especiação tem ampla ocorrência (White, 1973; Mayr, 1982; King, 1993; Blondel, 1995).

1.4.4- REARRANJOS CROMOSSÔMICOS E ESPECIAÇÃO

Os rearranjos cromossômicos têm importância no processo de especiação como causa primária do isolamento reprodutivo, e as inversões e translocações são rearranjos que possuem um papel muito importante na especiação simpátrica (White, 1973). Como não alteram o número de cromossomos nem a quantidade de genes, são mais prováveis de serem fixados na população.

Os rearranjos seletivamente neutros são aqueles que mais contribuem para a evolução dos cromossomos, como a fusão cêntrica que, por esta razão, é um dos principais rearranjos na evolução cromossômica (Imai et al., 1994). Porém, há informações sugerindo que esta nem sempre é seletivamente neutra, como no caso dos machos do rato europeu, onde a incidência da não-disjunção em heterozigotos com uma só fusão é de 4-28%, enquanto que, nos indivíduos com múltiplas fusões, este valor atingiria 100% (Imai *et al.*, 1994).

A translocação recíproca é o tipo de rearranjo mais deletério que existe porque mais de 50% dos gametas se tornam desbalanceados por causa da não-disjunção. Isso significa

que, se esse tipo de rearranjo ocorre na natureza, ele é rapidamente eliminado por seleção natural. A frequência de translocações recíprocas é reduzida drasticamente em cariótipos com alto número de cromossomos, e isto indica que o aumento no número de cromossomos por fissão cêntrica pode ser evolutivamente adaptativo (Imai et al., 1977).

O presente estudo teve como objetivo principal utilizar os resultados citogenéticos no conhecimento dos processos evolutivos em Formicidae, com ênfase em grupos pertencentes às subfamílias Formicinae e Ponerinae. Foram analisadas sobretudo as informações relativas a citotaxonomia, evolução do cariótipo e padrões de especiação de formigas, focalizando as relações que existem entre a citogenética e a biogeografia.

A ordenação da tese em capítulos com diferentes estudos de casos justifica-se porque: a) O gênero *Camponotus*, além de pertencer a uma subfamília considerada derivada, tem a mais ampla distribuição geográfica da família Formicidae; b) O gênero *Typhlomyrmex* é um dos gêneros morfológicamente mais primitivos de Ponerinae; c) O estudo de *Pachycondyla (villosa)* justifica-se pelo fato de este ser um caso de espécies em simpatria; d) O grupo-espécies *Pachycondyla (apicalis)-Pachycondyla (obscuricornis)* é um caso de dois grupos-irmãos, constituídos por espécies simpátricas; e) O estudo de *P. crenata-P. mesonotalis* é um caso de duas espécies-irmãs. Além disso, será feita uma análise global do grupo *Pachycondyla*, da tribo Ponerini e da evolução cariotípica e seus mecanismos em Formicidae.

1.5 BIBLIOGRAFIA CITADA

- AGOSTI, D.; MAJER, J.D.; ALONSO, L.E. & SCHULTZ, T.R., eds. 2000. *Ants: Measuring and monitoring biological diversity*. Smithsonian Institution, Washington DC. 280p.
- AMORIM, D.S. 1997. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. 2^a ed. Holos Editora. Ribeirão Preto, São Paulo. 276p.
- ARAÚJO, S.M.S.R.; POMPOLO, S.G.; PERFECTTI, F. & CAMACHO, J.P.M. 2001. Integration of a B chromosome into the A genome of a wasp. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268, 1127-1131.
- BAIMAI, V. 1998. Heterochromatin accumulation and karyotypic evolution in some dipteran insects. *Zool. St.* 37 (2): 75-88.
- BAKER, R.J.; BICKHAM, J. & ARNOLD, M.L. 1985. Chromosomal evolution in *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae): Possible speciation by centric fusions. *Evolution*. 39 (2), 233-243.
- BALDANZA, F.; GAUDIO, L. & VIGGIANI, G. 1999. Cytotaxonomic studies of *Encarsia* Förster (Hymenoptera: Aphelinidae). *Bull. Entomol. Res.* 89, 209-215.
- BEDO, D.G.; SPRADBERY, J.P. & MAHON, R.J. 1994. Cytogenetic variation in natural populations of the Old World screwworm fly *Chrysomya bezziana* (Diptera: Calliphoridae). *Genome*. 37, 390-398.
- BERLOCHER, S.H. 1998. Can sympatric speciation via host or habitat shift be proven from phylogenetic and biogeographic evidence? In: *Endless Forms*. Species and speciation. Ed. By: DJ Howard and SH Berlocher. Oxford University Press. New York. 470 p.
- BLONDEL, J. 1995. *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson. Paris. 297p.
- BOLTON, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the World*. Harvard University Press. Cambridge, MA. 222p.

- BOLTON, B. 1995. *A new general catalogue of the ants of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 504p.
- BRANDÃO, C.R.F. 1991. Adendos ao Catálogo Abreviado das Formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Brasil. Entomol.* 35: 319-412.
- BRANDÃO, C.R.F.; DINIZ, J.L.M.; AGOSTI, D. & DELABIE, J.H.C. 1999. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Syst. Entomol.* 24: 17-36.
- BRITO, R.M.; COSTA, M.A. & POMPOLO, S.G. 1997. Characterization and distribution of supernumerary chromosomes in 23 colonies of *Partamona helleri* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Brazil. J. Genet.* 20, 2, 185-188.
- BROWN, Jr, W.L. 1965. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Zool. Comp. Harvard Colleg.* 122: 145-230.
- BROWN Jr, W.L. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. In: *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. 47-68.
- BROWN, J.H. & LOMOLINO, M.V. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates. USA. 691p.
- BUSCHINGER, A. 1986. Evolution of social parasitism in ants. *Trends Ecol. Evol.* 1: 155-160.
- CABRERO, J.; LÓPEZ-LEÓN, M.D.; GÓMEZ, R.; CASTRO, A.J.; MARTÍN-ALGANZA, A. & CAMACHO, J.P.M. 1997. Geographical distribution of B chromosomes in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*, along a river basin, is mainly shaped by non-selective historical events. *Chromosome Res.* 5, 194-198.
- CAPANNA, E.; CIVITELLI, M.V. & CRISTALDI, M. 1977. Chromosomal rearrangements, reproductive isolation, and speciation in mammals. The case of *Mus musculus*. *Boll. Zool.* 44:213-246.
- CLARK, J. 1951. *The Formicidae of Australia. Subfamily Myrmeciinae*. Melbourne: CSIRO 1. 230 pp.

- CROSLAND, M.W.J. & CROZIER, R.H. 1986. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes. *Science*. 231: 1278.
- CROZIER, R.H. 1968. The chromosomes of three Australian dacetine ants species (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 75 (1): 87-90.
- CROZIER, R.H. 1970a. Karyotypes of twenty-one species (Hymenoptera; Formicidae), with reviews of the know ant karyotypes. *Can. J. Genet. Cytol.* 12: 109-128.
- CROZIER, R.H. 1970b. Pericentric rearrangement polymorphism in a North American dolichoderine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Can. J. Genet. Cytol.* 12: 541-546.
- CROZIER, R.H. 1975. *Animal Cytogenetics*. Ed. By: B. John, H. Bauer, S. Brown, H. Kayano, A. Levan & M. White. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 3. 94 p.
- DE QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In: *Endless Forms*. Species and speciation. Ed. By: DJ Howard and SH Berlocher. Oxford University Press. New York. 470 p.
- DELABIE, J.H.C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neot. Entomol.* 30: 501-516.
- DELABIE, J.H.C. & MARIANO, C.S.F. 2001. Papel das formigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) no controle biológico natural das pragas do cacaueteiro na Bahia: síntese e limitações. *Proceedings, XIII International Cocoa Research Conference, Volume 1*, (Kota Kinabalu, Sabah, Malásia, 2000), Cocoa Producer's Alliance, Lagos, Nigéria, 2001, 725-731.
- DOUWES, P.; JESSEN, K. & BUSCHINGER, A. 1988. *Epimyrma adlerzi* sp. n. (Hymenoptera: Formicidae) from Greece: morphology and life history. *Entomol. Scand.* 19: 239-249
- EMERY, C. 1901. In: Wytsman, P. *Genera Insectorum*. Hymenoptera, Fam. Formicidae, Subfam. Ponerinae. 118: 124 p. Bruxelles.
- FADINI, M.A.M. & POMPOLO, S.G. 1996. Cytogenetics of some species of the tribe Attini (Hymenoptera, Formicidae) from the region of Viçosa, MG. *Brazil. J. Genet.* 19, 1: 53-55.

- FADINI, M.A.M.; MAYHÉ-NUNES, A.J. & POMPOLO, S.G. 1996. Citogenética de duas espécies do gênero *Mycetarotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Brazil. J. Gen.* 19 (Suppl) 3: 126.
- FORMIS*: A Master Bibliography of Ant Literature, 2002, Sanford D. Porter, Compiler.
- FRESNEAU, D. 1997. Des fourmis réelles aux fourmis virtuelle et aux robots sociaux: Le paradigme des insectes sociaux em intelligence collective. *Mirmecologia Tropical* (Anais do VI International Pest Ant Symposium & XIII Encontro de Mirmecologia) Ilhéus-BA. 190p.
- GOKHMAN, V.E. 1997. Karyology of parasitic Hymenoptera: Current state and perspectives. In: *4th International Hymenoptera Conference*. (Ed by Austin , D. & Dowton) Canberra. pp: 198-206.
- GOKHMAN, V.E & QUICKE, D.J.L 1995. The last twenty years of parasitic Hymenoptera karyology: an update and phylogenetic implications. *J. Hym. Res.* 4:41-46.
- GOMES, L.F.; BRITO, R.M.; POMPOLO, S.G.; CAMPOS, L.A.O. & PERUQUETTI, R.C. 1998. Karyotype and C- and G-banding patterns of *Eufriesea violácea* (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). *Hereditas.* 128: 73-76.
- GOMES, L.F.; POMPOLO, S.G. & CAMPOS, L.A.O. 1995. Cytogenetic analyses of three species of *Trypoxylon* (*Trypoxylon*) (Hymenoptera, Sphecidae, Larrinae). *Rev. Brasil. Genet.* 18, 2, 173-176.
- GOÑI, B.; IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; KONDO, M.; YONG, H. & THO, Y.P. 1981a. Chromosome observations on tropical ants in western Malaysia and Singapore. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 32: 71-73.
- GOÑI, B.; ZOLESSI, L.C. & IMAI, H.T. 1981b. Chromosome observations of some Uruguayan ants. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 32: 69-70.
- GOÑI, B.; DE ZOLESSI, L.C. & IMAI, H.T. 1983. Karyotypes of thirteen ant species from Uruguay (Hymenoptera, Formicidae). *Caryologia.* 36 (4): 363-371.
- GOULD, S.J. 1991. *Viva o brontossauro: reflexões sobre história natural*. Companhia das Letras, São Paulo. 525p.

- GRIMALDI, D. & AGOSTI, D. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1-6.
- GRIMALDI, D.; AGOSTI, D. & CARPENTER, J.M. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *Am. Mus. Novit.* 3208. 43p.
- GUERRA, M.S. 1988. *Introdução a Citogenética Geral*. Ed. Guanabara, Rio de Janeiro. 141p.
- HAUSCHTECK-JUNGEN, E. & JUNGEN, H. 1983. Ant chromosomes II. Karyotypes of western palearctic species. *Insectes Soc.* 30: 149-164.
- HIRAI, H.; YAMAMOTO, M.-T.; OGURA, K.; SATTA, Y.; YAMADA, M.; TAYLOR, R.W. & IMAI, H.T. 1994. Multiplication of 28S rDNA and NOR activity in chromosome evolution among ants of the *Myrmecia pilosula* species complex. *Chromosoma*. 103: 171-178.
- HIRAI, H.; YAMAMOTO, M.-T.; TAYLOR, R.W. & IMAI, H.T. 1996. Genomic dispersion of 28S rDNA during karyotypic evolution in the ant genus *Myrmecia* (Formicidae). *Chromosoma*. 105: 190-196.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, USA, 732p.
- HOSHIBA, H. & IMAI, H.T. 1993. Chromosome evolution of bees and wasps (Hymenoptera, Apocrita) on the basis of C-banding pattern analyses. *Jpn. J. Entomol.* 61(3): 465-492.
- HOSHIBA, H.; MATSUURA, M. & IMAI, H.T. 1989. Karyotype evolution in the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Jpn. J. Genet.* 64, 209-222.
- HUNG, A.C.F. 1969. Chromosome numbers of six species of Formicine ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* (2): 455-456.

- HUNG, A.C.F.; IMAI, H.T. & KUBOTA, M.. 1972. The chromosomes of nine ant species (Hymenoptera: Formicidae) from Taiwan, Republic of China. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65 (5): 1023-1025.
- IMAI, H.T. 1966. The chromosome observation techniques of ants and the chromosomes of Formicinae and Myrmicinae. *Acta Hymenop.* 2(3): 119-131.
- IMAI, H.T. 1969. Karyological studies of Japanese ants I. Chromosome evolution and species differentiation in ants. *Sc. Rep. T.K.D. Sect. B.* (206): 1-20.
- IMAI, H.T. 1974. B-chromosomes in the myrmicinae ant, *Leptothorax spinosior*. *Chromosoma.* 45: 431-444.
- IMAI, H.T. 1975. Evidence for non-random localization of the centromere on mammalian chromosomes. *J. Theor. Biol.* 49: 111-123.
- IMAI, H.T. 1976. Further evidence and biological significance for non-random localization of the centromere on mammalian chromosomes. *J. Theor. Biol.* 61: 195-203.
- IMAI, H.T. 1983. Quantitative analysis of karyotype alteration and species differentiation in mammals. *Evolution.* 37 (6), 1154-1161.
- IMAI, H.T. 1991. Mutability of constitutive heterochromatin (C-bands) during eukaryotic evolution and their cytological meaning. *Jpn. J. Genet.* 66: 635-661.
- IMAI, H.T. 1993. A theoretical approach to chromosome banding pattern analysis. *Jpn. J. Genet.* 68: 97-118.
- IMAI, H.T.& KUBOTA, M. 1972. Karyological studies of Japanese ants (Hymenoptera, Formicidae). III. Karyotypes of nine species in Ponerinae, Formicinae, and Myrmicinae. *Chromosoma.* 37, 193-200.
- IMAI, H.T.& MARUYAMA, T. 1978. Karyotype evolution by pericentric inversion as a stochastic process. *J. Theor. Biol.* 70, 253-261.
- IMAI, H.T.& CROZIER, R.H. 1980. Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution. *Am. Nat.* 116 (4): 537-569.

- IMAI, H.T. & TAYLOR, R.W. 1986. The exceptionally low chromosome number $n=2$ in an Australian bulldog ant, *Myrmecia piliventris* Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 36, 59.
- IMAI, H.T. & TAYLOR, R.W. 1989. Chromosomal polymorphisms involving telomere fusion, centromeric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia (pilosula)* $n=1$. *Chromosoma*. 98: 456-460.
- IMAI, H.T.; CROZIER R.H. & TAYLOR, R.W. 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*. 59: 341-393.
- IMAI, H.T.; BROWN Jr, W.L.; KUBOTA, M.; YONG, H. & THO, Y.P. 1983. Chromosome observations on tropical ants from western Malaysia II. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 34: 66-69.
- IMAI, H.T.; BARONI-URBANI, C.; KUBOTA, M.; SHARMA, G.; NARASIMHANNA, M.N.; DAS, B.C.; SHARMA, A.K.; SHARMA, A.; DEODIKAR, G.B.; VAIDYA, V.G. & RAJASEKARASETTY, M.R. 1984a. Karyological survey of Indian ants. *Jpn. J. Genet.* 59, 1-32.
- IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN JR, W.L.; IHARA, M.; TOHARI, M. & PRANATA, R.I. 1984b. Chromosome observations on tropical ants from Indonesia. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 35: 46-48.
- IMAI, H.T.; MARUYAMA, T.; GOJOBOTI, T.; INOUE, Y. & CROZIER, R.H. 1986. Theoretical bases for karyotype evolution. 1. The minimum-interaction hypothesis. *Am. Nat.* 128 (6): 901-920.
- IMAI, HT; TAYLOR, RW; CROSLAND, MWJ & CROZIER, RH 1988a. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Jpn. J. Genet.* 63: 159-185.
- IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W.; CROZIER, R.H.; CROSLAND, M.W.L.; & BROWNING, G.P. 1988b. Chromosomal polymorphism in the ant *Myrmecia (pilosula)* $n=1$. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 38, 82-84.

- IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W.; KUBOTA, M.; OGATA, K. & WADA, M.Y. 1990. Notes on the remarkable karyology of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*, and the related genus *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 97 (3-4): 133-140.
- IMAI, H.T.; HIRAI, H.; SATTA, Y.; SHIROISHI, T.; YAMADA, M. & TAYLOR, R.W. 1992. Phase specific Ag-staining of nucleolar organizer regions (NORs) and kinetochores in the Australian ant *Myrmecia croslandi*. *Jpn. J. Genet.* 67, 437-447.
- IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W. & CROZIER R.H. 1994. Experimental bases for the minimum interaction theory. I. Chromosome evolution in ants of the *Myrmecia pilosula* species complex (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Jpn. J. Genet.* 69: 137-182.
- IMAI, H.T.; SATTA, Y. & TAKAHATA, N. 2001. Integrative study on chromosome evolution of mammals, ants and wasps based on the Minimum Interaction Theory. *J. Theor. Biol.* 210: 475-497.
- IMAI, HT; SATTA, Y; WADA, M & TAKAHATA, N. 2002. Estimation of the highest chromosome number of eukaryotes based on The Minimum Interaction Theory. *J. Theor. Biol.* 217, 61-74.
- KEMPF, W.W. 1961. As formigas do gênero *Pachycondyla* Fr. Smith no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Brasil. Ent.* 10: 189-204.
- KEMPF, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Stud. Entomol.* 15: 3- 344.
- KING, M. 1993. *Species evolution*. The role of chromosome change. Cambridge University Press. Great Britain. 336 p.
- LATREILLE, P.A. 1798. *Essai sur l'histoire des fourmis de la France*. F. Bourdeaux, Brive. 50p.
- LATTKE, J.E. 2003. Subfamilia Ponerinae. In: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. F. Fernández (ed.), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 261-276.

- LOISELLE, R.; FRANCOEUR, A. ; FISCHER, K. & BUSCHINGER, A. 1990. Variations and taxonomic significance of the chromosome numbers in the Nearctic species of the genus *Leptothorax* (s.s.) (Formicidae: Hymenoptera). *Caryologia*. 43: 321-334
- LONGINO, J. 2001. The ants of Costa Rica. Online publication: <http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html>
- LORITE, P. & PALOMEQUE, T. 1998. Effects of restriction endonucleases on nucleolar organizing regions in the ant *Tapinoma nigerrimum*. *Genome*. 41: 872-875.
- LORITE, P.; CHICA, E. & PALOMEQUE, T. 1996. G-banding and chromosome condensation in the ant, *Tapinoma nigerrimum*. *Chromos. Res.* 4: 77-79.
- LORITE, P.; ARÁNEGA, A.E.; LUQUE, F. & PALOMEQUE, T. 1997. Analysis of the nucleolar organizing regions in the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae). *Heredity*. 78: 578-582.
- LORITE, P.; GARCIA, M.F. & PALOMEQUE, T. 1998a. Números cromosómicos en los formicidos españoles II. Subfamilia Dolichoderinae. *Sociobiology*. 32:77-89.
- LORITE, P.; ENCARNACIÓN, C. & PALOMEQUE, T. 1998b. Números cromosómicos en los Formicídeos españoles. I. Subfamilia Formicinae. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*. 94: 23-31.
- LORITE, P.; GARCIA, M.F. & PALOMEQUE, T. 1999a. Patterns of Dnase I sensitivity in the chromosomes of the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae). *Genetica*. 106: 247-250.
- LORITE, P.; GARCIA, M.F.; CARRILLO, J.A. & PALOMEQUE, T. 1999b. Restriction endonuclease banding in *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae). *Hereditas*. 131: 197-201.
- LORITE, P.; CARRILLO, J.A.; GARCÍA, M.F. & PALOMEQUE, T. 2000. Chromosome number in Spanish Formicidae III. Subfamily Myrmicinae (Hymenoptera). *Sociobiology*. 36 (3): 555-570.
- MACGREGOR, H.C. 1993. *An introduction to animal cytogenetics*. Chapman & Hall. London, Great Britain. 238 p.

- MARESCALCHI, & SCALI, V. 1993. Karyotypes and Ag-NORs of five Heteronemiidae (Insecta Phasmatodea) from Somalia. *Boll. Zool.* 60:53-61.
- MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G.; DELABIE, J.H.C. & CAMPOS, L.A.O. 2001. Estudos cariotípicos de *Camponotus* spp. Mayr neotropicais (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Entomol.* 45 (4): 267-274.
- MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; CAMPOS, L.A.O. & POMPOLO, S.G. 2003a. Trends in karyotype evolution in the ant genus *Camponotus* Mayr (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology.* 42: 831-839.
- MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C. & POMPOLO, S.G. 2003b. O Cariótipo da Formiga Neotropical *Cylindromyrmex brasiliensis* Emery (Formicidae: Cerapachyinae). *Neotrop. Entomol.* (Submetido).
- MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; RAMOS, L.S.; LACAU, S. & POMPOLO, S.G. 2003c. *Dinoponera lucida* Emery (Formicidae: Ponerinae): largest number of chromosomes known in Hymenoptera. *Naturwissenschaften.* Submitted.
- MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G. & DELABIE, J.H.C. 2003d. Citogenética em Formicidae. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia*, UFSC, Florianópolis –SC. 81-85.
- MAYR, E. 1982. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press. New York. 334p.
- MEYNE, J.; HIRAI, H. & IMAI, H.T. 1995. FISH analysis of the telomere sequences of bulldog ants (*Myrmecia*: Formicidae). *Chromosoma.* 104: 14-18.
- MURAKAMI, T.; FUJIWARA, A. & YOSHIDA, M.C. 1998. Cytogenetics of ten ant species of the tribe Attini (Hymenoptera, Formicidae) in Barro Colorado Island, Panama. *Chromos. Sci.* 2: 135-139.
- NAITO, T. 1982. Chromosome number differentiation in sawflies and its systematic implication (Hymenoptera, Tenthredinidae). *Kontyû, Tokyo.* 50 (4):569-587.
- NAVARRO, A. & BARTON, N.H. 2003. Chromosomal speciation and molecular divergence-accelerated evolution in rearranged chromosomes. *Science.* 300, 321-324.

- NUR, U.; BROWN, S.W. & BEARSDLEY, J.W. 1987. Evolution of chromosome number in mealybugs (Pseudococcidae: Homoptera). *Genetica*. 74: 53-60.
- OGATA, K. 1991. Ants of the genus *Myrmecia* Fabricius: a review of the species groups and their phylogenetic relationships (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Syst. Entomol.* 16, 353-381.
- OGATA, K. & TAYLOR, R.W. 1991. Ants of the genus *Myrmecia* Fabricius: a preliminary review and key to the named species (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Nat. Hist.* 25 : 1623–1673.
- OTTO, S.P. & WHITTON, J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annu. Rev. Genet.* 34: 401-437.
- PACKER, L. & OWEN, R. 2001. Population genetic aspects of pollinator decline. *Conserv. Ecol.* 5(1):4 [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art4>.
- PALOMEQUE, T.; CHICA, E. & DÍAZ DE LA GUARDIA, R. 1989. Karyotype, C-banding, chromosomal location of active nucleolar organizing regions, and B-chromosomes in *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae). *Genome*. 33, 267-272.
- PALOMEQUE, T.; CHICA, E. & DÍAZ DE LA GUARDIA, R. 1993. Karyotype evolution and chromosomal relationships between several species of the genus *Apahenogaster* (Hymenoptera, Formicidae). *Caryologia*. 46 (1): 25-40.
- POMPOLO, S.G. & TAKAHASHI, C.S. 1990. Chromosome numbers and C-banding in two wasp species of the genus *Polistes* (Hymenoptera, Polistinae, Polistini). *Insectes Soc.* 37: 251-257.
- POMPOLO, S.G. & MARIANO, C.S.F. 2003. Considerações citogenéticas sobre a condição derivada da tribo Attini. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia*, UFSC, Florianópolis –SC. 536p.
- RIDLEY, M. 1996. *Evolution*. 2nd. Ed. Blackwell Science. Cambridge, Massachussets USA. 719 p.
- RIESEBERG, L.H. & LIVINGSTONE, K. 2003. Chromosomal speciation in primates. *Science*. 300, 267-268.

- ROCHA, M.P. & POMPOLO, S.G. 1998. Karyotypes and heterochromatin variation (C-bands) in *Melipona* species (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Genet. Mol. Biol.* 21 (1), 41-45.
- ROCHA, M.P.; CRUZ, M.P.; FERNANDES, A; WALDSCHMIDT, A.M.; SILVA-JÚNIOR, J.C. & POMPOLO, S.G. 2003. Longitudinal differentiation in *Melipona mandacaia* (Hymenoptera, Meliponini) chromosomes. *Hereditas.* 138, 133-137.
- ROSENGREN, M.; ROSENGREN, R. & SODERLUND, V. 1980. Chromosomal numbers in the genus *Formica* with special reference to the taxonomical position of *Formica uralensis* Ruzsk, and *Formica truncorum* Roger. *Hereditas.* 92: 321-325.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time.* Cambridge University Press. Cambridge. 436p.
- ROZEK, M. 1998. C bands and NORs on chromosomes in four species of the genus *Trechus* Clairv. (Coleoptera, Carabidae). *Caryologia.* 51 (3-4): 189-194.
- RUST, J. & ANDERSEN, N.M. 1999. Ginat ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 125: 331-348.
- SAVOLAINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. 2003. Sympatric speciation through intraespecific social parasitism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 100 (12): 7169-7174.
- SCHULTZ, T.R. 2000. In search of ant ancestors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97 (26): 14028-14029.
- SESSIONS, S.K. 1996. Chromosomes: Molecular cytogenetics. In: *Molecular Systematics.* 2nd ed. Ed. By: M. Hillis, C. Moritz and B.K. Mable. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts USA. 655p.
- SHATTUCK, S.O. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology.* 21 (1). 180 p.
- SOLDÁN, T. & PUTZ, M. 2000. Karyotypes of some Central European mayflies (Ephemeroptera) and their contribution to the phylogeny of the order. *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.* 64: 437-445.

- SPIRITO, F. 1998. The role of chromosomal change in speciation. In: *Endless forms. Species and speciation*. Ed. by: D.J. Howard and S.H. Berlocher. Oxford University Press. New York USA. 470 p.
- STEBBINS, G.L. 1974. *Processos de evolução orgânica*. Tradução de Sérgio de Almeida Rodrigues e Paulo Roberto Rodrigues. Ed. Universidade de São Paulo. São Paulo. 255p.
- SUMNER, A.T. 1990. *Chromosome banding*. Unwin Hyman Ltd., London. 1st ed. 434p.
- TAYLOR, R.W. 1987. A checklist of the ants of Austrália, New Caledonia and New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). Report No. 41. (*CSIRO Division of Entomology*: Canberra, Australia).
- TAYLOR, R.W. 1991. *Myrmecia croslandi* sp. n., a karyologically remarkable new Australian jack-jumper ant (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Aust. Entomol. Soc.*,30: 288.
- TJAN, K.N.; IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN Jr, W.L.; GOTWALD Jr, W.L., YONG, H.-S. & LEH, C. 1986. Chromosome observations of Sarawak ants. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 36: 57.
- WAJNBERG, E.; ACOSTA AVALOS, D.; EL JAICK, L.J.; ABRACADO, L.; COELHO, J.L.A.; BAKUZIS, A.F.; MORAIS, P.C. & ESQUIVEL, D.M.S. 2000. Electron paramagnetic resonance study of the migratory ant *Pachycondyla marginata* abdomens. *Biophys. J.* 78: 1018-1023.
- WARD, P.S. & BRADY, S.G. 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebr. Syst.* 17, 361-386.
- WARD, P.S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Syst. Entomol.* 15: 449-489.
- WHEELER, W.M. 1936. Ecological relationships of ponerinae and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.* 71: 159-243.
- WHITE, M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge. 961p.

- WILD, A.L. 2002. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag.* 14: 1-18.
- WILSON, E.O. 1976. Which are the most prevalent ant genera? *Stud. Entomol.* 19, 187-200.
- WILSON, E.O. 1980. *Sociobiology*. Harvard University Press. USA. 366p.
- WILSON, E.O. 2003. *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press. USA. 794p.
- WU, C.-I. 2001. The genic view of the process of speciation. *J. Evol. Biol.* 14: 851-865.

2. ESTUDOS DE CASOS: CAPÍTULOS DE FORMICINAE E PONERINAE

CAMPONOTUS SPP.

TYPHLOMYRMEX SPP.

PACHYCONDYLA SPP.

2.2 Estudo citogenético de *Typhlomyrmex* spp. (Ponerinae: Typhlomyrmecini): Um gênero primitivo entre as Ponerinae – um caso de padrão geográfico de variação cariotípica.

Introdução

Typhlomyrmex Mayr (Formicidae: Ponerinae: Typhlomyrmecini) é um pequeno gênero de formigas neotropicais, incluindo seis espécies válidas (Brown, 1965; Kempf, 1972; Brandão, 1991; Bolton, 1995) e sete espécies novas em processo de descrição (S. Lacau, com. pess.). O gênero é bastante homogêneo morfológicamente, apesar de existirem importantes diferenças de tamanho entre os taxa, sendo as espécies subterrâneas bem menores do que as que vivem em tocos de árvores mortas (Lacau *et al.*, em prep.). É considerado primitivo em razão da existência de diversos caracteres morfológicos considerados como pouco derivados em respeito às demais Ponerinae, como por exemplo a ausência de protuberâncias na superfície no corpo das larvas (S. Lacau, com. pess.), fazendo com que esse gênero pertença claramente ao grupo das Ponerinae *sensu* Emery (1901). Este é um gênero de Formicidae considerado raro (Brown, 1965) pois é particularmente difícil de coletar devido ao comportamento estritamente críptico das espécies (Lacau *et al.*, em prep.) (Fig. 1).

A distribuição geográfica das *Typhlomyrmex* é uma das mais vastas entre as Ponerinae endêmicas do Novo Mundo, mas é extremamente variável de uma espécie à outra (Kempf, 1972). Comparando com outros gêneros de Ponerinae, a biologia das espécies do gênero é praticamente desconhecida. As raras amostras disponíveis indicam uma grande diversidade comportamental e ecológica entre taxa. Em termos de micro-habitat, *Typhlomyrmex rogenhoferi* (Mayr) é uma espécie epigéia que coloniza troncos de madeira morta sobre o solo em florestas ombrófilas (Lacau *et al.*, 2001), enquanto as demais espécies são endogéias e terrícolas.

Typhlomyrmex rogenhoferi é a espécie com a maior distribuição geográfica do gênero, pois é encontrada do norte da Argentina ao sul do México (Kempf, 1972; Lattke, 2003). Essa espécie é presente nas florestas ombrófilas da América do Sul, na Cordilheira dos Andes a 1700 m de altitude, bem como nos biomas das florestas Amazônica e Atlântica e em toda a América Central (Kempf, 1972). É um dos casos raros de Ponerinae onde a

casta de operárias apresenta nítido polimorfismo (Brown, 1965) e onde as colônias adultas atingem 2.000 a 3.000 indivíduos (S. Lacau, com. pess.)

Typhlomyrmex n. sp. é endêmica da região cacauceira de Ilhéus, sul da Bahia, e vive nas formações vegetais do bioma floresta Atlântica (Lacau *et al.*, em prep.). Nesta região, essa espécie vive em simpatria com três outras espécies do gênero: *T. rogenhoferi*, *T. pusillus* Emery e *Typhlomyrmex* n. sp. Ao invés de *T. rogenhoferi* esta formiga é encontrada no horizonte superficial do solo de cacauzeiros e forma colônias de poucas dezenas de indivíduos. É também um predador especializado de *Acropyga berwicki* Wheeler ao contrário de *T. rogenhoferi* que é um predador generalista (Lacau *et al.*, 2003).

Informações de natureza citogenética têm sido argumentos cada vez mais frequentes em estudos evolutivos e biogeográficos sobre vertebrados e insetos. A qualidade da informação citogenética varia do nível morfológico ao molecular, dependendo do tipo de metodologia aplicada aos estudos (Sessions, 1996). Em formicídeos, a análise citogenética tem importância comprovada em estudos taxonômicos, como no caso do grupo-espécie *Myrmecia (pilosula)* (Imai *et al.*, 1994). Diante do número elevado de espécies de formigas que já foram descritas, é evidente que ainda é parca a quantidade de informações disponíveis acerca da citogenética desses insetos (Mariano, 2004).

O objetivo deste estudo é comparar as informações cariotípicas obtidas através da amostragem de diferentes populações do gênero *Typhlomyrmex*, até o momento raramente coletado (e jamais com a proposta de estudos de natureza citogenética), oportunizando a revisão do gênero e as observações de campo feitos por S. Lacau.



**Figura 1: Operária e larvas de *Typhlomyrmex rogenhoferi*.
Foto: S. Lacau**

Material e métodos:

Indivíduos de sete colônias das duas espécies, coletadas em duas localidades no Brasil e uma na Guiana Francesa, tiveram seus cromossomos estudados (Tab. 1). A raridade das espécies deste gênero explica a pequena quantidade de colônias estudadas.

O protocolo utilizado para preparação das lâminas foi o proposto por Imai *et al.* (1988). Apenas coloração convencional com Giemsa foi aplicada, não sendo realizada nenhuma técnica de bandamento.

A montagem dos cariótipos obedeceu à classificação de cromossomos definida por Imai (1991).

A variação do número haplóide de cromossomos em função do número de braços cromossômicos foi estudada através uma simples análise de regressão, realizada como auxílio do software Excel. A variação geográfica do táxon *T. rogenhoferi* foi estudada considerando dois parâmetros: a) distância quilométrica separando as populações e b) variação no número de cromossomos de cada tipo (A e M), expressa pelo Coeficiente de Similaridade de Jaccard (QS). Este Coeficiente é normalmente utilizado para comparar comunidades de organismos (Silveira Neto *et al.*, 1976). Foi adaptado a nossa proposta, da forma seguinte: $QS = j / (x+y-j)$, sendo j = número de cromossomos A e M comuns às duas populações X e Y, x = número total de cromossomos (A+M) na população X, y = idem, na população Y.

Finalmente, com o objetivo de melhor interpretar a ocorrência de variação cariotípica nas populações de *T. rogenhoferi*, foi construído um esquema mostrando as hipotéticas relações entre as populações estudadas.

Resultados:

Os resultados estão sumarizados na tabela 1 e nas figuras 2-3.

Espécie	Coleta	Coordenadas	Col/indiv.	2n, (n)	Cariótipo
<i>T. rogenhoferi</i>	Ilhéus-BA	14°45'S 39°13'W	3/20	38, (19)	6M + 32A
<i>T. rogenhoferi</i>	Belém-PA	18°53'S 41°37'W	1/4	34, (17)	2M+32A
<i>T. rogenhoferi</i>	Saint-Eugène, Guiana Fr.	4°50'N 53°3'W	1/5	36	2M+34A
<i>Typhlomyrmex</i> n.sp.	Ilhéus-BA	14°45'S 39°13'W	2/12	20, (10)	12M + 8A

Tabela 1: Análise citogenética em *Typhlomyrmex* spp

As três populações estudadas de *T. rogenhoferi* apresentaram, cada uma, um cariótipo diferente (Tab. 1, figs. 2-3), mas compartilham três grandes pares de cromossomos com pequena diferença de tamanho (Fig. 3a-d, setas indicando esses cromossomos. Um par de cromossomos metacêntricos se destaca pelo grande tamanho, e aparece bem maior nos cariótipos das populações de Belém e da Guiana Francesa. Na população de Ilhéus, não há grande diferença de tamanho entre este par e os outros que compõem o cariótipo. Como o cariótipo de *T. rogenhoferi* de Ilhéus possui um número maior de cromossomos do que as demais populações estudadas, acreditamos que o cariótipo $2n=38$ seja produto de fissões cêntricas, com inversões pericêntricas AM subsequentes. Diferente da maior parte das espécies com $n \leq 11$ (Cap. 4.1, anexo 1), *Typhlomyrmex* n. sp. apresenta um cariótipo composto por cromossomos M e A (Figs 3-4).

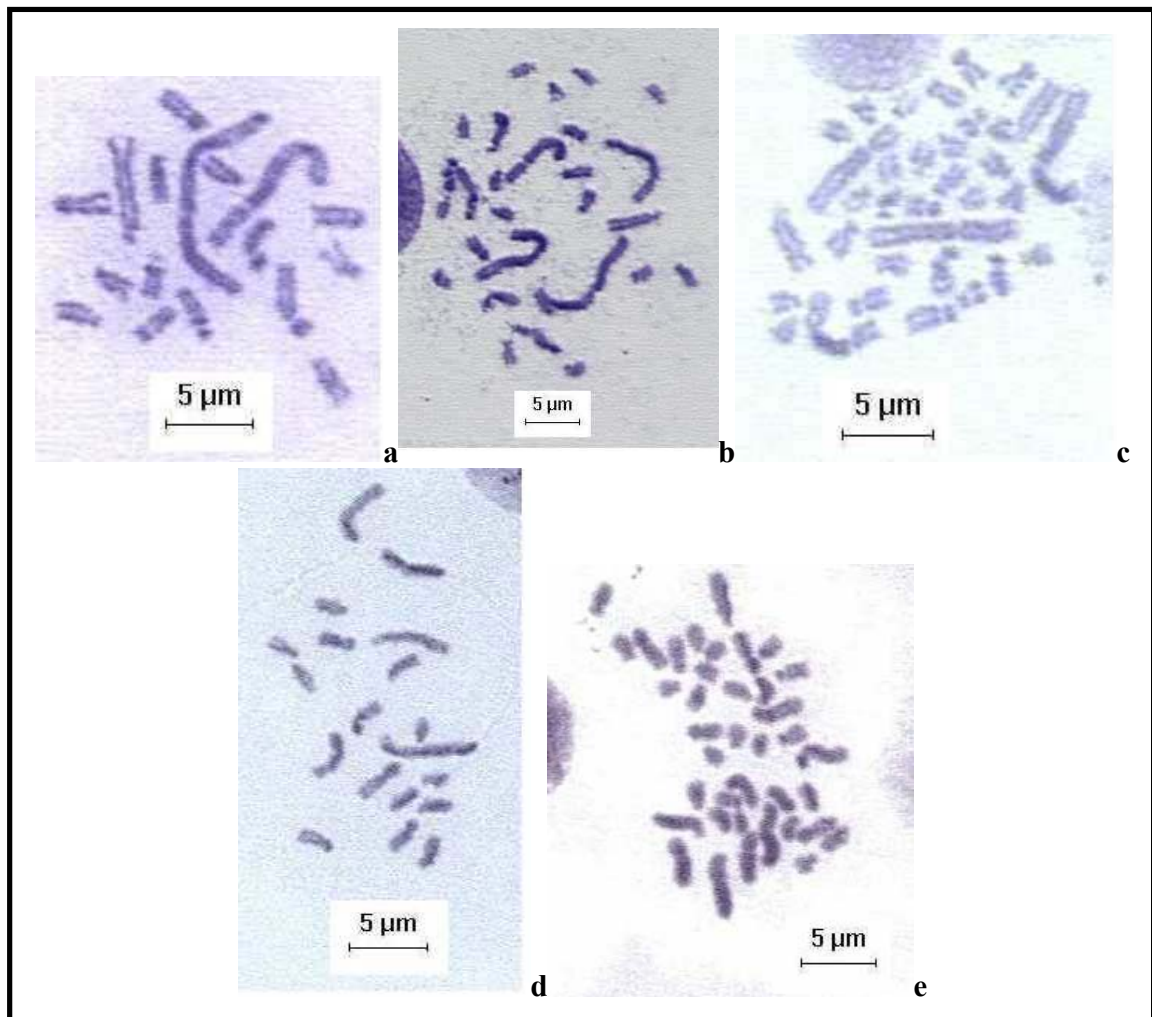


Figura 2: Metáfases de *T. rogenhoferi*:
Belém-PA: a) ♂, n=17; b) ♀, 2n=34.
Saint-Eugène (Guiana Francesa): c) ♀, 2n=36;
Ilhéus-BA: d) ♂, n=19; e) ♀, 2n=38

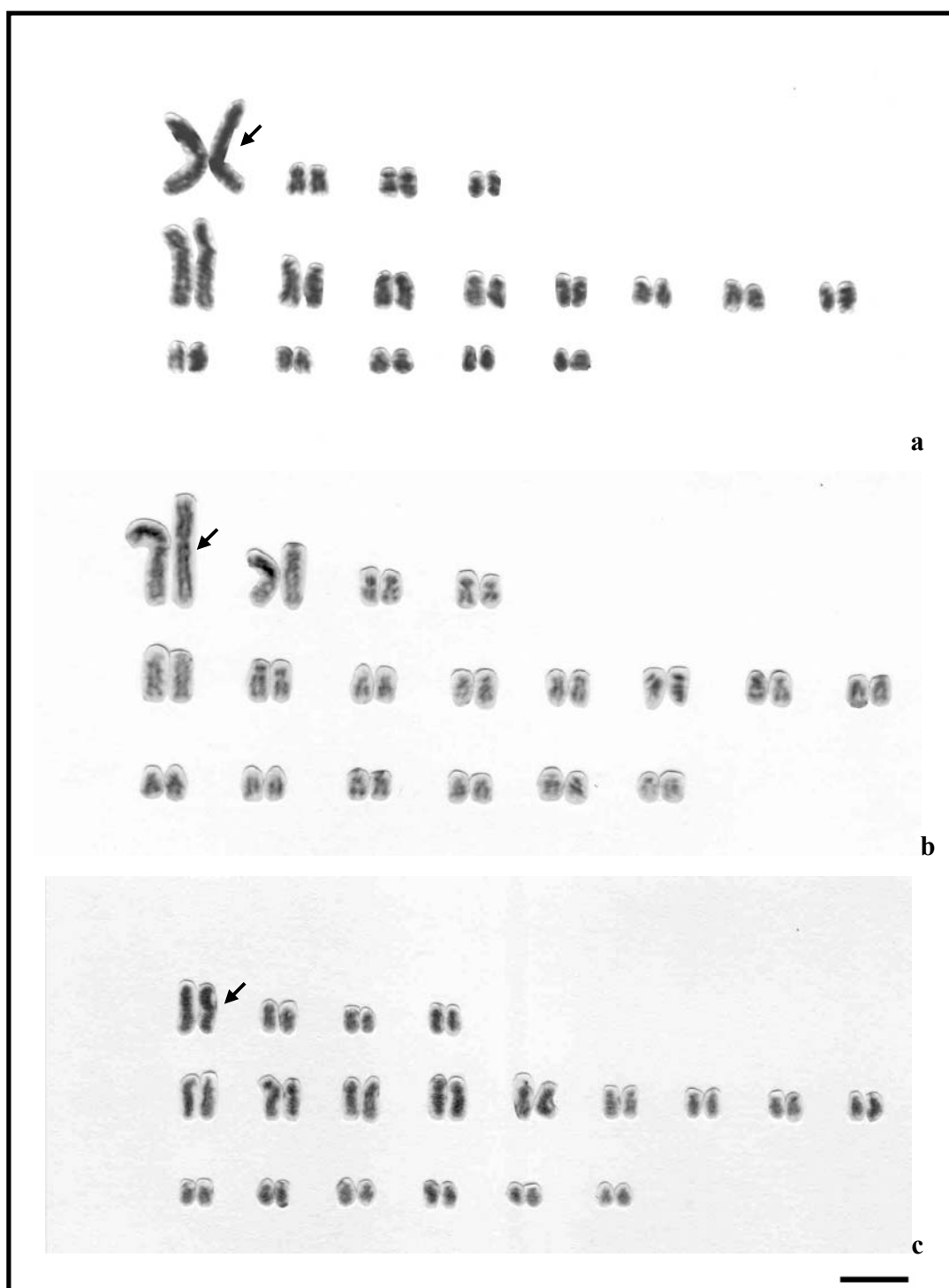


Figura 3: Cariótipos diplóides de *T. rogenhoferi*:
 a) Belém-PA, 2n=34; b) Saint-Eugène (Guiana Fr.), 2n=36
 c) Ilhéus-BA, 2n=38
 Barra horizontal = 5 μ m

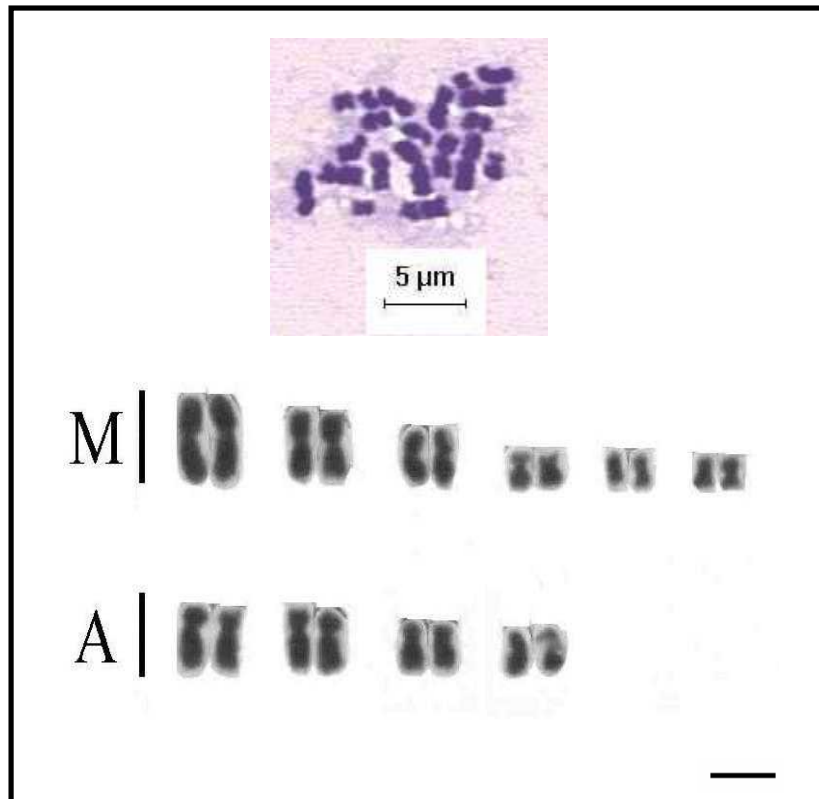


Figura 4: *Typhlomyrmex* n. sp.
a) Metáfase de fêmea, b) Cariótipo diplóide $2n=20$
Barra horizontal = 5 µm

Discussão

Variação cariotípica entre populações em Formicidae já foi documentada em espécies de diferentes subfamílias nos gêneros *Aphaenogaster*, *Camponotus*, *Formica*, *Lasius*, *Monomorium*, *Myrmecia*, *Pachycondyla*, *Pheidole*, *Ponera* e *Rhytidoponera* (Anexo 1). As maiores variações foram encontradas em populações de *Myrmecia pilosula*, *M. haskinsorum* (Imai *et al.*, 1994) e *Rhytidoponera metallica* (Crozier, 1969). No gênero *Pachycondyla*, algumas espécies apresentam populações com diferentes cariótipos (Cap. 2.3.5). Alguns autores consideram esse fenômeno como um polimorfismo cromossômico que não afeta a espécie como unidade taxonômica ou biológica (Ver Howard & Berlocher, 1998). No entanto, estudos mais acurados sobre a biologia e ecologia dessas espécies podem revelar outras diferenças além das apontadas nos cariótipos: casos como os dos grupos *Myrmecia (pilosula)* (Imai *et al.*, 1988a) e *Pachycondyla (villosa)* (Lucas *et al.*, 2002) exemplificam bem esta situação (nomenclatura sugerida em Ogata & Taylor, 1991).

Os resultados obtidos com diversos estudos (principalmente morfológicos, ecológicos e etológicos) somados às variações cariotípicas observadas confirmaram a existência de diversas espécies no que poderia ter sido interpretado apenas como polimorfismo cromossômico.

Em *T. rogenhoferi*, a variação cariotípica acompanha aparentemente a distribuição geográfica (apesar da pouca amostragem): os cariótipos de Belém (PA) e da Guiana Francesa são mais semelhantes entre si do que estes com aqueles encontrados na Bahia. A desproporção de tamanho encontrada nos cromossomos M, pode ser explicada a partir de um dos eventos seguintes: 1) o grande par de cromossomos metacêntricos é resultado da fusão cêntrica entre dois cromossomos acrocêntricos de tamanho médio e estes tendem a sofrer fissões cêntricas, já que os cromossomos de tamanho grande têm maior probabilidade de sofrerem translocações recíprocas; ou 2) estes grandes cromossomos sofreram acréscimo de heterocromatina, contribuindo a aumentar seu tamanho. Ainda assim, também apresentam elevada probabilidade de sofrerem fissões cêntricas.

Por meio da análise das regressões (Fig. 5) concluímos que o cariótipo ancestral de *T. rogenhoferi* pode ter origem numa forma ancestral de *Typhlomyrmex* n. sp., esta certamente menos derivada por ter um número menor de cromossomos, uma quantidade maior de cromossomos M e também em função dos elementos conhecidos da sua biologia. Os eventos de alteração da sua estrutura cariotípica que podem ser a origem da transição entre os ancestrais respectivos de *Typhlomyrmex* n.sp e *T. rogenhoferi* seriam fissões cêntricas.

Uma hipótese que explica a ocorrência da variação cariotípica nas populações de *T. rogenhoferi* (Fig. 6) considera o cariótipo encontrado na Bahia como o derivado de um cariótipo ancestral com um baixo número cromossômico que passou por processos de fissão cêntrica e inversões AM (o que explica a maior quantidade de cromossomos M). Os cariótipos encontrados nas populações coletadas no norte (Belém e Guiana Francesa) podem ser originados a partir de um cariótipo com diversos cromossomos M, por fissões cêntricas ou, até por fusões cêntricas, podendo assim ser considerados mais derivados do que o cariótipo da população de Ilhéus.

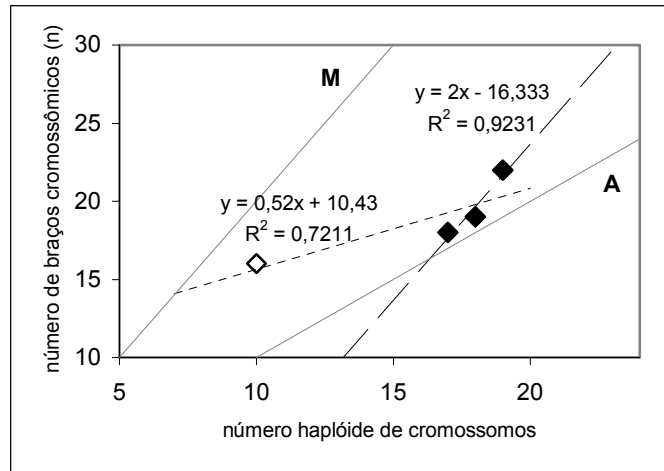


Figura 5: Evolução do número de braços em *Typhlomyrmex* spp., em função do nº de cromossomos.

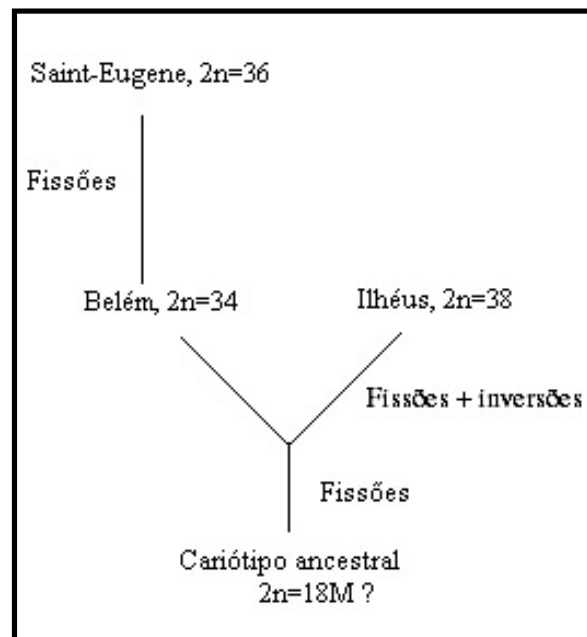


Fig. 6: Hipóteses para a ocorrência de variação cariotípica nas populações de *T. rogenhoferi*.

A outra espécie estudada, *Typhlomyrmex* n. sp., apresenta um cariótipo certamente menos derivado daquele encontrado em *T. rogenhoferi*. Esse resultado está de acordo com as informações relativas à nidificação, comportamento e morfologia: essas espécies são completamente distintas nesses aspectos e seguem processos evolutivos independentes (Lacau *et al.*, em prep.).

Os parâmetros do estudo da variação clinal no táxon *T. rogenhoferi*, estão apresentados na tabela 2 e a Figura 7 ilustra o fenômeno.

	Distância (Km)	I. Similaridade de Jaccard
Ilhéus - Saint-Eugène	2860	0,8500
Ilhéus - Belém	2000	0,8947
Belém – Saint-Eugène	960	0,9444
Ilhéus - Ilhéus *	1	1,0000

Tabela 2: Distância e valor do Índice de Similaridade (Jaccard) entre duas populações de *T. rogenhoferi* estudadas. *duas colônias independentes da mesma população.

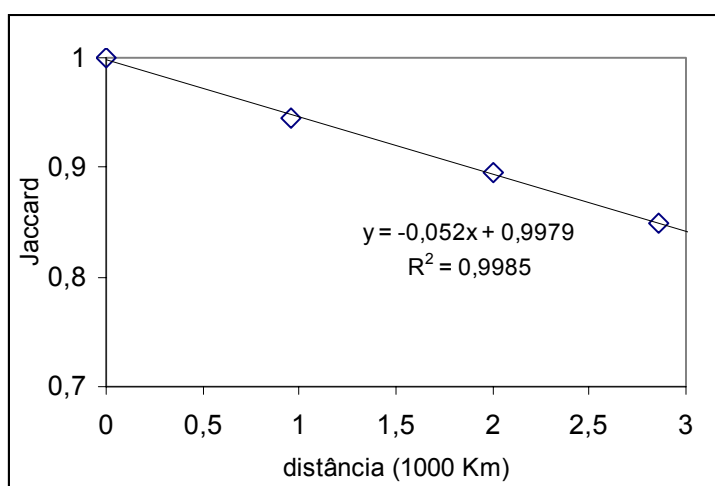


Figura 7: Variação clinal do cariótipo de *T. rogenhoferi*, estudada através de um Coeficiente de Similaridade.

Essas observações, que precisam ainda confirmação por ter sido pequeno o número de cariótipos de *T. rogenhoferi* estudados de localidades distintas, sugerem que a variação cariotípica pode depender de influências geográficas, os diferentes padrões populacionais derivando provavelmente dos outros, de próximo em próximo.

2.3. Estudo citogenético no grupo *Pachycondyla* (*Pachycondyla*)

Introdução

As espécies do grupo *Pachycondyla sensu stricto* (*P. crassinoda*, *P. harpax* e *P. striata*), consideradas as “verdadeiras” *Pachycondyla*, pois sempre pertenceram a este grupo em todos os sistemas de catalogação ou de classificação propostos para as Ponerinae (Emery, 1901; Kempf, 1961, 1973; Brandão, 1991; Bolton, 1995), são espécies terrícolas ou de serapilheira (Kempf, 1961). Aparentemente são sempre monogínicas, e possuem tamanho que varia de .

Pachycondyla crassinoda é uma formiga particularmente grande (pode atingir 2,5 cm) encontrada da Venezuela ao Paraguai (Kempf, 1972; Wild, 2002) e geralmente é confundida com *P. striata*. *Pachycondyla harpax* tem distribuição do sudeste dos Estados Unidos ao nordeste da Argentina (Kempf, 1972; Wild, 2002). É pouco variável no tamanho (é a menor do grupo, com cerca de), e pode conter várias espécies crípticas vivendo em simpatria (Longino, 2001). A outra espécie do grupo, *P. striata*, é uma formiga grande (xx mm), robusta e de cor negra. Sua distribuição geográfica é do sudeste do Brasil ao sul do Uruguai, e oeste e nordeste da Argentina (Wild, 2002). Esta espécie costuma nidificar em áreas de floresta, na superfície do solo e em cascas de troncos podres (Wild, 2002; Mariano, obsv. pess.).

A análise de cromossomos mitóticos tem sido muito utilizada para estudos citotaxonômicos em alguns grupos de eucariotos (Imai, 1983; Baimai, 1998). Através do estudo de cariótipos, além do número e morfologia dos cromossomos, é possível inferir sobre diferenciação de espécies, graus de parentesco entre estas, processos evolutivos como especiação simpátrica e/ou alopátrica, e posição filogenética dos taxa estudados, assim como elaborar hipóteses sobre a evolução dos cariótipos e seu papel na especiação (Guerra, 1988). Para a subfamília Ponerinae existem informações citogenéticas sobre 119 espécies, distribuídas em 23 gêneros, e os números cromossômicos variam entre $2n=8-106$ (Mariano, 2004)., variação considerável se for comparada com as demais subfamílias, salvo Myrmeciinae. Neste grupo, observa-se uma evidente relação entre número de cromossomos no cariótipo e seu tamanho: cariótipos com muitos cromossomos pequenos, ou cariótipos com grandes cromossomos em baixo número. O gênero *Pachycondyla* com 38 espécies

estudadas, apresenta algumas com polimorfismos cromossômicos relacionados à distribuição geográfica (Mariano, 2004).

Este trabalho faz parte de um estudo sobre citogenética de *Pachycondyla* neotropicais, e tem como objetivo caracterizar citogeneticamente diferentes grupos de espécies do gênero *Pachycondyla*.

Material e métodos

Seis colônias das três espécies foram coletadas nos estados da Bahia e Minas Gerais (Tab. 1).

As preparações citogenéticas foram feitas de acordo com a técnica descrita por Imai *et al.* (1988a). Os cromossomos não foram classificados, pois estes são sempre diminutos, impedindo sua caracterização.

Resultados e discussão:

Os resultados encontrados foram sumarizados na tabela 1.

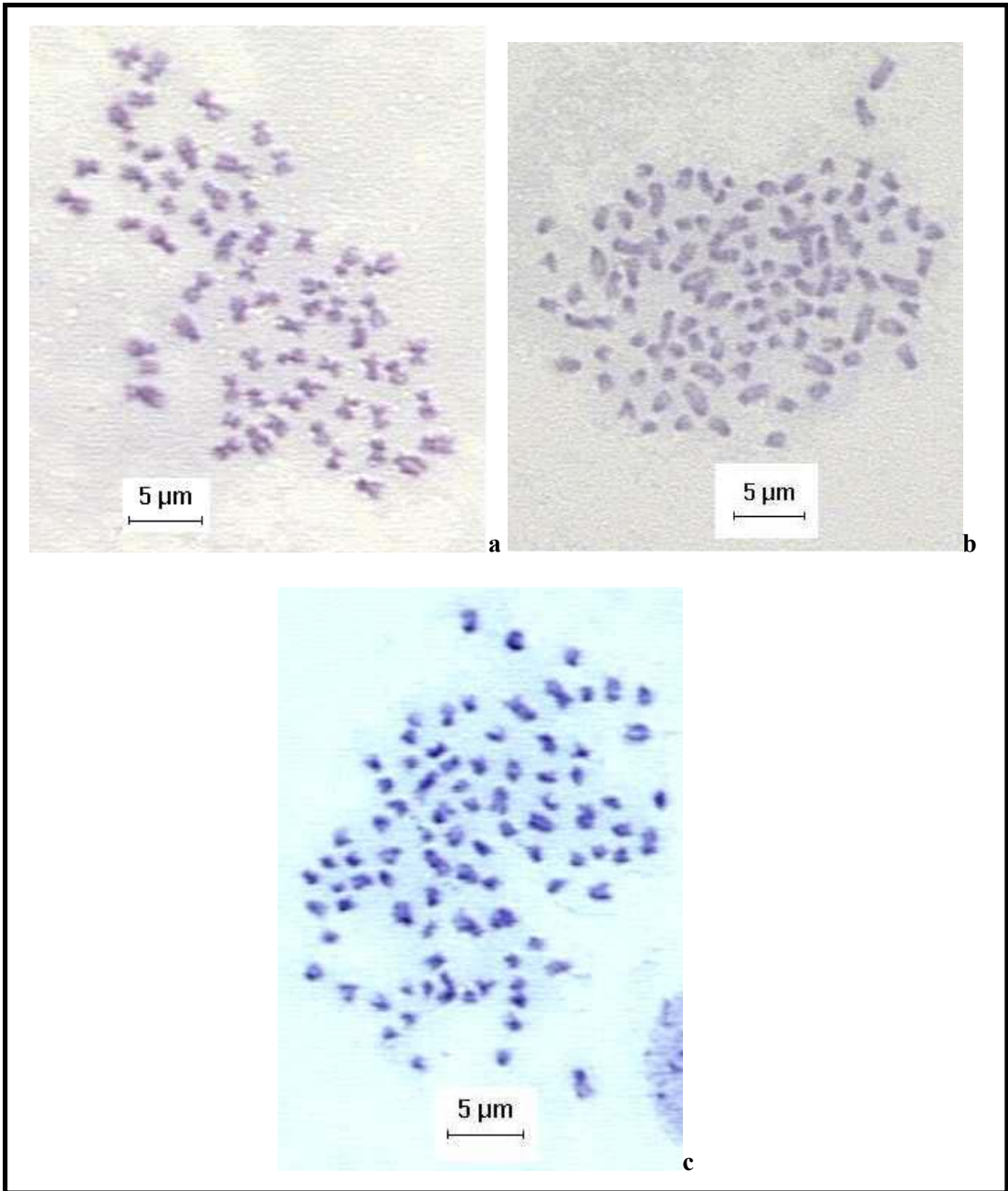
Espécie	Coleta	Colôn./indivíduos	2n, (n)	Cariótipo
<i>P. crassinoda</i>	Ilhéus-BA	1/	62	Não definido
<i>P. harpax</i>	Ilhéus-BA	4/12	96	Não definido
<i>P. striata</i>	Viçosa-MG	1/3	±100	Não definido

Tabela 1: Análise citogenética das espécies de *Pachycondyla* (*Pachycondyla*).

No grupo *Pachycondyla* (*Pachycondyla*) as três espécies estudadas apresentam cariótipos com elevados números cromossômicos (Fig. 1), sendo os cromossomos pequenos, dificultando a caracterização morfológica dos mesmos. É possível afirmar somente que a maioria dos cromossomos dos três cariótipos são acrocêntricos, enquanto que a espécie que apresentou o maior número de cromossomos metacêntricos (*P. crassinoda*) é aquela que possui o menor número cromossômico.

Os cromossomos metacêntricos de *P. crassinoda* podem ser produtos de fusões ocasionais, ou essa espécie tem o cariótipo ancestral para o grupo, a partir do qual teriam ocorrido séries de fissões cêntricas. Um exemplo de cariótipo com elevado número de cromossomos similar a estes e onde a maioria dos cromossomos são acrocêntricos é encontrado em *Dinoponera lucida* ($2n=106$) (Capítulo 2.3.6). Trata-se de uma característica de cariótipos com elevado número cromossômico, levando em consideração que o aumento no número de cromossomos não implica em genoma de maior tamanho, uma vez que a família Formicidae possui genoma de tamanho aproximadamente constante (Imai *et al.*, 1977).

Existem dados citogenéticos na literatura disponíveis sobre cinco espécies de *Bothroponera* (da Índia e Austrália), o grupo mais próximo das *Pachycondyla* (*Pachycondyla*) (segundo Emery, 1901). Todas também têm elevados números cromossômicos ($2n=48-76$) onde predominam cromossomos acrocêntricos (Anexo 1). Acreditamos então que cariótipos com elevados números de cromossomos pequenos e na sua maioria acrocêntricos, sejam uma característica do grupo de espécies tal como definido por Emery (1901) (as *Pachycondyla sensu* Emery).



**Figura 3: Metáfases de espécies de *Pachycondyla* (*Pachycondyla*):
a) *P. crassinoda*, b) *P. striata*, c) *P. harpax*.**

2.4 Diversidade e evolução cariotípica nos grupos-espécies *Pachycondyla apicalis* e *Pachycondyla obscuricornis*.

Introdução:

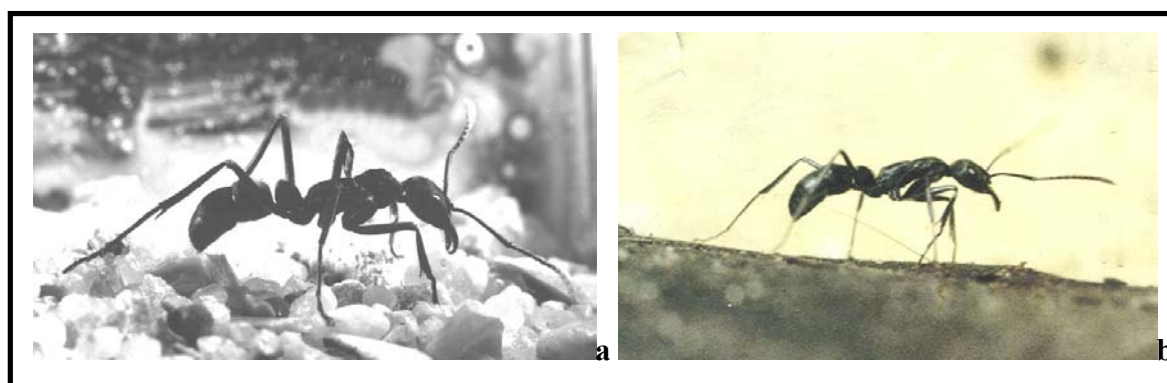
Pachycondyla apicalis (Latreille, 1802) (fig. 1a) e *P. obscuricornis* Emery, 1890 (fig. 1b) são espécies bastante parecidas em morfologia e comportamento e têm a mesma distribuição geográfica ampla: do sudeste do México ao nordeste da Argentina e no Paraguai (Kempf, 1972; Brandão, 1991; Wild, 2002). As principais diferenças morfológicas estão baseadas na morfologia do pecíolo, mais alto e menos anguloso em *P. apicalis* e mais baixo e marcado por um par de margens posterolaterais angulosos em *P. obscuricornis* (WL Brown Jr, notas não publicadas).

Observa-se nas coleções entomológicas uma ampla variação dessas características do pecíolo, onde determinados indivíduos provenientes das diversas localidades possuem um pecíolo mais ou menos alto e com margens posterolaterais mais ou menos angulosas, dificultando às vezes sua identificação (Delabie, com. pessoal). Esse tipo de dificuldade certamente foi encontrada por Wild (2002) na sua revisão sobre *Pachycondyla* do Paraguai, na qual ele chegou a identificar dois taxa do grupo *P. obscuricornis*, cada um com um dos modelos de pecíolo acima descrito (o que não descarta que, de fato, uma das espécies seja *P. apicalis*).

Outra característica desses taxa é que *P. apicalis* é conhecida como monogínica enquanto a outra (*P. obscuricornis*) é predominantemente poligínica (Fresneau, 1984). Essas formigas, apesar de pertencerem a um grupo de espécies (*Neoponera*) predominantemente arborícolas (Orivel *et al.*, 2001), nidificam no solo no México (Fresneau, com. pess.), enquanto na Bahia *P. apicalis* é arborícola, nidificando geralmente na base de epífitas (Bromeliaceae). Por sua vez, *P. obscuricornis* é sempre terrícola nas condições observadas no Brasil. Isto sugere a ocorrência de formas geográficas diferenciadas adaptadas às condições peculiares de seu meio (ecótipos) ou, talvez, o início de um processo de especiação. Um estudo preliminar (Mariano *et al.*, 2001b) mostrou a existência de vários taxa simpátricos e crípticos que apresentam cariótipos absolutamente distintos.

A análise de cromossomos mitóticos tem sido muito utilizada para estudos citotaxonômicos em alguns grupos de eucariotos (Imai, 1983; Baimai, 1998). Através do estudo de cariótipos, além do número e morfologia dos cromossomos, é possível inferir sobre diferenciação de espécies, graus de parentesco entre estas, processos evolutivos como especiação simpátrica e/ou alopátrica, e posição filogenética dos taxa estudados, assim como elaborar hipóteses sobre a evolução dos cariótipos e seu papel na especiação (Guerra, 1988). A família Formicidae apresenta uma espetacular quantidade de informações cromossômicas se for comparada às demais famílias de artrópodes proporcionalmente ao número de espécies conhecidas ou mesmo estimado, com 560 taxa estudados em citogenética (Mariano *et al.*, 2003d). Destas espécies, 119 pertencem à subfamília Ponerinae, e no gênero *Pachycondyla* poucas espécies neotropicais foram estudadas citogeneticamente até o momento (Mariano, 2004).

O objetivo deste trabalho é estudar citogeneticamente diferentes populações das espécies *Pachycondyla apicalis* e *P. obscuricornis* a fim de avaliar o grau de parentesco entre essas espécies com mais uma ferramenta, que é a citogenética.



**Figura 1: Operárias forrageadoras dos taxa *P. apicalis* (a) e *P. obscuricornis* (b).
Fotos D. Fresneau.**

Material e métodos

Sete colônias de *P. apicalis* e cinco colônias de *P. obscuricornis*, coletadas na Bahia (Ilhéus-CEPEC, Uruçuca e Barrolândia-CEPLAC), Minas Gerais (Viçosa-UFV) e São Paulo (Rio Claro) foram estudadas citogeneticamente.

O protocolo utilizado para preparação das lâminas foi o proposto por Imai *et al.* (1988a).

Os cromossomos foram classificados de acordo com a nomenclatura definida por Imai (1991), em cromossomos A e M (Fig. 1, cap. 1.2), e a montagem dos cariótipos obedeceu a essa classificação.

A variação do número haplóide de cromossomos em função do número de braços cromossômicos foi estudada através uma análise de regressão, realizada como auxílio do software Excel. Para uma melhor interpretação da ocorrência de variação cariotípica nas populações das duas espécies elaboramos um esquema, mostrando as relações hipotéticas entre as populações e as espécies estudadas, foi construído.

Resultados

Os resultados estão sumarizados na tabela 1. Os cariótipos encontrados são mostrados nas figuras 2-5.

Morfo-Espécie	Coleta	Coordenadas	Col./indiv.	2n	Cariótipo
<i>P. apicalis</i>	Ilhéus-BA	14°45'S; 39°13'W	3/12	36	28M + 8A
<i>P. apicalis</i>	Belmonte-BA	16°05'S; 39°12'W	1/6	40	30M + 10A
<i>P. apicalis</i>	Uruçuça	14°34'S; 39°16'W	1/8	68	48M + 20A
<i>P. obscuricornis</i>	Ilhéus-BA	14°45'S; 39°13'W	1/6	42	30M + 12A
<i>P. obscuricornis</i>	Ilhéus-BA	14°45'S; 39°13'W	3/12	62	14M + 48A
<i>P. obscuricornis</i>	Viçosa-MG	20°45'S; 45°52'W	2/10	58-60	12M + 46-48A
<i>P. obscuricornis</i>	Rio Claro-SP	22°23'S; 47°32'W	1/15	64	12M + 52A

Tabela 1: Estudos citogenéticos em populações de *P. apicalis* e *P. obscuricornis*.

Em cada localidade onde foi coletada, *P. apicalis* apresentou um cariótipo diferente: 2n=36, 40, 68 (Fig. 2). Em comum, estes cariótipos têm um par de cromossomos metacêntricos aparentemente com uma constrição secundária, e que também está presente nos cariótipos de algumas outras espécies do gênero e do grupo *Neoponera* (*P. inversa*, *P. obscuricornis*, *P. unidentata* e *P. venusta*) (Capítulos 2.3.2 e 2.3.5).

Duas populações de *P. obscuricornis* de Ilhéus apresentaram cariótipos drasticamente diferentes: 2n=42-62 (Fig. 4, 5a-b). Entre as populações de Ilhéus (2n=62),

Viçosa e Rio Claro, encontramos uma variação menor no número de cromossomos: os cariótipos variam de $2n=58-64$ (Figs. 5-6) e esta variação depende somente do número de cromossomos acrocêntricos diminutos. Nos cariótipos encontrados, destaca-se o elevado número de pequenos cromossomos metacêntricos, reforçando a idéia de que inversões pericêntricas do tipo AM ocorrem em seguida às fissões cêntricas.

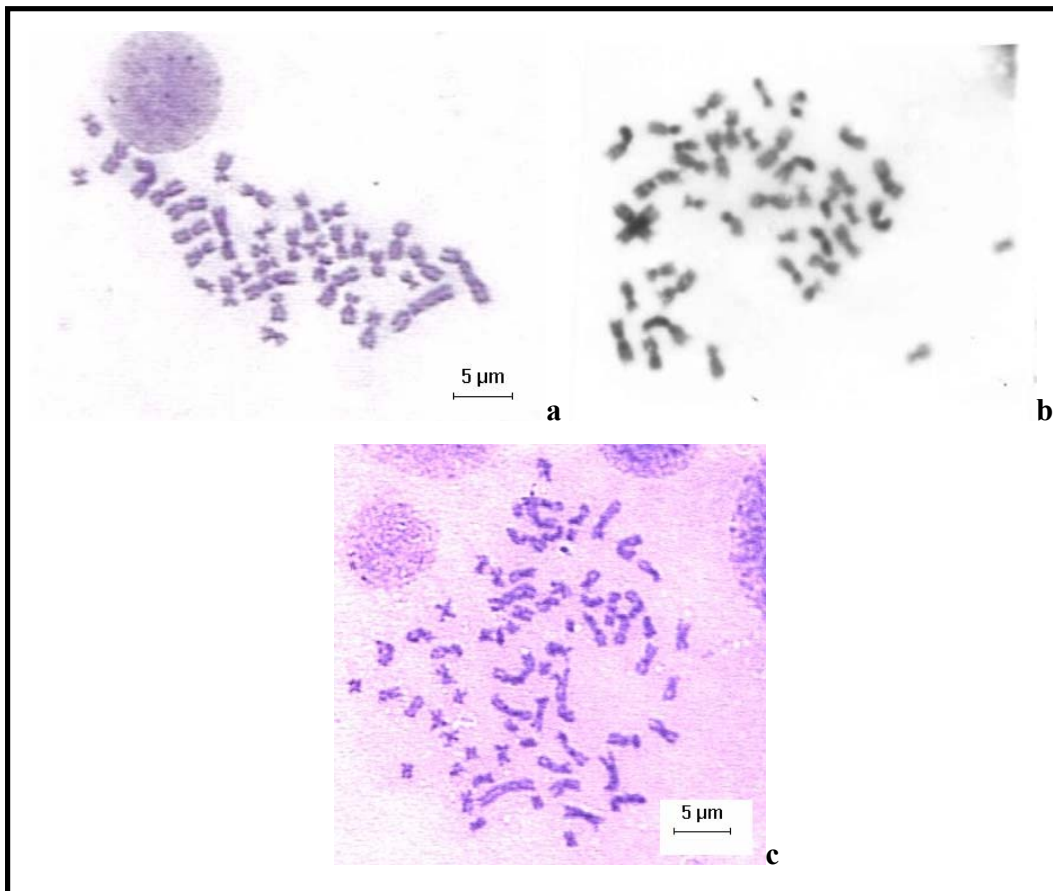


Figura 2: Metáfases de *P. apicalis*. a) Ilhéus, b) Barrolândia, c) Uruçuca

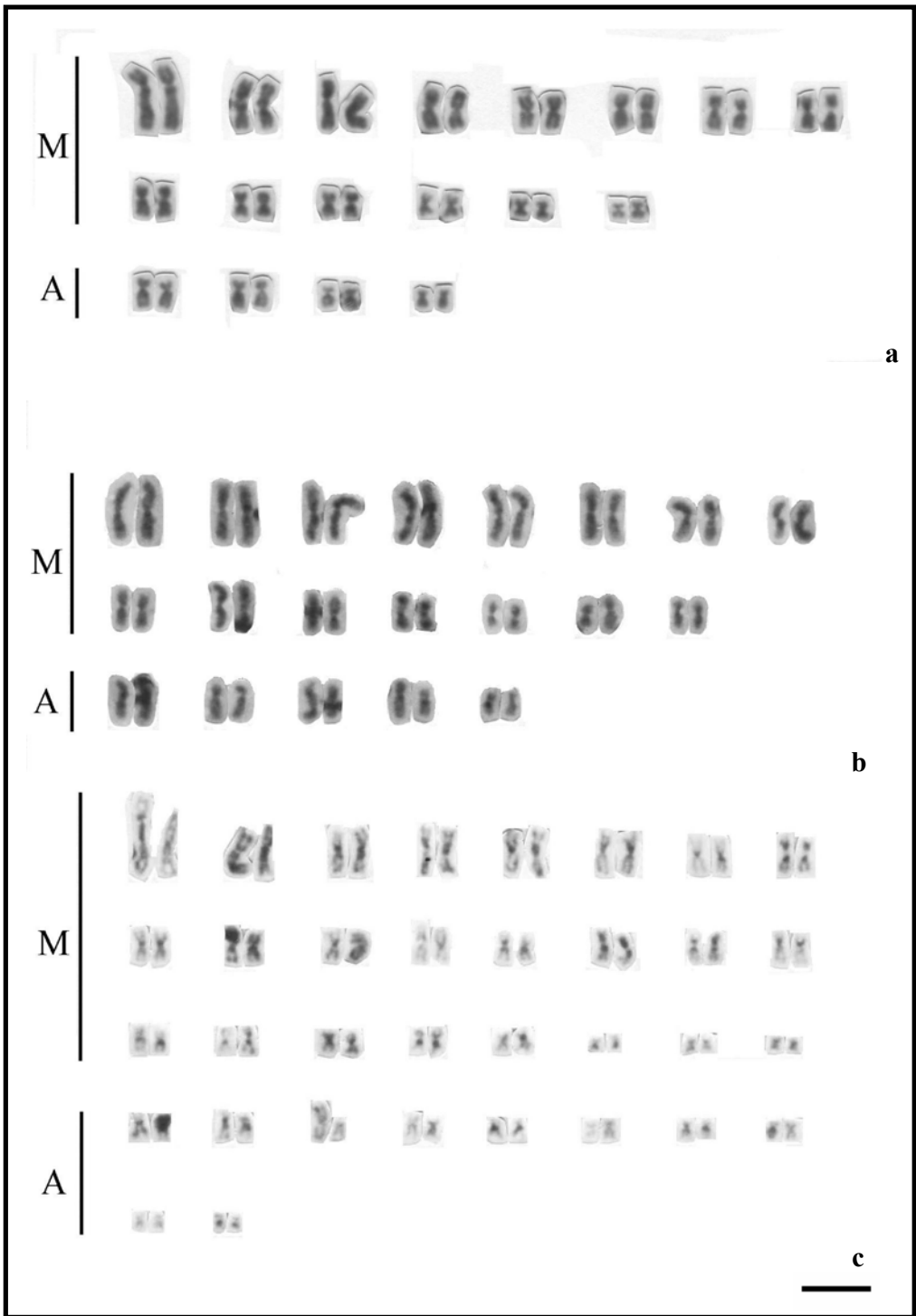


Figura 3: Cariótipos diplóides de *P. apicalis*.
 a) Ilhéus, 2n=36; b) Barrolândia, 2n=40; c) Uruçuca, 2n=68
 Barra horizontal = 5µm

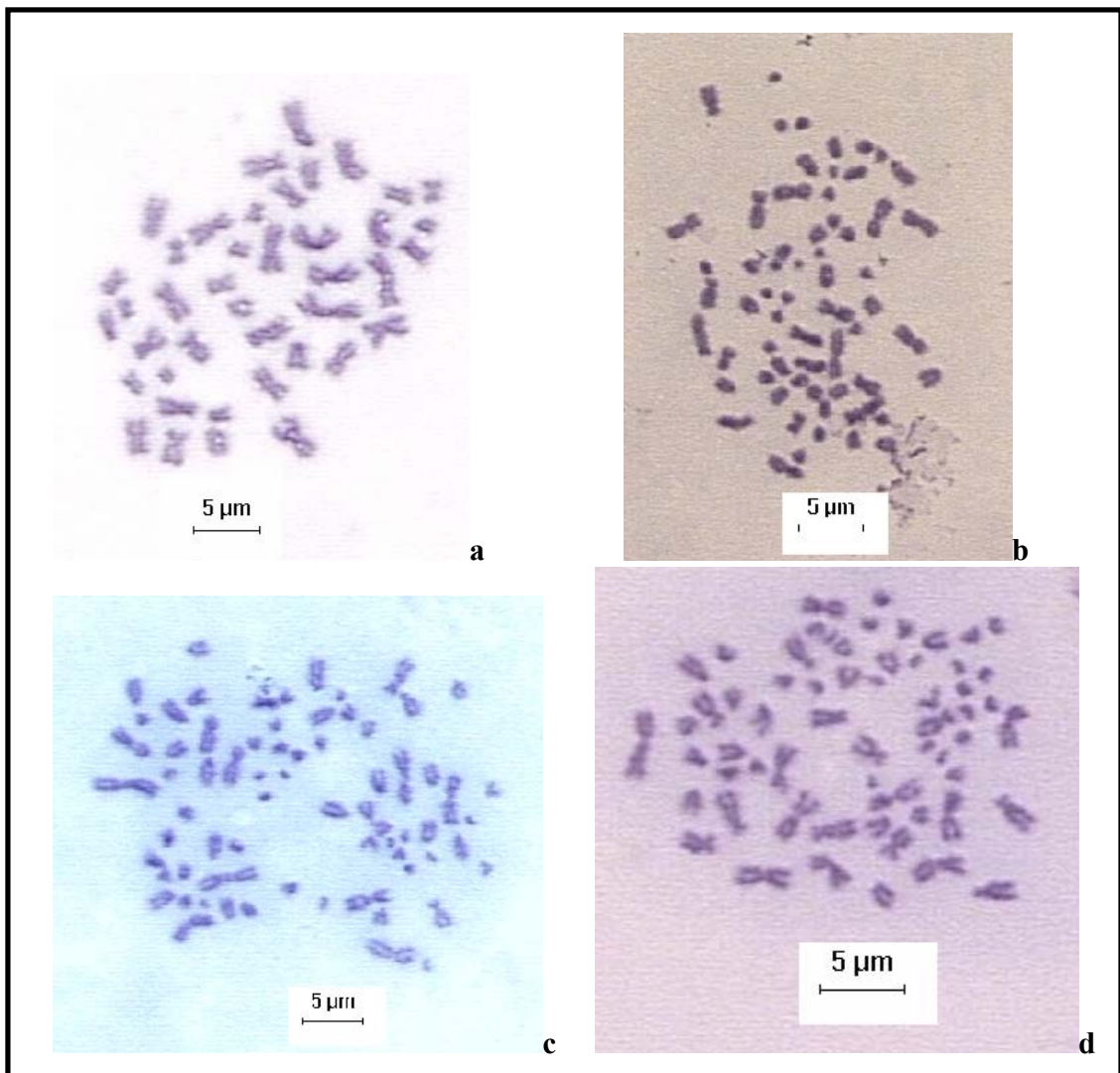


Figura 4: Metáfases de *P. obscuricornis*: a) e b) Ilhéus, c) Rio Claro, d) Viçosa.

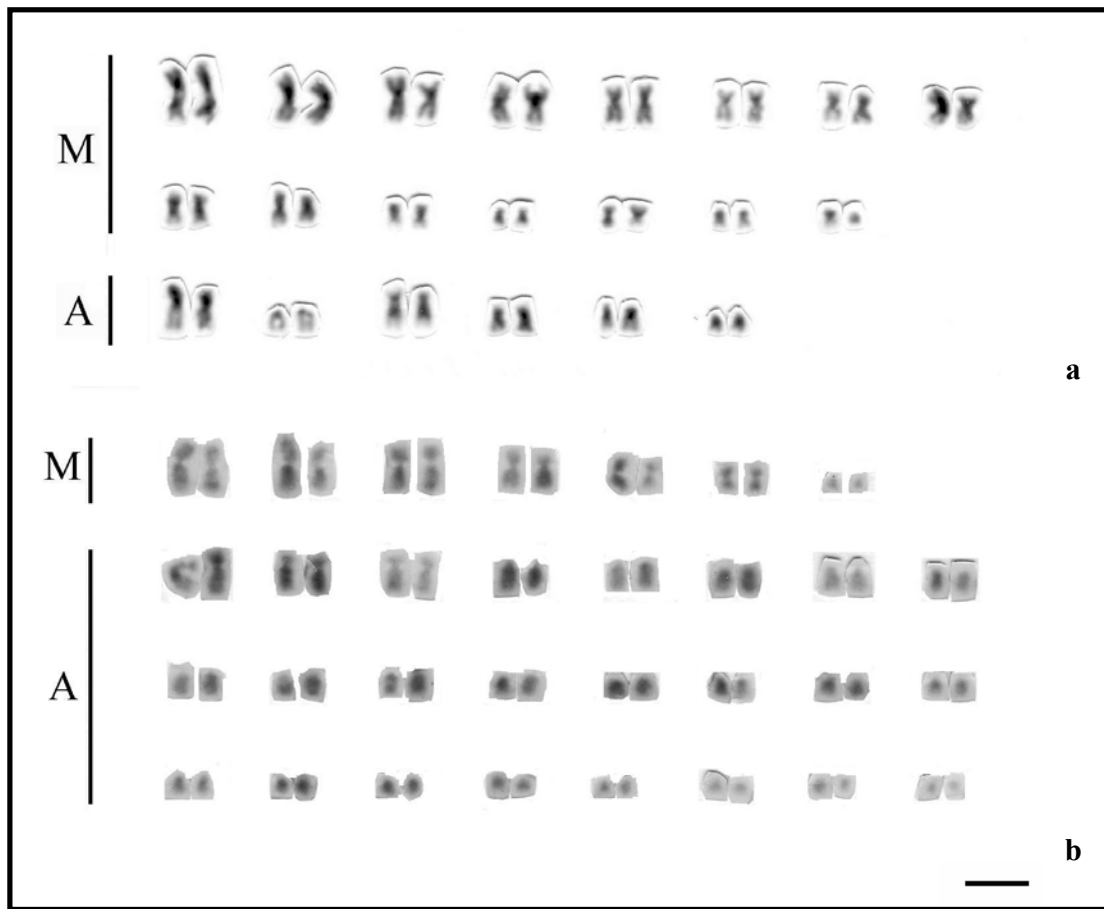


Figura 5: Cariótipos diplóides de *P. obscuricornis*:
a) Ilhéus, 2n=42; b) Ilhéus, 2n=62
Barra horizontal=5µm

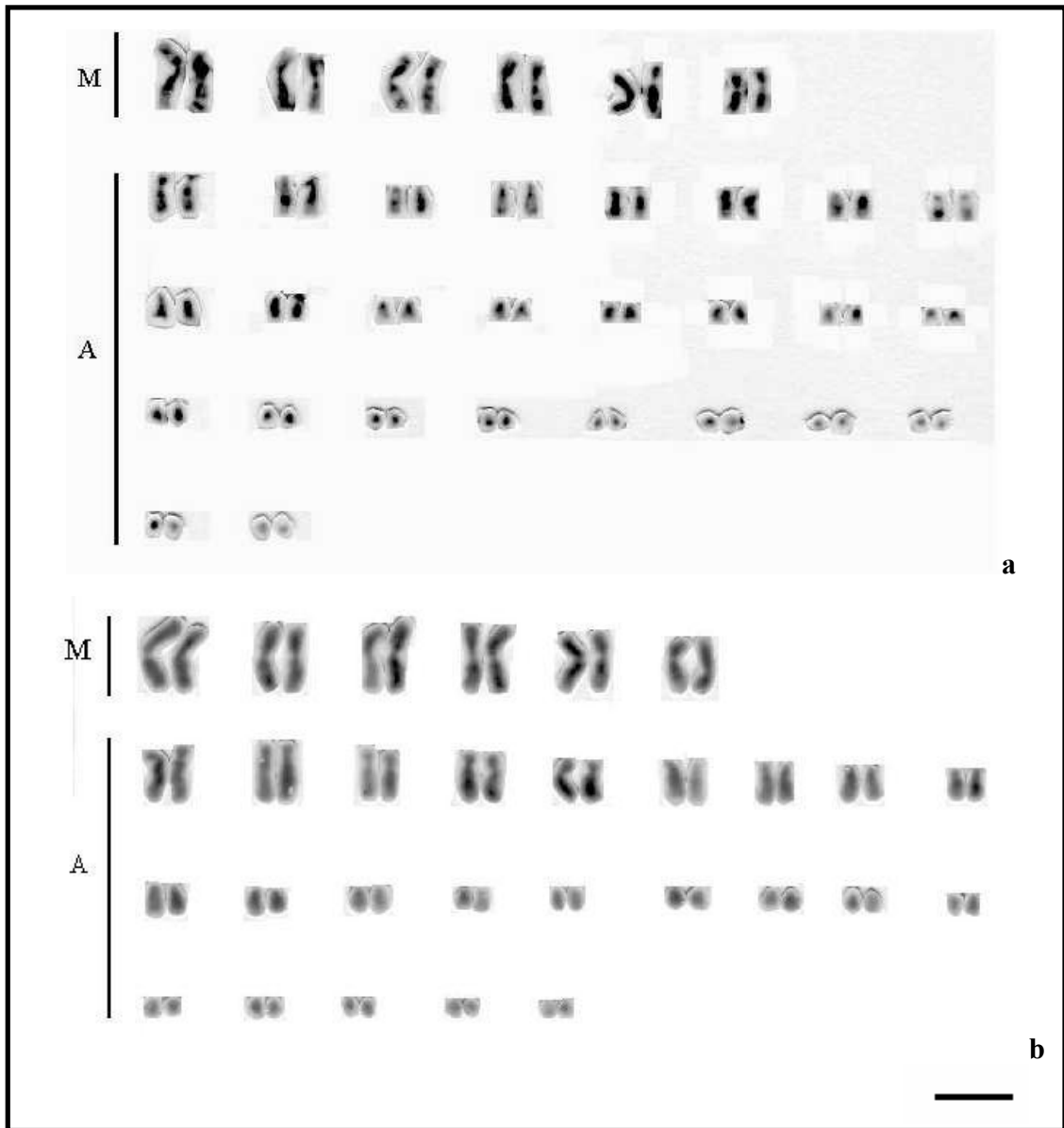


Figura 6: Cariótipos diplóides de *P. obscuricornis*:

a) Rio Claro, 2n=64; b) Viçosa, 2n=58-60.

Barra horizontal=5µm

Discussão:

Apesar de serem espécies consideradas bastante próximas biologicamente, os cariótipos de *P. apicalis* e *P. obscuricornis* não podem ser analisados num grupo único, sugerindo que ambos os grupos de espécies evoluem de forma independente e, talvez, paralelamente.

Diferentes interpretações dos dados citogenéticos oferecem hipóteses para a evolução do cariótipo nestes dois grupos-espécies, mostradas nas figuras abaixo:

A figura 7 mostra uma análise de regressão com os sete cariótipos encontrados. A variável independente é o número de cromossomos. De acordo com os resultados, os cariótipos de *P. (apicalis)* e *P. (obscuricornis)* evoluem segundo modelos diferentes tomando como base a tendência da evolução cariotípica em direção ao aumento do número cromossômico (Imai *et al.*, 1988a). Em *P. apicalis*, a taxa de aumento de braços cromossômicos é bem maior. Os cromossomos M seriam proporcionalmente mais freqüentes na população com mais cromossomos desse tipo do que o esperado, se a evolução cariotípica procedesse da mesma maneira como em *P. obscuricornis*. Além dos cariótipos, outros caracteres de *P. obscuricornis* confirmam que este é provavelmente um grupo mais derivado do que *P. apicalis*: esta espécie é poligínica e é terrícola, caractere que a diferencia da maior parte das espécies do grupo *Neoponera*, pois este é predominantemente arborícola e a maior parte das espécies são monogínicas.

O ponto mais à esquerda sugere que o referido cariótipo (*P. apicalis*, $2n=36$) corresponde a uma situação próxima da forma ancestral comum nos dois grupos-espécies. Os agrupamentos levam-nos à conclusão de que cada conjunto de pontos (a-d) corresponde provavelmente a um táxon independente. O sentido provável da evolução cariotípica nas populações de *P. (apicalis)* e *P. (obscuricornis)* é direcionado ao aumento no número e de braços cromossômicos, assim como em outros Formicidae (capítulo 3.1).

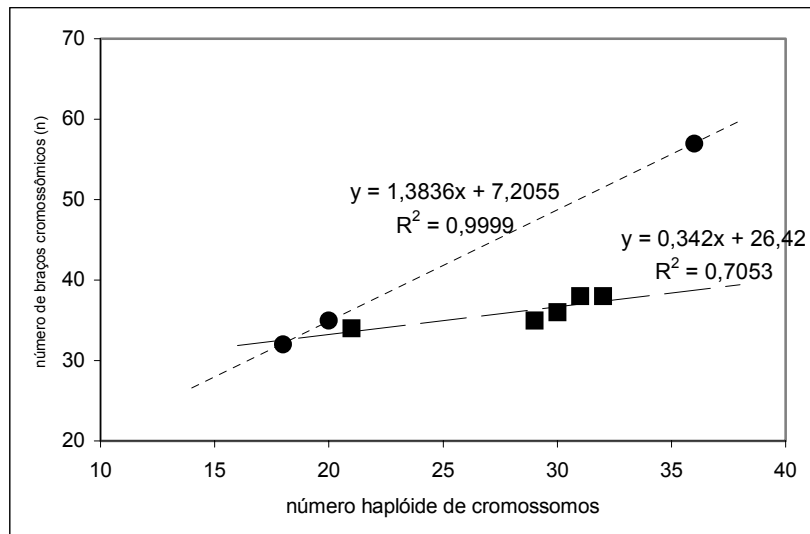


Figura 7: Evolução cariotípica em *P. (apicalis)* e *P. (obscuricornis)*
Círculos: Taxa correspondendo a morfo-espécies do grupo *P. (apicalis)*
Quadrados: Taxa correspondendo a morfo-espécies do grupo *P. (obscuricornis)*

A figura 8 mostra um esquema indicando o relacionamento hipotético entre essas populações: Partindo de um ancestral hipotético $2n=18$ (18M), de ciclos de fissões resultariam paralelamente os cariótipos de *P. obscuricornis* ($2n=42$) e de *P. apicalis* ($2n=36$), ambos de Ilhéus. No grupo *P. (apicalis)* o cariótipo de Belmonte ($2n=40$) é produto de fissões seguidas de inversões AM, rearranjos que aconteceram na forma $2n=36$. Este cariótipo, depois de sofrer rearranjos como fissão, inversão e até mesmo fusão cêntrica (devido ao elevado número de cromossomos M) apresenta como resultado o cariótipo de Uruçuca ($2n=68$). Em *P. (obscuricornis)*, fissões cêntricas ocorridas no cariótipo $2n=42$ vão originar as formas cariotípicas encontradas em Ilhéus, Viçosa e Rio Claro ($2n=62$, 58-60 e 64, respectivamente), cada uma dessas populações apresentando variação cariotípica representada pelo aumento de um par de cromossomos acrocêntricos.

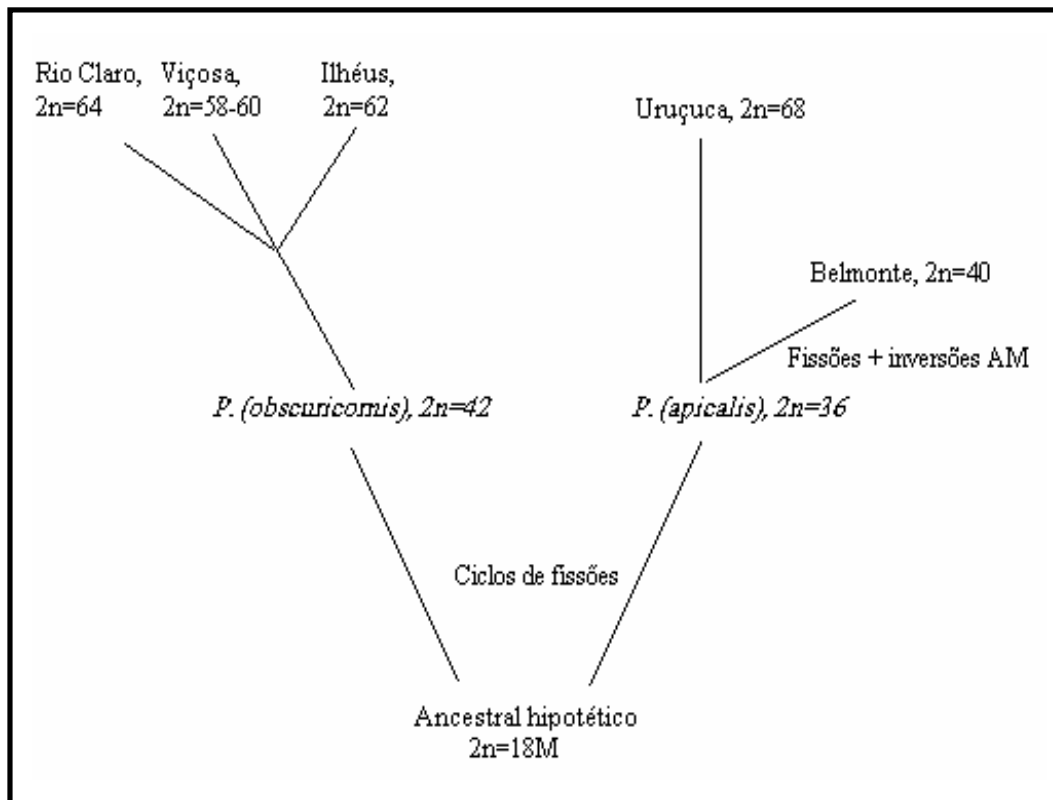


Figura 8: *P. (apicalis)* e *P. (obscuricornis)*

2.5 Diversidade e evolução cariotípica no grupo-espécie *Pachycondyla villosa*.

Introdução:

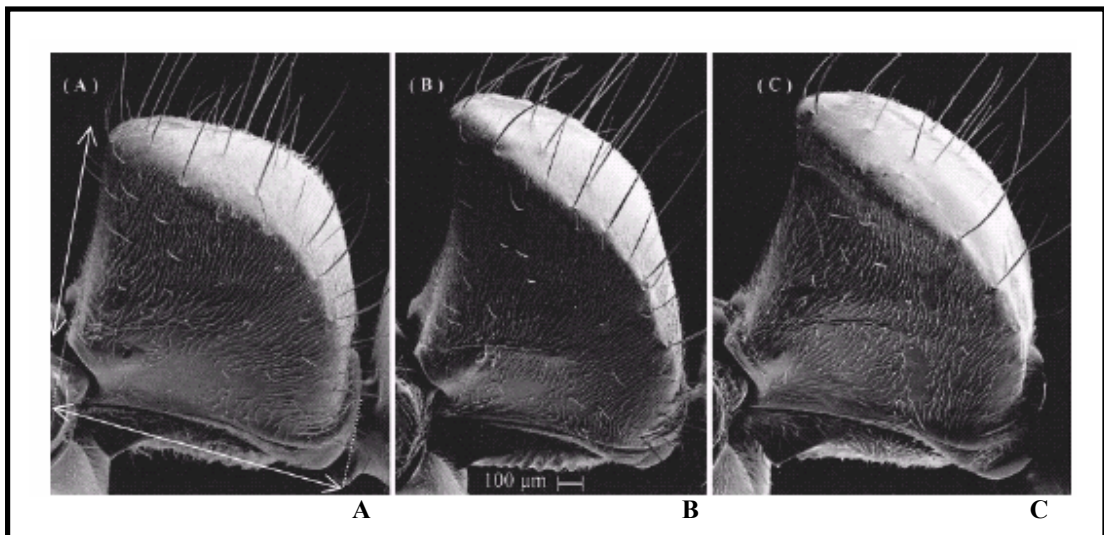
As espécies do grupo *Pachycondyla villosa* são bastante homogêneas do ponto de vista morfológico: são relativamente grandes (1,5 a 2 cm), cobertas de pubescência sedosa e são arborícolas como a maioria das espécies do grupo *Neoponera*. Possuindo grande amplitude geográfica [do sudeste do Texas até o nordeste da Argentina (Kempf, 1972)], essas espécies são, com frequência, simpátricas (Lucas *et al.*, 2002; Wild, 2002). No entanto, divergências e discrepâncias sobre a biologia geral, o comportamento ou sua ecologia apareceram com frequência nesses textos e foram apontados por Lucas *et al.* (2002). Sob o nome único do táxon *Pachycondyla villosa* Fabricius, as formigas deste grupo foram objeto de diversos estudos na literatura recentes incluindo morfologia (Camargo-Mathias & Caetano, 1992; Lucas *et al.*, 2002), comportamento (Dejean & Corbara, 1998), ecologia (Dejean, 1990) e química (Lucas *et al.*, 2002). As três espécies deste grupo de Ilhéus, onde são simpátricas, já foram objetos de um estudo comparativo morfológico, químico (hidrocarbonetos cuticulares) e enzimático (Lucas *et al.*, 2002) assim como de um estudo preliminar sobre o cariótipo no caso de duas destas espécies (Mariano *et al.*, 1999).

Segundo Lucas *et al.* (2002), as operárias das três espécies simpátricas em Ilhéus são morfológicamente muito similares, apesar de poderem ser diferenciados pela morfologia do pecíolo. Em vista lateral, o pecíolo de *P. villosa* é globalmente tão longo quanto alto, a face anterior é levemente côncava e forma um ângulo reto com a face dorsal (Fig. 1a). Em *Pachycondyla inversa* (Smith), o pecíolo é mais alto que o seu comprimento, a face anterior é altamente côncava e forma um ângulo agudo com a face dorsal (Fig. 1b). Para *Pachycondyla 'subversa' sensu* Lucas *et al.* (2002) o pecíolo é tão alto quanto, ou mais alto que o seu comprimento, a face anterior é côncava e forma um ângulo agudo com a face dorsal (Fig. 1c). Além de características morfológicas, os perfis de hidrocarbonetos cuticulares também distinguem essas espécies (Lucas *et al.*, 2002).

Apesar de possivelmente pertencer a um outro grupo-espécies de *Pachycondyla*, *Pachycondyla unidentata* (Mayr) foi inserida neste estudo por considerarmos que,

principalmente devido à estrutura do seu pecíolo, seus hábitos arborícolas e seu cariótipo, esta espécie poderia ser considerada morfológica e cariotipicamente próxima a um ancestral hipotético das espécies do grupo *P. (villosa)*. *Pachycondyla unidentata* pode ser superficialmente considerada uma “miniatura” de *P. villosa* (Fig. 2).

A caracterização citogenética é largamente utilizada em estudos evolutivos envolvendo diversos grupos de animais como mamíferos (Imai, 1975, 1983; Imai *et al.*, 2001) e insetos das ordens Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera e Orthoptera e de algumas ordens primitivas, tais como Ephemeroptera (Soldán & Putz, 2000) e Phasmatodea (cinco espécies da família Heteronomiidae) (Marescalchi & Scali, 1993). Em formicídeos os resultados citogenéticos complementaram estudos sistemáticos no grupo *Myrmecia (pilosula)* (Imai *et al.*, 1994). O objetivo deste trabalho é caracterizar citogeneticamente os três taxa do grupo *P. (villosa)*.



**Figura 1: Vistas laterais dos pecíolos de *P. villosa*, (A). *P. inversa*, (B) e *P. subversa* (C).
Microscopia eletrônica de varredura (Lucas *et al.*, 2002)**



Figura 2: *Pachycondyla unidentata* (Mayr, 1862)

Material e métodos:

Trinta colônias das quatro espécies aqui agrupadas foram coletadas na Bahia. Apenas uma colônia de *P. 'subversa'* foi coletada em Una (Bahia) (15°16'S; 39°05'W), enquanto as demais foram encontradas nas áreas experimentais do CEPEC/CEPLAC em Ilhéus (14°45'S; 39°13'W), a 52 km de distância. As coordenadas geográficas correspondem aos municípios onde foram realizadas as coletas.

As preparações citogenéticas foram feitas de acordo com a técnica descrita por Imai *et al.* (1988a). Os cromossomos foram classificados em dois grupos, segundo a terminologia de Imai (1991) que os definem em acrocêntricos e metacêntricos (Fig. 1 do cap. 1.2).

A variação do número haplóide de cromossomos em função do número de braços cromossômicos foi estudada através uma simples análise de regressão, realizada como auxílio do software Excel, e para melhor interpretar os cariótipos foi construído um esquema mostrando as hipotéticas relações cariotípicas entre as espécies estudadas.

Resultados

Os resultados encontram-se na tabela 1 e nas figuras 3-7

Espécie	Coleta	Col./indiv.	2n, (n)	Cariótipo
<i>Pachycondyla inversa</i>	Ilhéus-BA	12/40	30, (15)	20M + 10A
<i>P. 'subversa'</i>	Ilhéus-BA	1/15	26, (13)	6M + 20A
<i>P. 'subversa'</i>	Una-BA	1/10	28	22M + 6A
<i>P. villosa</i>	Ilhéus-BA	13/40	34, (17)	12M + 22A
<i>P. unidentata</i>	Ilhéus-BA	3/15	12, (6)	12M

Tabela 1: Análise citogenética do grupo-espécies *Pachycondyla villosa*.

Ao contrário do resultado obtido no grupo *P. (apicalis)*-*P. (obscuricornis)*, todas as populações estudadas de *P. inversa*, *P. villosa* e *P. unidentata* apresentaram, cada espécie, o mesmo cariótipo (Figs. 3-5). As duas colônias de *P. 'subversa'* estudadas apresentam dois cariótipos distintos: $2n=26$ para a colônia coletada em Ilhéus, e $2n=28$ (Fig. 4c, 4d), nos indivíduos encontrados no ninho oriundo de Una. Os cariótipos das quatro espécies são bem diferentes entre si e, mesmo sem a aplicação de técnicas de bandamento que teriam contribuído para definir melhor a estrutura dos cromossomos, é possível afirmar que estes cariótipos traduzem um mecanismo de isolamento reprodutivo cuja origem pode ser um conjunto de características já estudadas anteriormente.

Como observado na maior parte das espécies com baixo número cromossômico ($n \leq 11$; cap. 3.1, anexo 1), todos os cromossomos de *P. unidentata* são metacêntricos e de tamanho grande (Fig. 3e, 5b).

Os cariótipos de *P. inversa* e *P. 'subversa'* possuem muitos cromossomos metacêntricos (Fig. 4a-c). Estes são relativamente uniformes no tamanho e na quantidade de heterocromatina e, nas metáfases analisadas, são bem parecidos. A variação é contínua: $2n=26, 28, 30$, e é representada pelo aumento de um par de cromossomos metacêntricos, o que sugere a ocorrência de fissão cêntrica seguida de inversão AM. Nestes cariótipos não há diferenças marcantes nos tamanhos dos cromossomos, como visto em *P. villosa* ($2n=34$).

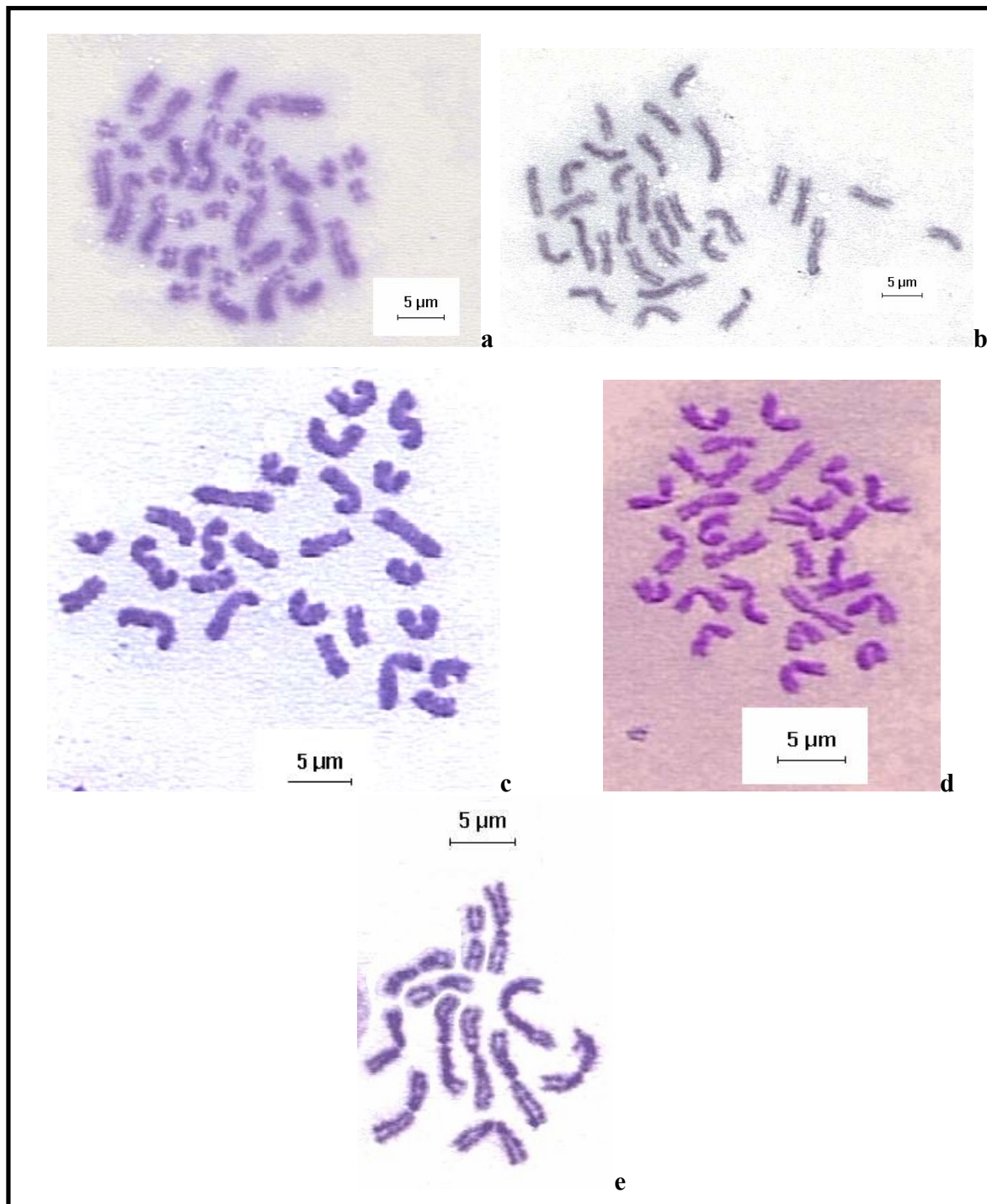


Figura 3: Metáfases das espécies do grupo *P. villosa*:
a) *P. villosa*, b) *P. inversa*, c) *P. 'subversa'* (Ilhéus), d) *P. 'subversa'* (Una), e) *P. unidentata*.

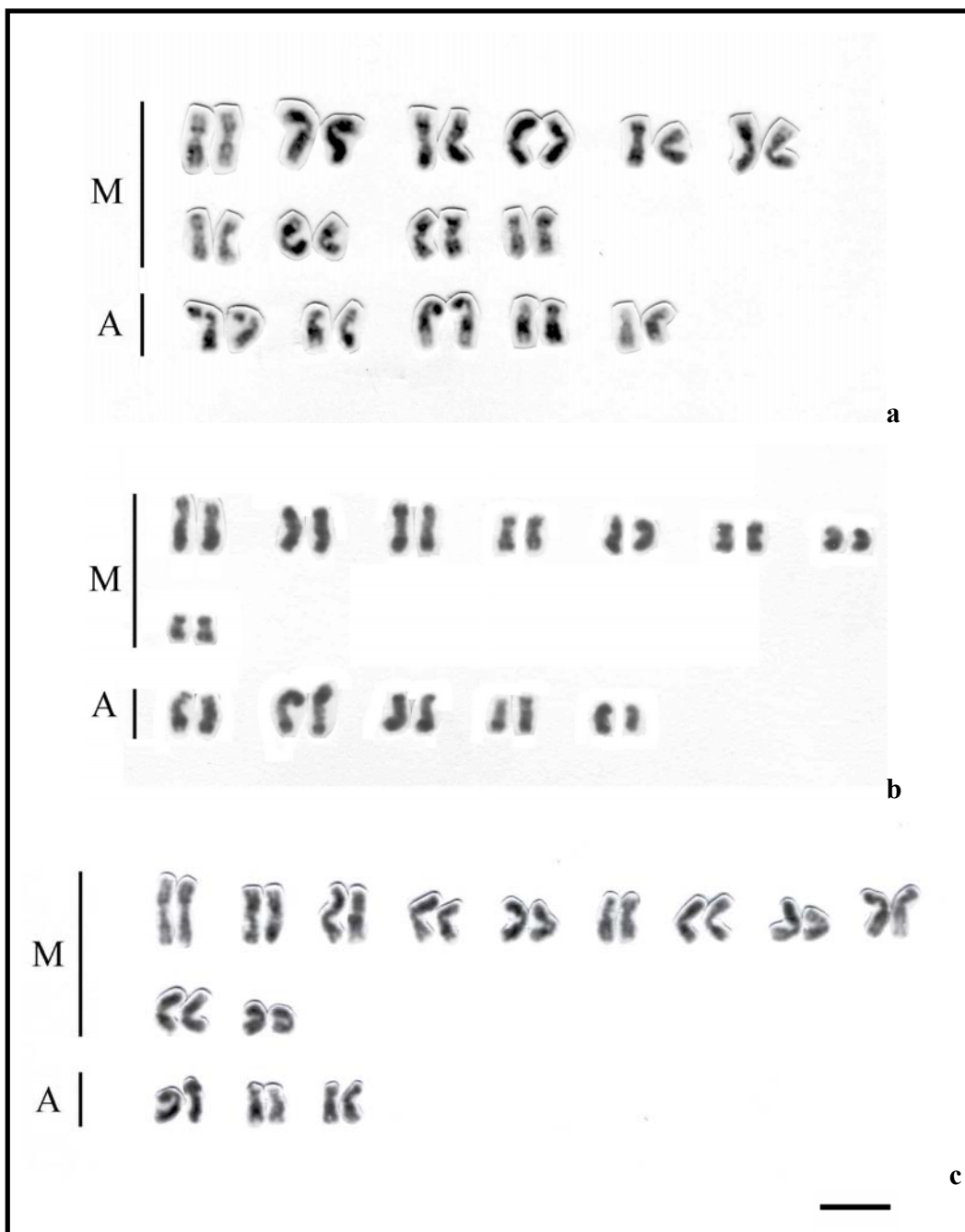
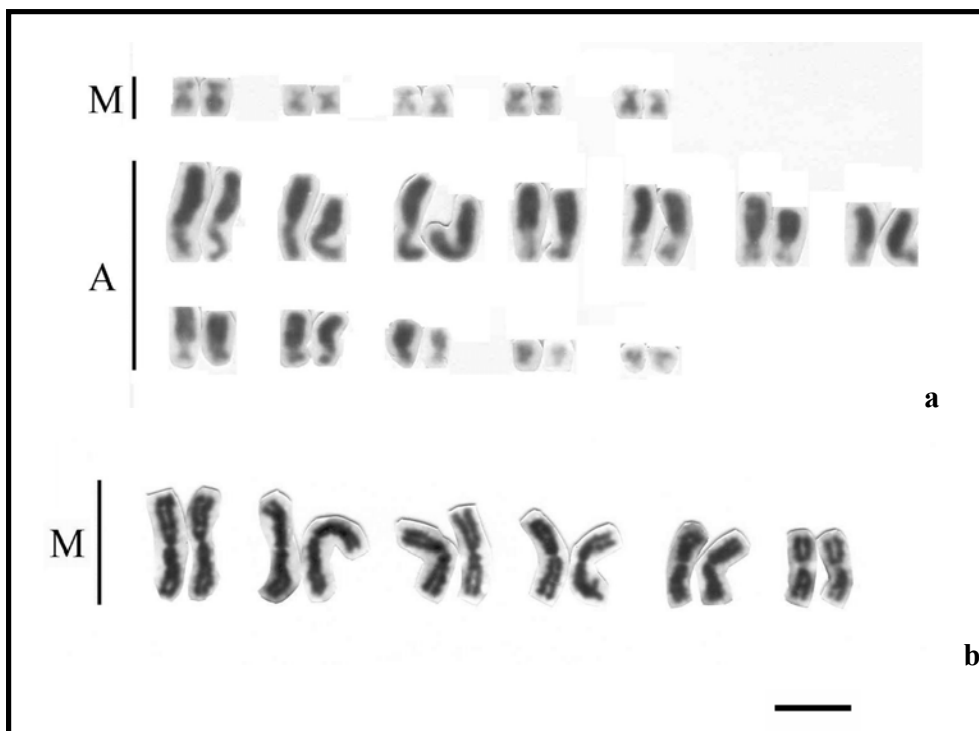


Figura 4: Cariótipos diplóides das espécies do grupo *P. villosa*:
a) *P. inversa*, $2n=30$; b) *P. 'subversa'* (Ilhéus), $2n=26$; c) *P. 'subversa'* (Una), $2n=28$
Barra horizontal = 5 μ m



**Figura 5: Cariótipos diplóides das espécies do grupo *P. (villosa)*:
a) *P. villosa*, 2n=34; b) *P. unidentata*, 2n=12
Barra horizontal = 5 μ m**

Discussão

A espécie conhecida como a autêntica *P. villosa* apresenta o cariótipo com cromossomos muito peculiares: acrocêntricos, com o braço longo extremamente maior que o braço curto e rico em heterocromatina (Fig. 5a), do tipo A^M (Fig. 1, cap. 1.2.1). A morfologia particular desses cromossomos e da coloração dos núcleos pode ser explicada pela riqueza de heterocromatina, provocando um crescimento anormal de um dos braços dos cromossomos. É possível que esses cromossomos sofram fissões cêntricas, pois braços de tamanho grande levam à ocorrência de interações do tipo translocações recíprocas, consideradas deletérias em Formicidae (Imai *et al.*, 1988a).

Um estudo feito neste grupo de espécies com populações de Ilhéus (Lucas *et al.*, 2002) mostrou que *P. villosa* é a mais diferenciada entre as três espécies de Ilhéus. A questão é definir qual desses cariótipos é que originou os outros. O cariótipo que tem o menor número cromossômico (*P. 'subversa'* 2n=26) é também o que apresenta o maior

número de cromossomos acrocêntricos (20A). Isto significa que, se os outros cariótipos se diferenciaram a partir deste, com certeza houve alta frequência de inversões pericêntricas do tipo AM, o que explica um número de cromossomos metacêntricos maior nos cariótipos com número cromossômico mais elevado. O sentido provável da evolução do cariótipo neste grupo é no sentido do aumento do número e de braços cromossômicos.

Analisando os dados por meio de uma regressão (Fig. 6), encontramos dois modelos possíveis para explicar a evolução do cariótipo neste grupo, baseando-se no fato de que a tendência do número cromossômico é aumentar no decorrer da evolução da família (Imai *et al.*, 1988a): 1) *P. unidentata* (a)→*P. villosa* (d) estão no eixo principal, sendo *P. inversa* (c) um desvio do eixo, pois começou a evoluir cariotipicamente de forma distinta, aumentando rapidamente o número de braços cromossômicos, ao mesmo tempo que os cromossomos M são proporcionalmente mais frequentes. 2) *P. 'subversa'* (b)→*P. inversa* (c) evoluem independentemente de *P. unidentata* (a) (que, conseqüentemente, não faria parte do grupo-espécies *P. (villosa)*). Coincidentemente, '*P. subversa*' e *P. inversa* são os taxa que possuem mais afinidade neste conjunto (Lucas *et al.*, 2002).

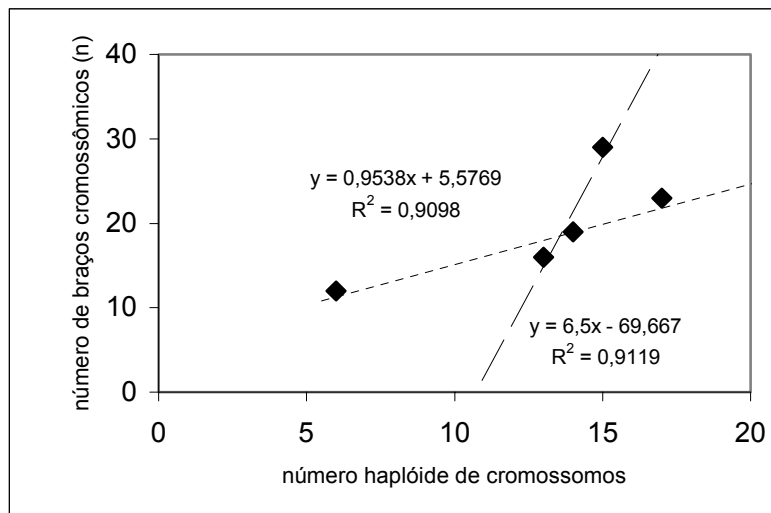


Figura 6: Evolução do nº de braços cromossômicos em função do nº de cromossomos. a: *P. unidentata*; b: *P. 'subversa'*; c: *P. inversa*; d: *P. villosa*.

Um outro caminho hipotético na evolução do cariótipo nesse grupo de espécies é mostrado na figura 7. A partir de um ancestral hipotético semelhante àquele encontrado em *P. unidentata* e que teria sofrido fissões cêntricas e inversões pericêntricas, dois grupos

distintos de cariótipos apareceram: $2n=34$ (*P. villosa*), e o grupo que apresenta cariótipos $2n=26, 28, 30$ (*P. inversa* e *P. 'subversa'*). Do cariótipo ancestral para $2n=34$, a frequência maior foi de fissões cêntricas, pois este apresenta um número mais elevado de cromossomos acrocêntricos ($A=22$) e as desproporções observadas nos longos braços heterocromáticos indicam a ocorrência deste tipo de rearranjo seguido de deposição de heterocromatina (Imai *et al.*, 1994). Da ocorrência de fissões e inversões pericêntricas AM no cariótipo ancestral resultou o cariótipo de *P. inversa*, e da ocorrência de fusões cêntricas (consideradas ocasionais) derivaram os cariótipos de *P. 'subversa'*. Essa hipótese é suportada pelos resultados em estudos anteriores já citados (Lucas *et al.*, 2002) que indicaram ser este o provável modelo das relações de parentesco entre essas espécies. A dúvida é a origem do cariótipo de *P. unidentata* ($2n=12$): composto unicamente por cromossomos metacêntricos, esse seria um cariótipo próximo ao ancestral (de acordo com a teoria da interação mínima e com nossas outras observações) e que tenderia a sofrer rearranjos. No entanto, como não sabemos das relações de parentesco entre essa espécie e as demais espécies estudadas de *P. (villosa)* podemos sugerir também que esse cariótipo seja produto de fusões cêntricas, às vezes frequentes em grupos de espécies que já sofreram diversos ciclos de rearranjos cromossômicos (em *Myrmecia* spp. segundo Imai *et al.*, 1994).

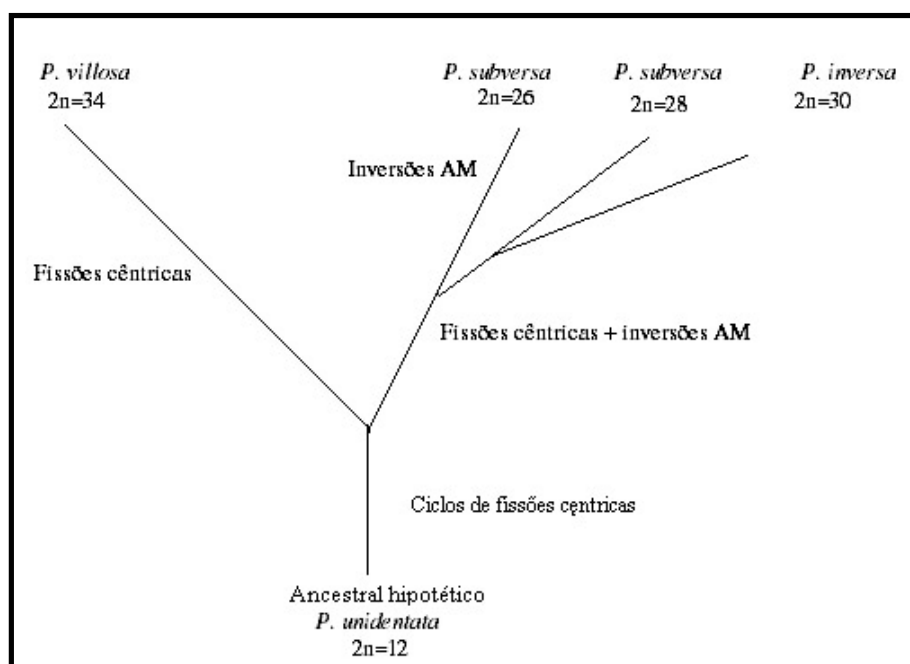


Figura 7: Evolução hipotética do cariótipo no grupo *Pachycondyla (villosa)*.

Uma alternativa para melhor definir o grau de parentesco entre *P. unidentata* e o grupo *Pachycondyla (villosa)* seria a utilização de técnicas de biologia molecular que marcassem os genes responsáveis pela especiação: genes de adaptação diferencial e de isolamento reprodutivo (Wu, 2001). Estes genes são conhecidos somente em casos raros, e a maior parte dos estudos genéticos em espécies ou em populações em processo de diferenciação baseia-se em marcadores informativos sobre eventos demográficos, enquanto que o processo total de gênese das espécies depende primariamente dos genes de especiação (Wu, 2001).

Os três taxa do grupo *P. (villosa)* vivem em simpatria em Ilhéus assim como *P. unidentata*, mas isso não significa que sejam obrigatoriamente o produto de uma especiação simpátrica, eles podem ter se diferenciado de formas alopátricas e atualmente existem em simpatria.

Além dessas espécies de *P. (villosa)* e de *P. (unidentata)*, todas com forma do corpo bastante parecida, existem duas espécies de aranhas miméticas que vivem em simpatria em Ilhéus com essas formigas, e que pertencem às famílias Clubionidae e Salticidae, onde até a pubescência metálica, típica do grupo *villosa* é copiada (Delabie, 1999; Lucas *et al.*, 2002; Lattke, 2003). Há então certamente uma grande vantagem ecológica para a manutenção do padrão “*villosa*”, uma vez que é um conjunto de seis espécies em simpatria que mantém a mesma forma e características superficiais. A maior parte das aranhas que mimetizam as formigas recorre ao mimetismo batesiano [mimetismo para se proteger da predação (Delabie, 1999)], pelo menos na Mata Atlântica. No gênero *Pachycondyla*, somente foi registrada a forma *villosa* como um modelo para aranhas (Delabie, 1999). Pode-se hipotetizar que este grupo de espécies de formigas onipresentes nas árvores, numericamente abundantes, desencorajando grandes e diferentes predadores, formam um anel de mimetismo Müllleriano (Lucas *et al.*, 2002), ou seja, a manutenção do padrão “*villosa*” é uma importante defesa contra predação para o conjunto de espécies que fazem parte deste anel.

2.6- Estudo cariotípico das espécies-irmãs *Pachycondyla crenata* e *Pachycondyla mesonotalis*.

As espécies-irmãs *Pachycondyla crenata* (Roger) e *Pachycondyla mesonotalis* Santschi são carnívoras, como as demais espécies do gênero, e nidificam geralmente em cavidades preexistentes de árvores onde forrageiam a procura de presas variadas (Longino, 2001). *P. crenata* é encontrada desde o sudeste do México até o nordeste da Argentina (Kempf, 1972; Longino, 2001), enquanto *P. mesonotalis* descrita de Blumenau-SC, parece mais rara, mas aparece freqüentemente em simpatria com *P. crenata*, segundo informações não publicadas da Coleção do Laboratório de Mirmecologia do CEPEC.

Os estudos citogenéticos contribuem com um conjunto de informações independentes dos caracteres normalmente utilizados em análises filogenéticas. Como os dados bioquímicos, as informações citogenéticas podem revelar diferenças e/ou similaridades não observáveis em nível morfológico, e a qualidade da informação citogenética varia do nível morfológico ao molecular, dependendo do tipo de metodologia aplicada aos estudos (Sessions, 1996). Os rearranjos cromossômicos, responsáveis pela variação nos cariótipos dos organismos, não levam diretamente à especiação, mas eles podem desencadear o isolamento reprodutivo (King, 1993). O papel dos rearranjos cromossômicos no processo de especiação é amplamente discutido por diversos autores (White, 1973; Imai & Crozier, 1980; King, 1993; Spirito, 1998; Imai *et al.*, 2001, 2002). Diante desses argumentos, pode-se concluir que a citogenética em si não soluciona problemas: é uma ferramenta poderosa, disponível e muito confiável para estudos sistemáticos e filogenéticos que permite inferir sobre numerosos assuntos da biologia moderna, em particular a evolução, quando as informações que fornecem são comparadas/adicionadas a resultados obtidos com outros métodos de investigação biológica.

Como esses é um dos poucos casos confirmados de espécies-irmãs no gênero *Pachycondyla*, o objetivo deste estudo é analisar o cariótipo dessas duas espécies, a fim de avaliar a análise citogenética como suporte para estudos taxonômicos.

Material e métodos

Colônias de *P. crenata* e *P. mesonotalis* foram coletadas na Reserva Mata Córrego do Paraíso (UFV) em Viçosa, Minas Gerais, e nas áreas experimentais do CEPEC/CEPLAC, em Ilhéus, Bahia, em troncos ocos e frutos secos de cacau. As coordenadas geográficas correspondem aos municípios onde os ninhos foram coletados.

As preparações citogenéticas foram realizadas de acordo com a metodologia proposta por Imai *et al.* (1988), e os cromossomos foram classificados em acrocêntricos e metacêntricos, segundo a terminologia de Imai (1991) (Fig. 1, cap. 1.2)

Resultados

Os resultados são apresentados na tabela 1 e nas figuras 1-2.

Espécie	Coleta	Coordenadas	Colôn./indiv.	2n, (n)	Cariótipo
<i>P. crenata</i>	Viçosa-MG	20°45'S; 45°52'W	1/15	26	2M + 24A
<i>P. mesonotalis</i>	Ilhéus-BA	14°45'S; 39°13'W	1/8	26, (13)	26A
<i>P. mesonotalis</i>	Viçosa-MG	20°45'S; 45°52'W	1/12	26	26A

Tabela 1: Análise citogenética de *P. crenata* e *P. mesonotalis*

As populações de *P. mesonotalis* de Viçosa e Ilhéus apresentaram o mesmo cariótipo. As duas espécies apresentam cariótipos com apenas uma diferença: um par de cromossomos metacêntricos aparece em *P. crenata* enquanto é ausente em *P. mesonotalis*. Nesta última espécie, todos os cromossomos são acrocêntricos (Figs. 1-2). Essa diferença pode ter ocorrido devido a uma inversão pericêntrica AM no cariótipo de *P. crenata* e, de acordo com Imai *et al.* (1977), esse é o tipo de inversão mais fácil de acontecer. É provável que o cariótipo que apresenta um par de cromossomos metacêntricos (*P. crenata*) se diferenciou depois do cariótipo de *P. mesonotalis*. Desta forma, *P. mesonotalis* seria mais derivada do que *P. crenata*.

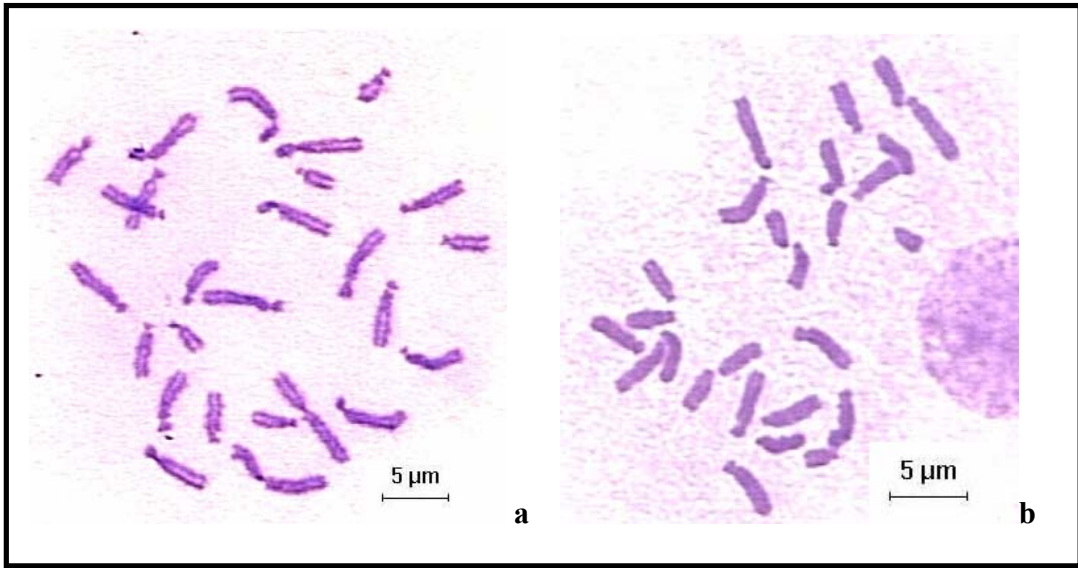


Figura 1: Metáfases de: a) *P. crenata*, b) *P. mesonotalis*

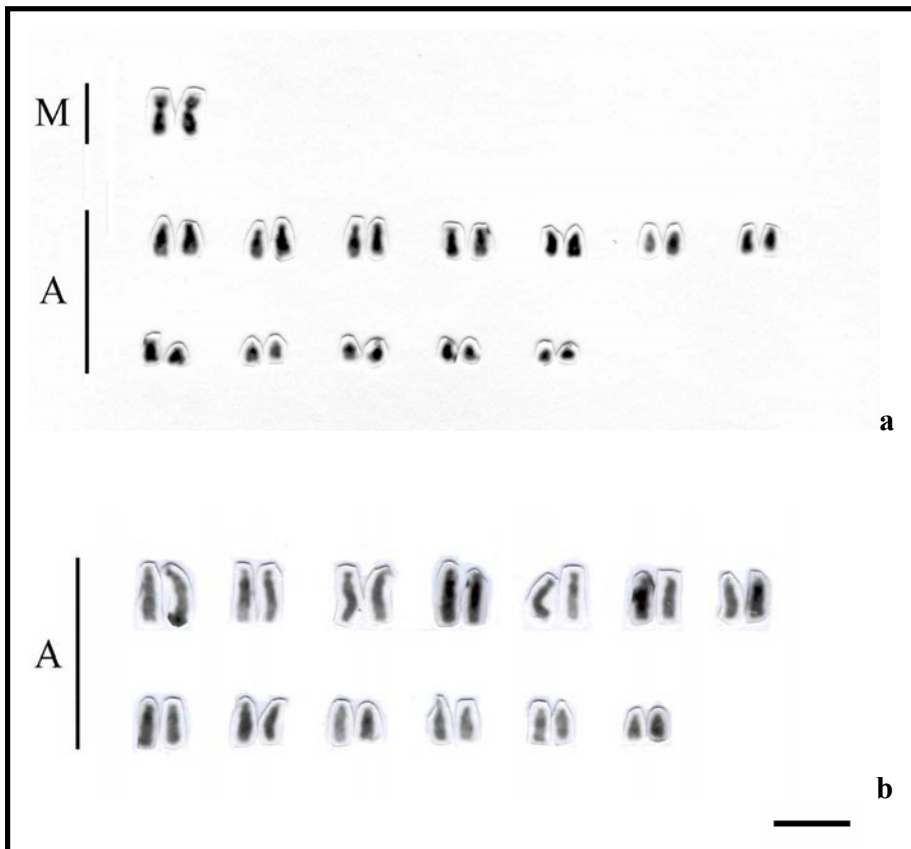


Figura 2: Cariótipos diploides de: a) *P. crenata*, $2n=26$ e b) *P. mesonotalis*, $2n=26$.
Barra horizontal = $5 \mu\text{m}$

Discussão

Existe pouca diferença morfológica entre as duas espécies, consideradas espécies-irmãs no presente estudo, distintas sobretudo pelo tamanho: *P. crenata* tem aproximadamente duas vezes o volume de *P. mesonotalis*. Além do mais, as duas são provavelmente muito próximas do ponto de vista ecológico apesar de viver em simpatria. Certamente os tamanhos diferenciados de ambas proporcionam a cada uma delas acesso a um nicho diferenciado, cada uma alcançando recursos de nidificação e alimentares de tamanho proporcional ao seu.

Um modelo que explica a pequena diferença cariotípica entre essas espécies é o modelo de alteração morfológica e cariológica num processo de especiação, proposto por Imai (1983). Uma espécie com determinado cariótipo pode, depois de determinado tempo de evolução, apresentar um dos três estados cariotípicos: a) homomórfico para o cariótipo original (A); b) polimórfico, com o cariótipo original (A) e um novo cariótipo (B) induzido por rearranjos cromossômicos, ou c) homomórfico para um novo cariótipo (B), que substituiu o original (A). Apesar da alteração cariotípica, a morfologia do táxon é conservada. Isso mostra que, assim como certas espécies são capazes de se diferenciar morfológicamente sem alteração cariotípica (tais como alguns grupos de abelhas sem ferrão, ver Rocha & Pompolo, 1998), alguns organismos, como as formigas, são capazes de apresentar alterações cariotípicas ligadas a pouca ou nenhuma alteração morfológica (Caps. 2.3.2 e 2.3.3). É provável que este processo tenha acontecido em *P. crenata*-*P. mesonotalis*.

2.8 Estudos citogenéticos sintéticos em *Pachycondyla* spp. neotropicais

O gênero *Pachycondyla* é um dos mais antigos gêneros de formigas conhecido e ainda existente, sendo uma espécie fóssil, *Pachycondyla rebekkae* Rust & Andersen, descrita de formações calcárias dos primórdios do Terciário (\pm 55 milhões de anos) em formações do noroeste da Dinamarca (Rust & Andersen, 1999). Outras seis espécies fósseis do Oligoceno europeu foram também descritas (Bolton, 1995). Quanto à subfamília Ponerinae, ela parece tão antiga quanto outros grupos de formigas já extintos, pois Grimaldi *et al.* (1997) descreveram o gênero *Brownimecia* do âmbar Cretáceo de Nova Jérsei (USA). A distribuição geográfica é atualmente pantropical com mais de 200 espécies válidas (Bolton, 1995) sendo 52 espécies descritas somente na região neotropical (Lattke, 2003).

A citogenética inclui por definição qualquer estudo relacionado ao cromossomo como objeto, e depois de ser conhecida no início do século passado, começou a ser utilizada como ferramenta para a taxonomia, bioquímica, medicina clínica e em melhoramento animal e vegetal (Guerra, 1988). Os estudos citogenéticos contribuem com um conjunto de informações independentes dos caracteres normalmente utilizados em análises filogenéticas. Como os dados bioquímicos, as informações citogenéticas podem revelar diferenças e/ou similaridades não observáveis em nível morfológico (Sessions, 1996). A família Formicidae apresenta uma espetacular quantidade de informações cromossômicas (quando a comparamos às demais famílias de artrópodes proporcionalmente ao número de espécies conhecidas ou mesmo estimado), com 560 taxa estudados em citogenética (Mariano *et al.*, 2003d). Para a subfamília Ponerinae existem informações citogenéticas sobre 119 espécies, distribuídas em 23 gêneros, com números cromossômicos variando entre $2n=8-106$, variação considerável se for comparada com as demais subfamílias, salvo Myrmeciinae. Neste grupo, observa-se uma evidente relação entre número de cromossomos no cariótipo e seu tamanho: cariótipos com muitos cromossomos pequenos, ou cariótipos com grandes cromossomos em baixo número, e *Pachycondyla* é o gênero mais estudado (38 espécies, incluindo o presente estudo).

Com o objetivo de concluir nosso estudo sintético sobre a citogenética de *Pachycondyla* neotropicais, são apresentados neste capítulo dados sobre 16 espécies de

Pachycondyla neotropicais que permitirão fazer uma análise evolutiva sobre o gênero, baseando-se em dados citogenéticos.

Materiais e métodos

Informações citogenéticas sobre 16 espécies neotropicais de *Pachycondyla* foram utilizadas para a realização de um cariógrafo, de acordo com o modelo proposto por Imai *et al.* (1994).

O agrupamento das espécies (Tab. 1) foi baseado no catálogo de formigas da região neotropical (Kempf, 1972).

Grupos Naturais/Espécie	2n	Cariótipos	Localidade/Coordenadas
<i>Pachycondyla (Neoponera) apicalis/obscuricornis</i>			
<i>Pachycondyla apicalis</i>	2n=36	28M + 8A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla apicalis</i>	2n=40	30M + 10A	Belmonte-BA/16°05'S 39°12'W
<i>Pachycondyla apicalis</i>	2n=68	48M + 20A	Uruçuça/14°34'S 39°16'W
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	2n=42	30M + 12A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	2n=62	14M + 48A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	2n=58-60	14M + 44A	Viçosa-MG/20°45'S 45°52'W
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	2n=64	12M + 52A	Rio Claro-SP/22°23'S 47°32'W
<i>Pachycondyla (Neoponera) gp. villosa</i>			
<i>Pachycondyla inversa</i>	2n=30	20M + 10A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla 'subversa'</i>	2n=26	4M + 22A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla 'subversa'</i>	2n=28	22M + 6A	Una-BA/15°16'S 39°05'W
<i>Pachycondyla unidentata</i>	2n=12	12M	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla villosa</i>	2n=34	12M + 22A	Ilhéus-BA/14°45'S; 39°13'W
<i>Pachycondyla (Neoponera) crenata/mesonotalis</i>			
<i>Pachycondyla crenata</i>	2n=26	2M + 24A	Viçosa-MG/20°45'S 45°52'W
<i>Pachycondyla mesonotalis</i>	2n=26	26A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla mesonotalis</i>	2n=26	26A	Viçosa-MG/20°45'S 45°52'W
<i>Pachycondyla (Neoponera) gp. venusta</i>			
<i>Pachycondyla venusta</i>	2n=48	26M + 22A	Viçosa-MG/20°45'S 45°52'W
<i>Pachycondyla gp.venusta</i>	2n=54	Não definida	Iitororó-BA/15°7'S 40°5'W
<i>Pachycondyla (Neoponera) outras</i>			
<i>Pachycondyla carinulata</i>	2n=24	4M + 20A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W

<i>Pachycondyla goeldii</i>	2n=24	24A	Petit Saut/5°20'N 53°41'W
<i>Pachycondyla (Mesoponera)</i>			
<i>Pachycondyla constricta</i>	2n=30	30A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla (Pachycondyla)</i>			
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	2n=62	22M + 40A	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla harpax</i>	2n=96	Não definido	Ilhéus-BA/14°45'S 39°13'W
<i>Pachycondyla striata</i>	2n=±100	Não definido	Viçosa-MG/20°45'S 45°52'W
<i>Pachycondyla (Termitopone)</i>			
<i>Pachycondyla marginata</i>	2n=46	28M + 18A	Viçosa-MG/20°45'S 45°52'W

Tabela 1: Estudos citogenéticos em *Pachycondyla* neotropicais (recapitulação).

Resultados e Discussão

A tabela 1 apresenta os resultados relativos a espécies neotropicais de *Pachycondyla*, obtidos recentemente.

Os cariótipos das 16 espécies estudadas do gênero *Pachycondyla* são extremamente variáveis, apresentando desde poucos cromossomos metacêntricos (2n=12), de tamanho grande, a muitos pequenos cromossomos acrocêntricos (2n±100); grandes cromossomos metacêntricos [*P. unidentata* (capítulo 2.3.2)] ou acrocêntricos heterocromáticos [*P. villosa* (capítulo 2.3.2) e *P. rubiginosus* (anexo 1)]. No entanto, nessa diversidade cariotípica, podemos observar agrupamentos que se relacionam com a posição taxonômica das espécies (tabela 1). Ao invés do que já foi observado em *Camponotus* onde alguns subgêneros apresentam cariótipo constante (Mariano *et al.*, 2003a, capítulo 2.1), os agrupamentos cariotípicos em *Pachycondyla* spp. apontam semelhanças sobretudo na morfologia dos cromossomos.

Os resultados mais conclusivos de nossos estudos apareceram no grupo de espécies *P. villosa*. Com o suporte de estudos morfológicos, comportamentais, químicos e taxonômicos, a citogenética confirma a existência de um grupo de três espécies simpátricas em Ilhéus, que diferem nos aspectos acima citados, além da sua estrutura cromossômica. Além disso, uma população de *P. 'subversa'* proveniente de Una apresentou uma quarta forma cariotípica. No entanto, seria precipitado concluir que se trata de outra espécie porque esta população é morfologicamente idêntica à de Ilhéus e nenhum outro estudo foi realizado nesta localidade (capítulo 2.3.2).

Uma análise por meio de um cariógrafo (Imai *et al.*, 1994) permite avaliar o sentido da evolução cariotípica nas espécies de *Pachycondyla* neotropicais (fig. 2). A distribuição dos pontos indica claramente que os rearranjos mais freqüentes nos cariótipos das 16 espécies foram fissões cêntricas. A evolução cariotípica está direcionada para o aumento do número de braços e do número de cromossomos, e com exceção do ponto isolado à direita (que representa *P. apicalis* de Uruçuca) os cariótipos com os mais elevados números cromossômicos tendem a apresentar mais cromossomos acrocêntricos. Apesar desse gráfico não conter pontos que representem as espécies com o mais elevado número cromossômico (*P. harpax* e *P. striata*), as metáfases (cap. 2.3.1) mostram que esses cariótipos são compostos por uma maioria de cromossomos acrocêntricos, sendo esses pontos distribuídos próximos à borda A, indicando a ocorrência de fissões cêntricas.

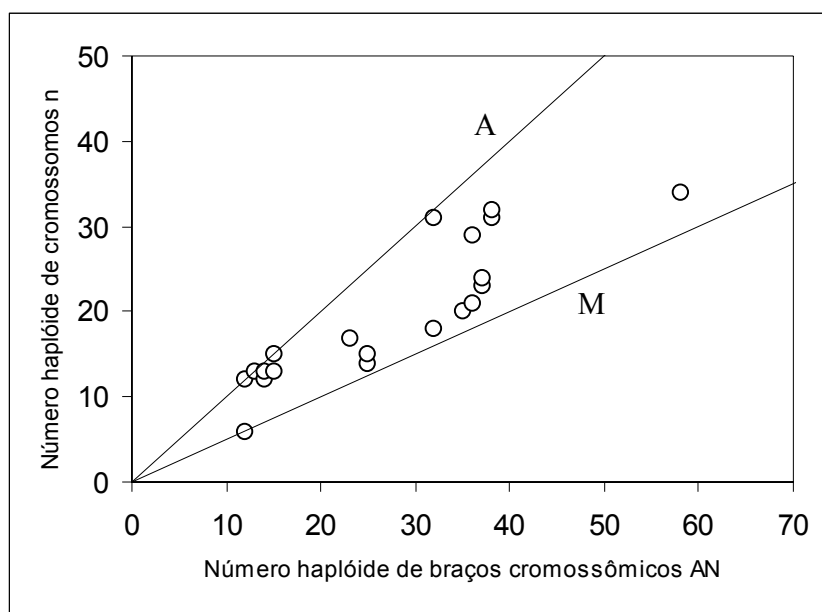


Figura 6: Cariógrafo construído a partir de 20 cariótipos de espécies neotropicais de *Pachycondyla*.

Provavelmente, uma amostragem numa maior escala geográfica nos permitirá observar ainda mais a presença de polimorfismos cromossômicos em populações de *Pachycondyla*, pois, nesse gênero, a ocorrência de grupos de espécies é freqüente, como já foi verificado nos capítulos anteriores (2.3.2 a 2.3.4).

A análise dos dados cariotípicos da subfamília Ponerinae evidencia mais ainda a variação de cariótipos que estas espécies apresentam, só comparável à encontrada nas espécies de Myrmeciinae, que só possui dois gêneros, ambos muito bem estudados citogeneticamente (capítulo 3.1).

2.9 Citogenética da tribo Ponerini.

A tribo Ponerini é composta pelos gêneros *Anochetus*, *Asphinctopone*, *Belonopelta*, *Centromyrmex*, *Cryptopone*, *Diacamma*, *Dinoponera*, *Dolioponera*, *Emeryopone*, *Harpegnathos*, *Hypoconera*, *Leptogenys*, *Myopias*, *Odontomachus*, *Odontoponera*, *Pachycondyla*, *Phrynoponera*, *Plectroctena*, *Ponera*, *Psalidomyrmex*, *Simopelta*. e *Streblognathus* (Bolton, 1995). Espécies desta tribo são encontradas em todas as regiões zoogeográficas do planeta (Bolton, 1994). Entre estas, taxa pertencentes a 11 gêneros são encontrados na Região Neotropical (Lattke, 2003).

É a tribo mais diversa da subfamília Ponerinae, com cerca de 200 espécies americanas, distribuídas em diversos climas e habitats, e é considerada como um grupo monofilético (Lattke, 2003), sendo, entre todas as tribos que constituem a subfamília, a tribo mais homogênea do ponto de vista morfológico.

Em diversos textos sobre evolução como Stebbins (1974) e Ridley (1996) pode-se observar a contribuição e a importância da citogenética nos estudos em sistemática, filogenia ou evolução. Através do estudo de cariótipos, além do número e morfologia dos cromossomos, é possível inferir sobre diferenciação de espécies, graus de parentesco entre estas, processos evolutivos como especiação simpátrica e/ou alopátrica, e posição filogenética dos taxa estudados, assim como elaborar hipóteses sobre a evolução dos cariótipos e seu papel na especiação (Guerra, 1988). Como exemplos clássicos de estudos citotaxonomicos grupos de eucariotos podemos citar os trabalhos de Imai (1983) e Baimai (1998).

Em formicídeos, Estudos citogenéticos já foram realizados em oito subfamílias e mais de 500 espécies (Mariano *et al.*, 2003). Na subfamília Ponerinae, existem informações citogenéticas sobre 91 espécies de 10 gêneros da tribo Ponerini das regiões Paleártica, Oriental e Australiana (Tabela 1, anexo 1). As espécies aqui estudadas pertencem a três gêneros:

A) gênero *Dinoponera*

As formigas do gênero *Dinoponera* constituem um grupo notável e convergente de Ponerinae no qual não há fêmea reprodutiva distinta, e a reprodução é garantida por operárias fertilizadas chamadas “gamergates” (Peeters, 1993, 1997; Monnin & Peeters,

1998). É um gênero peculiar também porque as espécies, todas restritas à América do Sul, são entre as maiores formigas do mundo (Kempf, 1972; Paiva & Brandão, 1995).

No Brasil, *D. lucida* Emery distribui-se em populações localizadas em fragmentos de Floresta Atlântica, do sudeste da Bahia ao norte do Espírito Santo, com populações isoladas em Minas Gerais (Kempf, 1972; Paiva & Brandão, 1995; Coleção do Laboratório de Mirmecologia). Apesar do tamanho considerável, o que facilita seu reconhecimento no campo, nenhum estudo sobre ecologia, comportamento ou qualquer outro aspecto da sua biologia foi realizado até o momento.

B) gênero *Hypoponera*

As formigas do gênero *Hypoponera* são de tamanho pequeno, parecidas com *Pachycondyla*. São conhecidas 35 espécies americanas (Lattke, 2003). As espécies nidificam dentro de madeira em decomposição, e também embaixo de pedras (Lattke, 2003). São predadoras generalizadas, encontradas em todos os trópicos e zonas temperadas (Lattke, 2003).

C) gênero *Odontomachus*

Com 24 espécies descritas (Brown, 1973), as formigas do gênero *Odontomachus* são predadoras agressivas e estão entre as espécies mais comuns e conspícuas do solo (Lattke, 2003). Nidificam geralmente ao nível do solo, mas também é possível encontrar colônias sob pedras ou em árvores, com associações parabióticas com outras formigas e jardins de formigas (Longino & Hanson, 1995). São facilmente reconhecíveis graças à forma característica da cabeça e das mandíbulas. Esse gênero é encontrado em todas as regiões tropicais, e no continente americano, desde o sul dos Estados Unidos até o norte da Argentina (Lattke, 2003).

Este estudo tem como objetivo interpretar todos os dados citogenéticos existentes sobre espécies de Ponerini.

Gênero	Nº de Espécies	Varição 2n
<i>Anochetus</i>	10	2n=24, 28, 30, 34, 38
<i>Centromyrmex</i>	1	2n=44
<i>Cryptopone</i>	3	2n=12, 18, 28
<i>Diacamma</i>	6	2n=14, 30, 36, 44, 58, 66
<i>Hypoponera</i>	7	2n=24, 36, 38
<i>Leptogenys</i>	14	2n=26, 30, 32, 38, 46, 48, 52, 54,

<i>Odontomachus</i>	9	2n=30, 32, 44
<i>Odontoponera</i>	2	2n=42, 46
<i>Pachycondyla</i>	34	2n=12, 16, 18, 22, 24, 26, 28, 30, 34, 36, 38, 42, 44, 46, 48, 52, 54, 60, 62, 64, 72, 76, 96,
<i>Ponera</i>	5	2n=7, 12

Tabela 1: Citogenética de Ponerini

Metodologia

Quatro espécies neotropicais foram estudadas: *Dinoponera lucida* Emery, 1901; *Hypoconerina* sp. 1, *Hypoconerina* sp. 2 e *Odontomachus* sp. As demais informações citogenéticas sobre a tribo se referem aos capítulos anteriores deste estudo e às informações referidas no Anexo 1.

O procedimento utilizado para a preparação citogenética foi o protocolo definido por Imai *et al.* (1988a) e os cromossomos foram classificados em acrocêntricos e metacêntricos, de acordo com a nomenclatura definida por Imai (1991) (Ver figura 1 do capítulo 1.2).

A direção da evolução dos cariótipos em Ponerini foi analisada por meio de um cariógrafo (Imai *et al.*, 1994) tendo como base informações cariotípicas de 33 espécies da tribo (Fig. 1).

Espécie	Coleta	Coordenadas	2n	Cariótipo
<i>Dinoponera lucida</i>	Belmonte-BA	16°05'S 39°12'W	106	18M + 88A
<i>Hypoconerina</i> sp. 1	Viçosa-MG	20°45'S 45°52'W	38	6M + 32A
<i>Hypoconerina</i> sp. 2	Ilhéus-BA	14°45'S 39°13'W	12	12M
<i>Odontomachus</i> sp.	Viçosa-MG	20°45'S 45°52'W	44	44A

Tabela 2: Citogenética de Ponerini neotropicais

Resultados

Os números cromossômicos das espécies desta tribo variam de 2n=7-106 (*Ponera scabra* e *Dinoponera lucida*, respectivamente) (Anexo 1), e a variação é observada também na morfologia dos cromossomos (Anexo 1, anexo 2c).

Discussão

Como observado na tabela 1, alguns gêneros apresentam apenas pequenas variações nos números cromossômicos (*Anochetus*, *Odontomachus* e *Odontoponera*, por exemplo). Esses resultados sugerem uma diferenciação mais recente destes gêneros dentro da tribo (ou senão que o número de espécies estudadas foi insuficiente). Os cariótipos das espécies dos referidos gêneros apresentam variações numéricas, mas essas são mais discretas do que aquelas observadas em espécies de *Diacamma* e *Hypoponera*, por exemplo, onde alguns taxa apresentam números cromossômicos muito mais variados (Tab. 1, Anexo 1). Alguns grupos de formigas que se diferenciaram mais recentemente apresentam cariótipos mais uniformes, como em *Camponotus* (Mariano *et al.*, 2003a) assim como em alguns gêneros de Attini (Pompolo & Mariano, 2003).

Uma espetacular diversidade cariotípica é encontrada no gênero *Pachycondyla*, que só é menos variável cariotipicamente do que o gênero *Myrmecia* (Cap. 4.1). *Pachycondyla*, no entanto, é um gênero de ampla distribuição geográfica e com um elevado número de espécies estudadas citogeneticamente. Por outro lado, o mais alto número cromossômico na ordem Hymenoptera é encontrado numa espécie de Ponerini: *Dinoponera lucida*, com $2n=106$ cromossomos, a maioria deles acrocêntricos (Tab. 2) e de tamanho pequeno (anexo2c).

Monofiletismo da tribo

Considerado um grupo monofilético, a tribo Ponerini é vista como a mais bem definida tribo de todas as Ponerinae, uma subfamília que certamente é parafilética (Ward & Brady 2003). O gênero *Pachycondyla* já foi registrado desde o início do Terciário (Rust & Andersen 1999), confirmando a extrema antiguidade deste gênero. Todas as espécies para as quais um elevado número de cromossomos foi relatado pertencem coincidentemente a subfamílias ditas primitivas: Myrmeciinae [*Myrmecia*, *Nothomyrmecia* (Imai *et al.* 1990, 1994) e Ponerinae (*Platythyrea*, Imai *et al.*, 1984a, assim como várias Ponerini (Tab.1)]. Embora seja difícil concluir sobre a origem do elevado número cromossômico em formigas, e uma vez que o número ancestral é supostamente baixo (Imai *et al.*, 1988a), acreditamos que estas espécies tenham sofrido radiação há muito tempo, já que um alto

número de eventos cromossômicos podem ser necessários para chegar à estrutura cariotípica moderna.

Segundo o método ariográfico, os principais rearranjos acontecidos foram fissões cêntricas seguidas de inversões AM, uma vez que o aumento do número de cromossomos antecede o do número de braços cromossômicos. Apesar do baixo número de cariótipos analisados, essa tribo mostra excepcional diversidade cariotípica (cada ponto representa uma única espécie). Esse padrão não foi observado no estudo sobre evolução cariotípica em mamíferos de Imai (1983). Algumas espécies neotropicais de *Pachycondyla* dos grupos *Neoponera* e *Mesoponera* possuem cariótipos que estão em contato com a linha de borda A (são compostos apenas por cromossomos do tipo A). Se a diferenciação cariotípica acompanha a diferenciação morfológica, esses cariótipos não podem ser considerados relíquias (como acredita Imai, 1983) do gênero *Pachycondyla*, pois estas espécies provavelmente foram derivadas mais recentemente. Porém, o grupo *Neoponera* possui outras espécies com cariótipos de um modelo considerado ancestral, com poucos cromossomos e em contato com a linha de borda M (*P. unidentata* por exemplo).

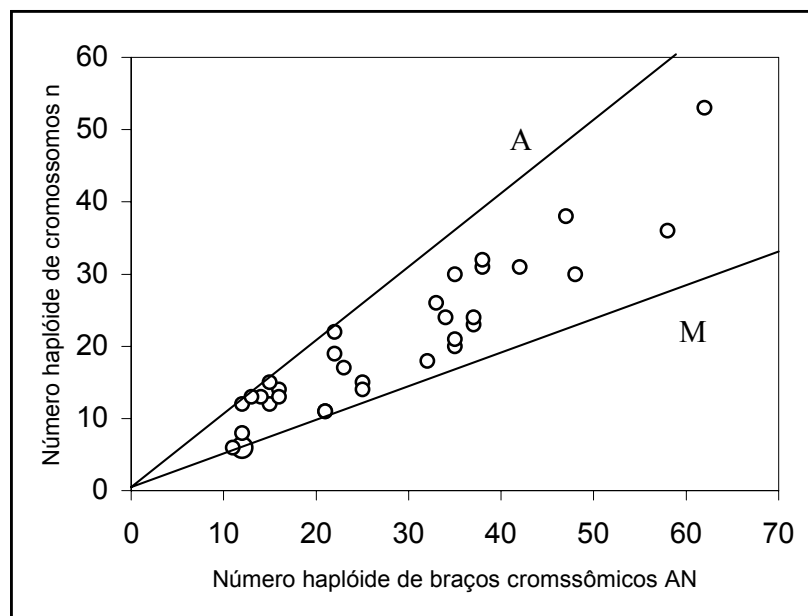


Figura 1: Cariograma de 33 espécies de Ponerini

A partir de dados cariotípicos de mamíferos, Imai (1983) infere que linhagens que passaram por muitos eventos de especiação podem ter acumulado mais modificações

cariotípicas do que aquelas que passaram por poucos eventos desse tipo, e que, mais provavelmente, aumentaram sua área de distribuição e atingiram novos níveis morfológicos. A relação entre diferenciação morfológica e diferenciação cromossômica sugere que a especiação é uma contribuição menor à mudança cariotípica.

Nossos dados não corroboram esta afirmação. Agrupando informações citogenéticas com dados de sistemática e filogenia de Formicidae, podemos afirmar que os grupos que apresentam maiores variações morfológicas, que são filogeneticamente mais primitivos e que apresentam um maior número de adaptações ecológicas e comportamentais, são aqueles que apresentam também maior diversidade cariotípica, sugerindo que a especiação morfológica acontece simultaneamente ou após a especiação cariotípica.

3. Discussão

3.1 - Evolução do cariótipo em Formicidae

A partir dos dados de citogenética de Formicidae disponíveis na literatura, é possível estudar a evolução do cariótipo das formigas sob diversos aspectos, como por exemplo, a variação do número de cromossomos e a variação intragenérica em cada uma das subfamílias, além de análises realizadas de acordo com a TIM: Cariógrafos, seguindo o modelo de Imai *et al.* (1994) foram construídos com subfamílias para as quais existem informações citogenéticas de mais de 10 espécies. A variação do tamanho dos pontos corresponde ao número de espécies que estes representam.

Enfim, com base nesses resultados, foram apontadas diversas observações originais e levantadas novas hipóteses que são detalhadas posteriormente, na análise da evolução cariotípica na família Formicidae.

3.1.1- ANÁLISE POR SUBFAMÍLIA

3.1.1.1- Dolichoderinae:

O número haplóide de $n=9$ teve a mais alta frequência em todos os números cromossômicos conhecidos. Além deste, outros números cromossômicos encontrados foram geralmente baixos (Fig. 1).

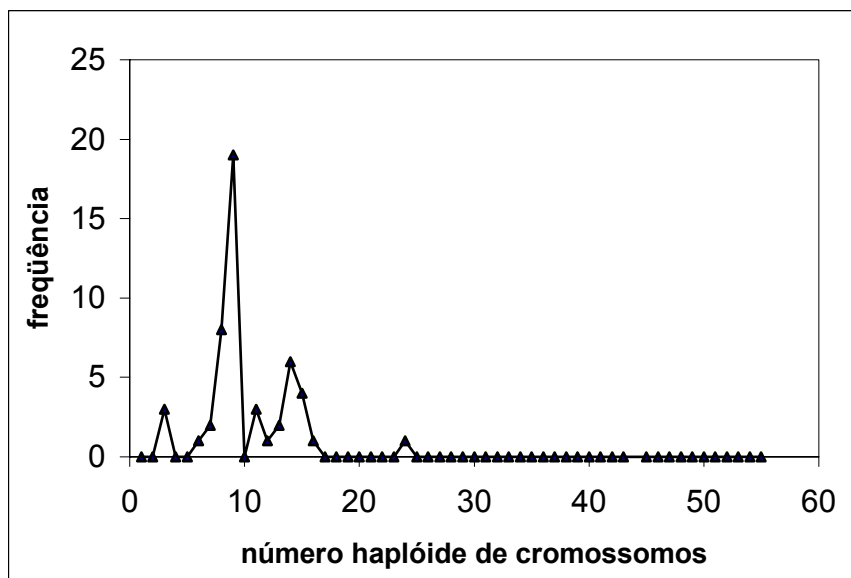


Figura 1: Subfamília Dolichoderinae (todos os números cromossômicos conhecidos). Número de observações=51.

Não há, na subfamília, gêneros que tenham espécies somente com números de cromossomos baixos ou elevados (fig. 2). A variação intragenérica do número cromossômico é alta, como mostra a figura 2.

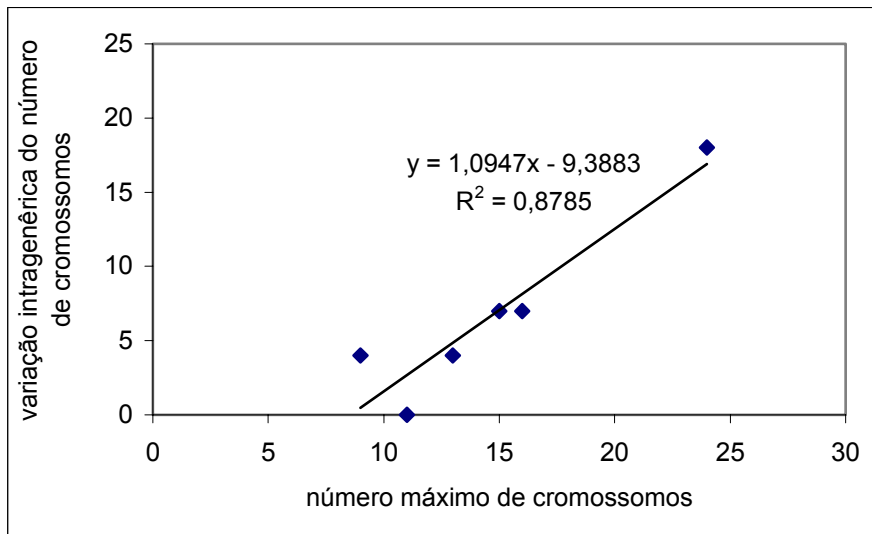


Figura 2: Dolichoderinae – variação intragenérica do número de cromossomos (cada ponto representa um gênero)

Na subfamília Dolichoderinae, não há nenhum cariótipo composto exclusivamente por cromossomos do tipo A, mas há alguns somente com cromossomos do tipo M. A distribuição dos pontos indica que, na evolução do cariótipo deste grupo, os cromossomos sofreram ciclos de rearranjos do tipo inversão-fusão, e poucos eventos como fissão cêntrica (Fig. 3). Este padrão de distribuição é similar ao encontrado em roedores da família Heteromyidae (Imai & Crozier, 1980).

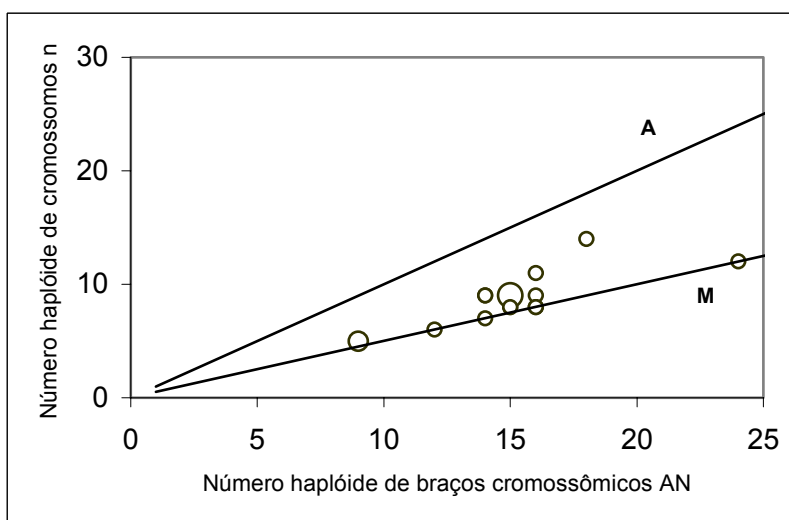
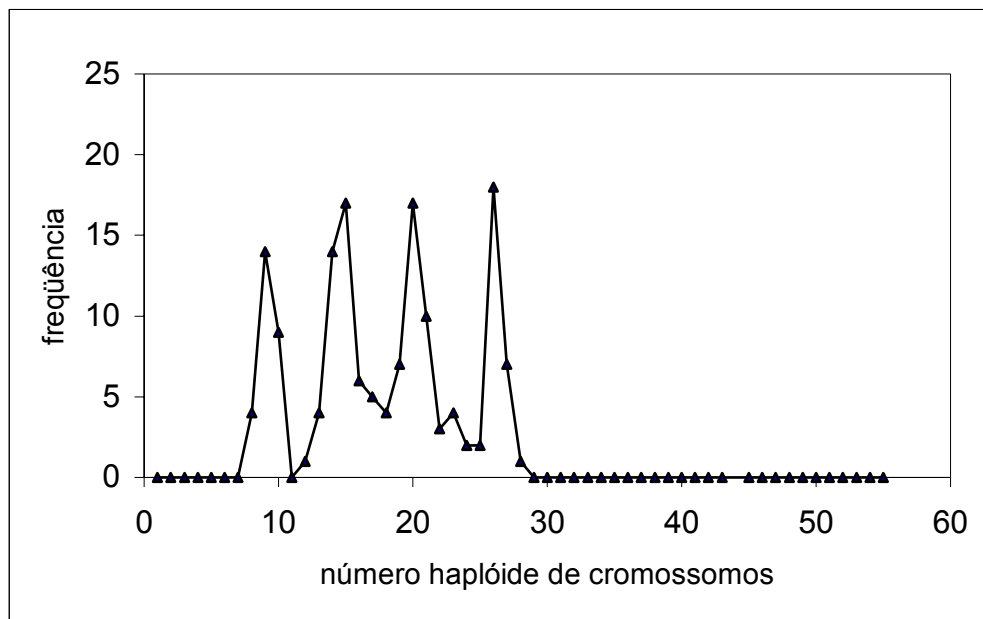


Figura 3: Cariograma elaborado a partir das informações disponíveis sobre 19 espécies da subfamília Dolichoderinae.

3.1.1.2 - Formicinae

Foram observados cariótipos de 149 táxons (Fig. 4). Quando a análise é feita com todos os cariótipos conhecidos dessa subfamília, os picos de frequência (quatro) têm intervalos de cerca de 5 a 6 cromossomos entre cada um, e estes são representados pelos gêneros *Acantholepis* e *Camponotus* (n=9, 10), *Lasius*, *Camponotus* e *Paratrechina* (n=14, 15), *Camponotus* e *Polyrhachis* (n=20, 21) e *Formica* (n=26) (Fig. 4). Nessa análise, o gênero *Camponotus* também apresenta cariótipos agrupados.



**Figura 4: Subfamília Formicinae (todos os n^{os} cromossômicos conhecidos).
Número de observações=149.**

Analisando o número de cariótipos por gêneros, podemos ver que a relação entre o número haplóide de cromossomos e a frequência desses números mostra dois agrupamentos: num deles, onde o número de cromossomos varia de n=8-10, esse valor é observado para diversos Formicinae e o segundo, com n=14, é composto por espécies das tribos *Lasiini* e *Camponotini*. A uniformidade cariotípica em espécies de *Camponotus* já foi observada num estudo anterior sobre a evolução cariotípica desse gênero (Mariano *et al.*, 2003a). O intervalo entre esses números haplóides é onde se observa a maior frequência de espécies (Fig. 5). Os outros cariótipos haplóides contribuem com apenas uma observação cada.

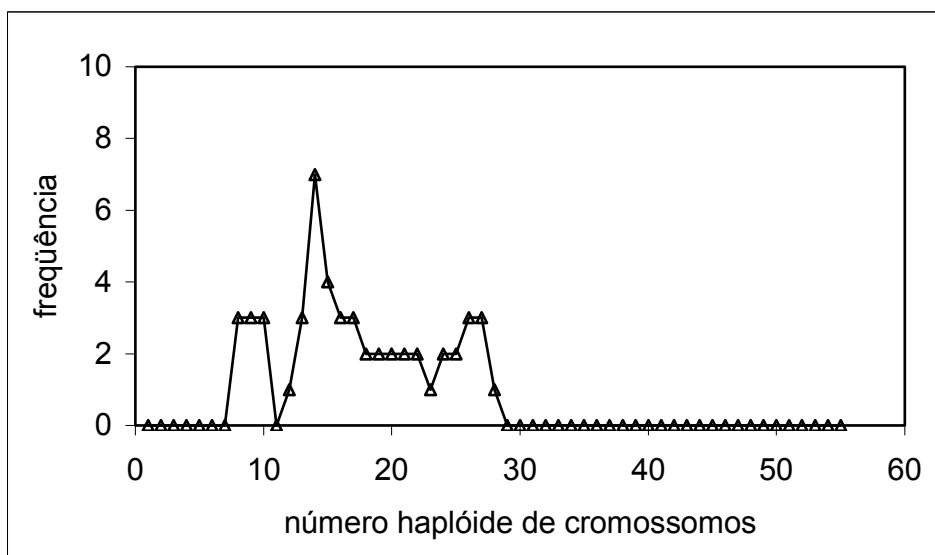


Figura 5: Subfamília Formicinae
número de gêneros por número cromossômico. Número de observações=55

A variação intragenérica de números de cromossomos é ilustrada na figura 6. Esta mostra que a variação de números de cromossomos nos gêneros da subfamília Formicinae é bem mais elevada do que na subfamília Dolichoderinae.

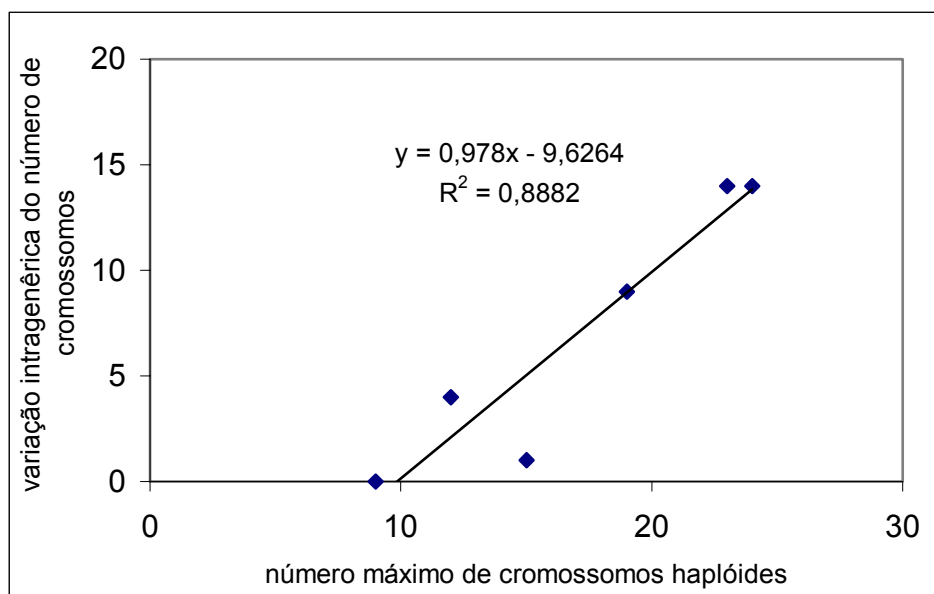


Figura 6: Formicinae – variação intragenérica do número de cromossomos
(cada ponto representa um gênero)

Na subfamília Formicinae, existem duas grandes concentrações de pontos no cariógrafo (fig. 7): no limite M e na intersecção $n=20$, $AN=22$. A distribuição dos pontos da subfamília sugere a predominância de fissões seguidas de inversões

pericêntricas. Os pontos que aparecem no limite A podem indicar cariótipos relíquias, a partir dos quais aconteceram os ciclos de rearranjos.

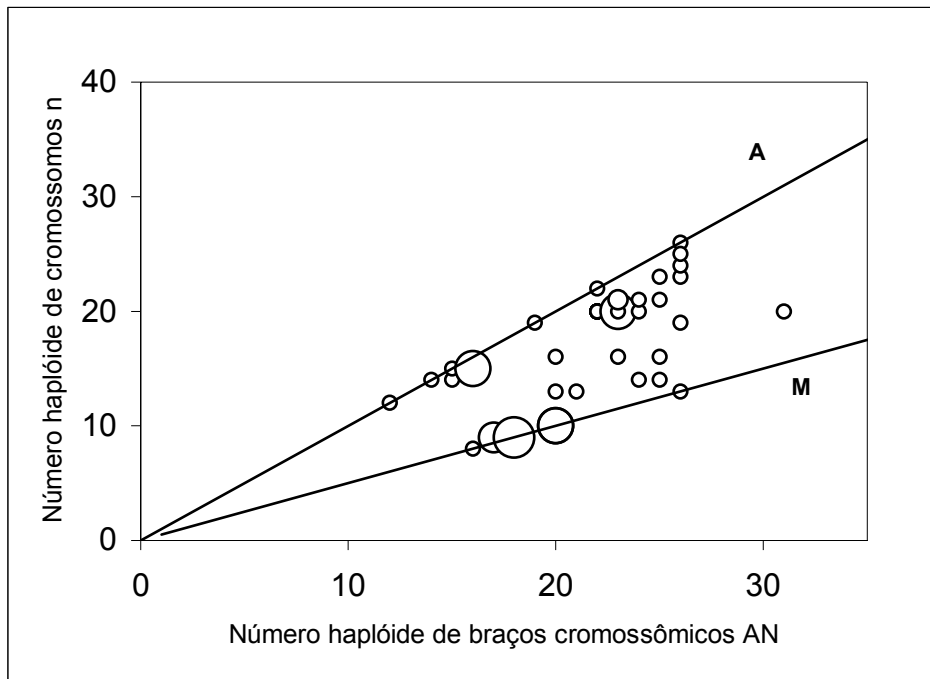
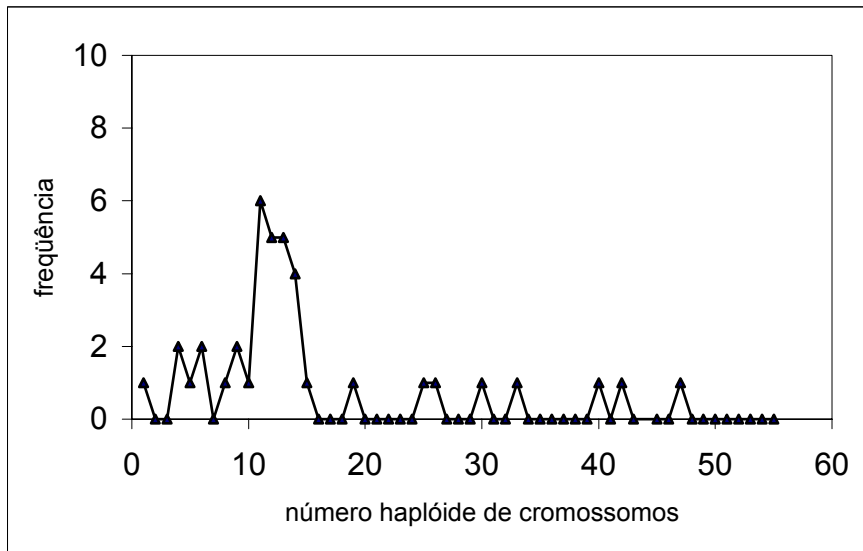


Figura 7: Cariógrafo elaborado a partir das informações disponíveis sobre 62 espécies da subfamília Formicinae

3.1.1.3 - Myrmeciinae:

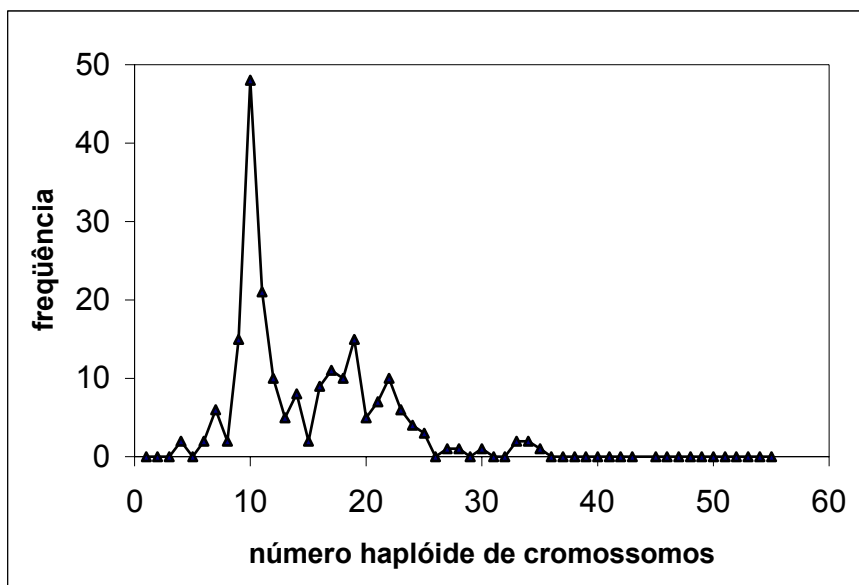
Nas 39 observações feitas, a mais alta frequência de número haplóide de cromossomos é $n=11-13$ (Fig. 8). O gênero *Myrmecia* apresenta o maior polimorfismo cromossômico em Formicidae, com mais de 100 cariótipos para um único complexo de espécies (Imai *et al.*, 1994). O gênero *Nothomyrmecia*, monotípico (*N. macrops*, $2n=94$, Imai *et al.*, 1990), tem um dos mais elevados números cromossômicos na ordem Hymenoptera. A partir dos dados disponíveis sobre o gênero *Myrmecia* Imai *et al.* (1994) desenvolveram o modelo do cariógrafo.



**Figura 8: Subfamília Myrmeciinae (todos os números cromossômicos conhecidos).
Número de observações=39.**

3.1.1.4- Myrmicinae

Agrupando as 209 observações sobre a freqüência de números de cariótipos haplóides em Myrmicinae (Fig. 9), o único pico encontrado foi $n=10$, que apresenta similaridade com as freqüências de Dolichoderinae (Fig. 1) e Myrmeciinae (Fig. 8). Os números haplóides $n=14-28$ ocorrem em mais de 12 taxa, e os demais têm uma freqüência mais baixa (Fig. 9). No gênero *Pheidole*, das 55 espécies estudadas citogeneticamente, 36 têm cariótipo $n=10$.



**Figura 9: Subfamília Myrmicinae (todos os números cromossômicos conhecidos).
Número de observações=209.**

Todas as subfamílias para as quais um número suficiente de dados é disponível, com exceção de Myrmicinae (Fig. 10) parecem possuir os mesmos mecanismos evolutivos, do ponto de vista do cariótipo, seguindo uma função similar (Figs. 2, 6, 14). No caso das Myrmicinae, a variação intragenérica de n e o número máximo haplóide de cromossomos sugere que esta subfamília não apresenta um padrão de evolução cariotípica similar aquele dos Dolichoderinae, Formicinae e Ponerinae.

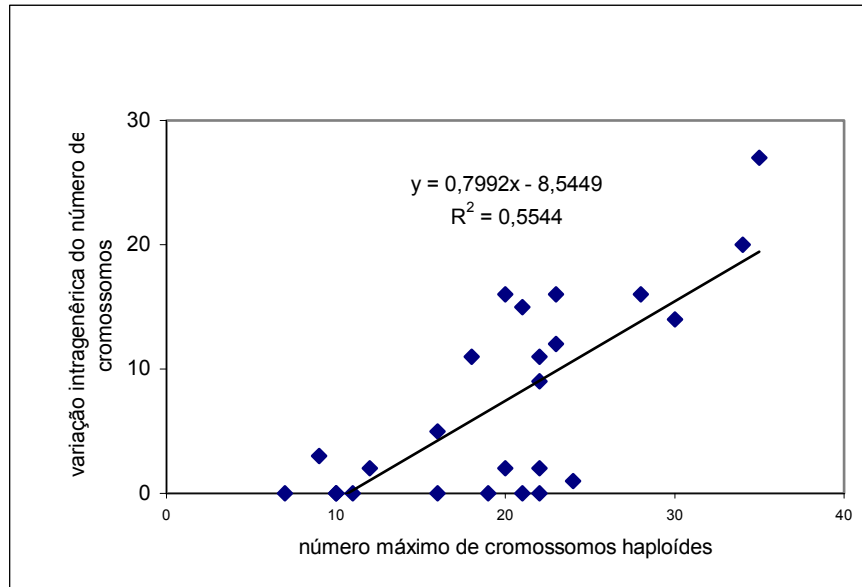


Figura 10: Myrmicinae – variação intragenérica do número de cromossomos (cada ponto representa um gênero)

O cariógrafo (Fig. 11) que projeta os dados disponíveis sobre a subfamília Myrmicinae apresenta uma maior concentração de pontos no limite inferior da área de distribuição, a linha de borda M, onde está representada a maioria dos cariótipos do gênero *Pheidole*. De acordo com esse resultado é muito provável que tenha acontecido ciclos de fissão-inversão. Não há ponto no limite superior, a borda A. Esta distribuição de pontos apresenta um padrão similar ao encontrado em Cercopithecidae (primatas) (Imai & Crozier, 1980).

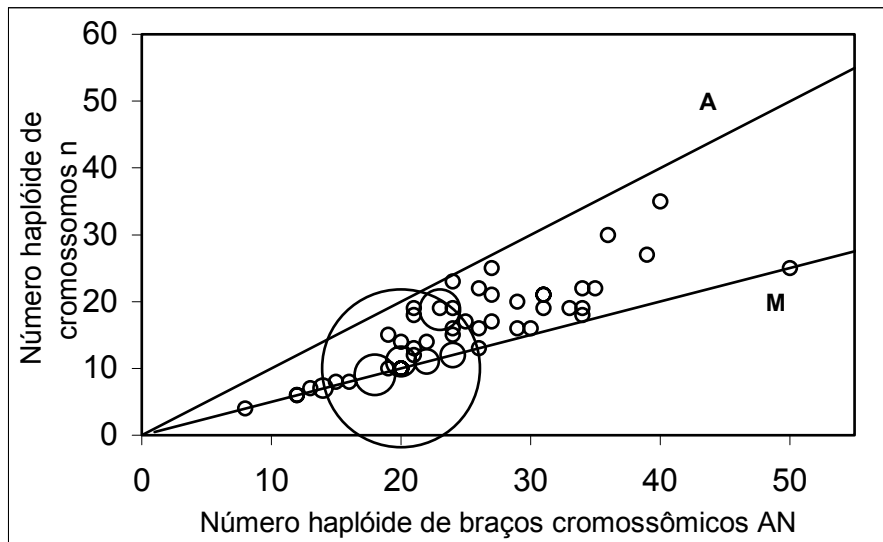


Figura 11: Cariógrafo elaborado a partir das informações disponíveis sobre 91 espécies da subfamília Myrmicinae

3.1.1.5- Ponerinae:

As 138 observações de números cromossômicos de espécies de Ponerinae mostram dois picos similares: $n=15$ e $n=19$ (Fig. 12). Quando comparada com as demais subfamílias, há uma frequência relativamente alta dos números haplóides de cromossomos distribuídos em diversos gêneros. O pico que corresponde aos menores números de cromossomos ($n \leq 10$, salvo uma *Platythyrea* com $n=9$) corresponde exclusivamente a espécies da tribo *Ponerini*. Os demais picos são compostos pelos mais diversos gêneros.

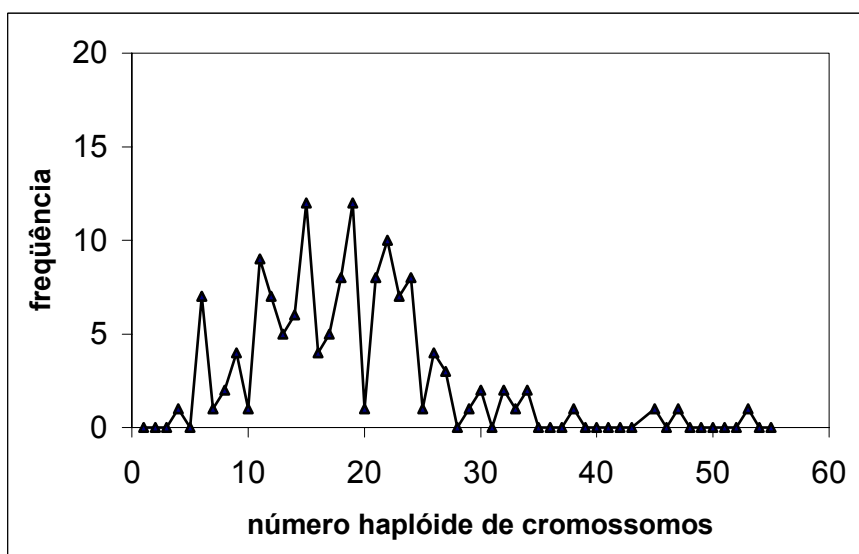


Figura 12: Subfamília Ponerinae (todos os números cromossômicos conhecidos). Número de observações=138

É possível que o número ancestral de cromossomos da tribo *Ponerini* tenha sido $n=6$, e entre aquele que consideramos aqui como o cariótipo ancestral provável das formigas ($n=10$, ver figura 1 do capítulo seguinte) e as espécies de *Ponerini*, pode ter acontecido uma série de fusões (Fig. 13), resultando no ancestral da tribo com $n=6$.

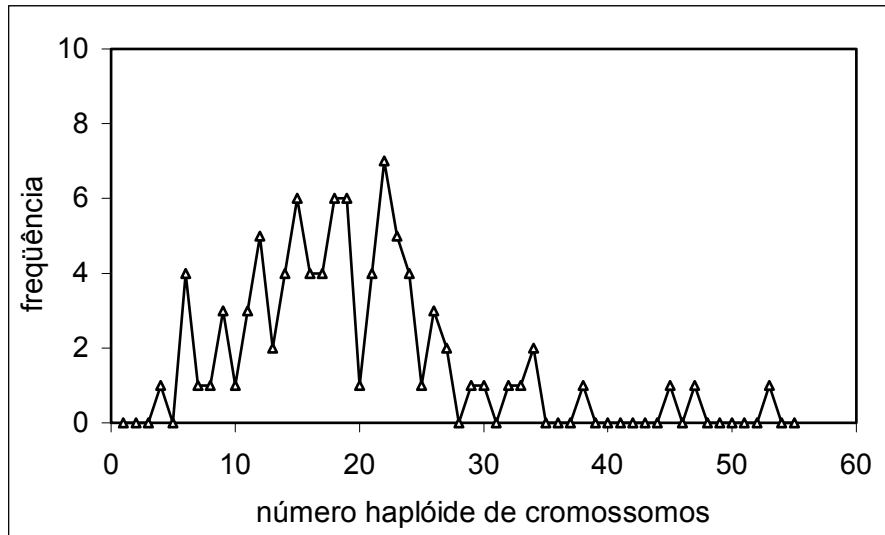


Figura 13: Subfamília Ponerinae: número de gêneros por número cariótipo. Número de observações=88.

A variação intragenérica de números cromossômicos na subfamília é mostrada na figura 14. Esta é basicamente diferente do que acontece na subfamília Myrmicinae (Fig. 10), sendo que há uma das maiores variações do número de cromossomos entre os diversos gêneros de *Ponerinae*, se comparados com as demais Formicidae.

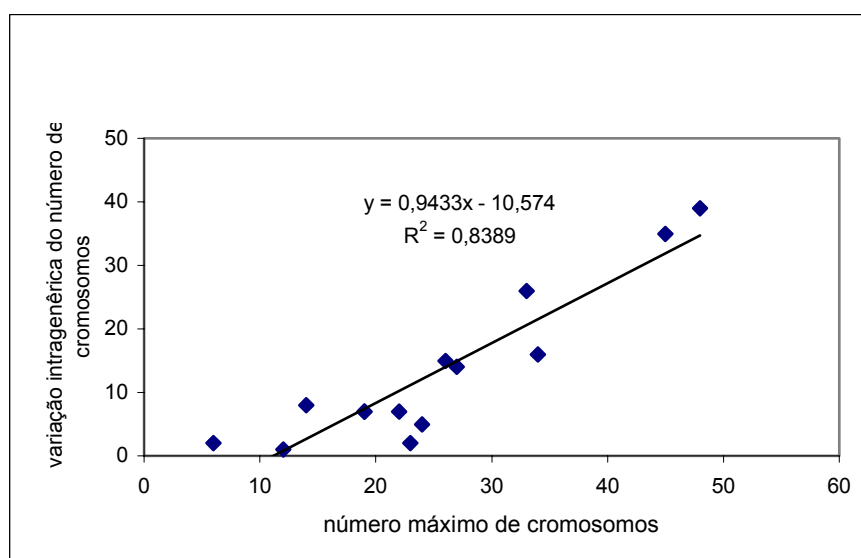


Figura 14: Ponerinae – variação intragenérica do número de cromossomos (cada ponto representa um gênero)

No cariógrafo desenhado para a subfamília Ponerinae, há pontos em contato com as duas linhas de borda, A e M. Esse padrão de distribuição não é linear (Fig. 15). A predominância é de rearranjos como fissão, com alternância de inversões, pois o aumento nos valores de AN não é contínuo, enquanto isto acontece nas subfamílias Formicinae e Myrmicinae (Figs. 7, 11). O ponto isolado representa o mais alto número de cromossomos já encontrado em Formicidae: *Dinoponera lucida*, $2n=106$ (Mariano *et al.*, 2003c). Esse cariótipo é apontado como resultado de fissões e inversões, e esse ponto representa também uma única espécie do gênero. Apesar do pequeno número de espécies amostradas, a distribuição desses cariótipos é semelhante ao padrão encontrado no cariógrafo que representa os cariótipos de mamíferos (Imai & Crozier, 1980). Este resultado reforça o caráter primitivo dos poneríneos. A rede de alterações dos cariótipos segue diversos caminhos e, para que isto aconteça, é necessário que o grupo de espécies esteja bem adaptado para poder apresentar tamanha diversificação cariotípica, ou seja, ser um grupo primitivo.

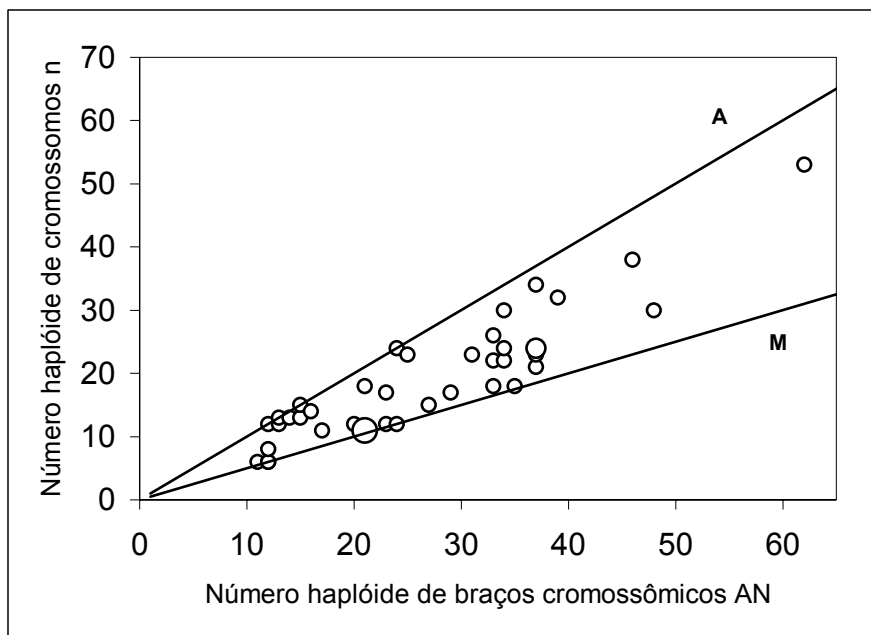


Figura 15: Cariógrafo elaborado a partir das informações disponíveis sobre 41 espécies da subfamília Ponerinae

3.2- Análise conjunta dos dados disponíveis sobre a família Formicidae

Com os dados da família Formicidae foram analisados a variação de número máximo e mínimo de cromossomos/gênero, a relação entre o número de cromossomos metacêntricos (M) e acrocêntricos (A), por exemplo.

Em relação ao número de cromossomos, o número mais frequente na família Formicidae é $n=10$, independente desse cariótipo ser composto por cromossomos A ou M (Figs. 1, 2). A figura 2 corresponde ao número mínimo de cromossomos por gênero, determinado numa tentativa de elucidar a complexidade da distribuição dos cariótipos na família. Conclui-se que este modelo não é adequado para ser utilizado como marcador de características evolutivas, pois a variação de um gênero ao outro é demasiadamente grande (Fig. 2). Este resultado pode também ser devido a um número pequeno de amostras na família ou ainda o número mínimo de cromossomos num gênero não é um bom critério para evidenciar características evolutivas dos formicídeos.

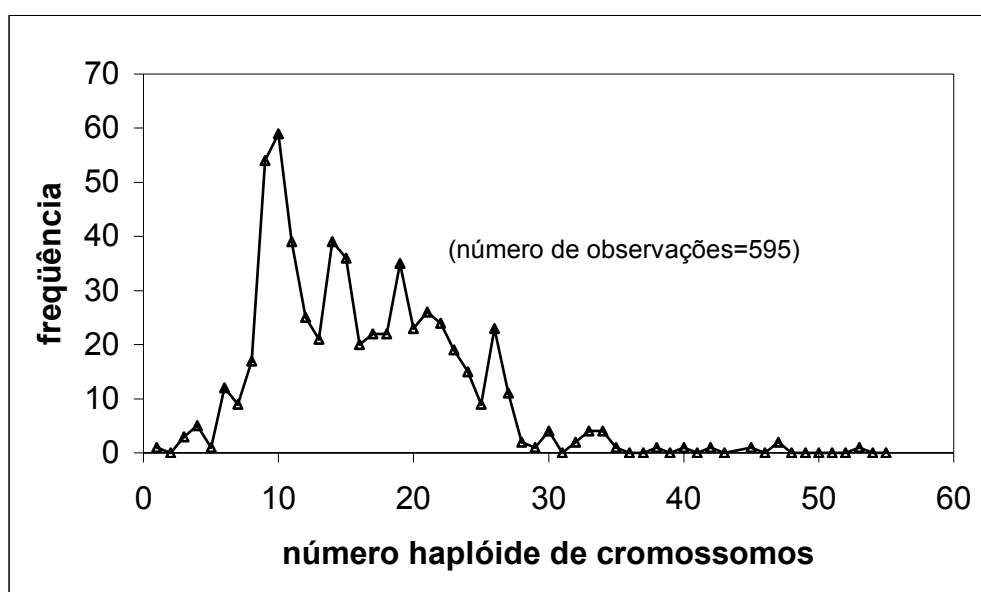


Figura 1: Família Formicidae (todos os números de cromossomos conhecidos)

Presume-se que a unidade taxonômica “gênero” [que tem significado facilmente controvertido por certos taxonomistas devido a suas definições facilmente subjetivas (ver Mayr, 1982), mas que é focalizada aqui porque fornecem os melhores pontos de comparação disponíveis para nosso estudo] irradia a partir de ancestrais com baixo

número cromossômico, confirmando a afirmação de Imai *et al.* (2002). Isto significa que as grandes mudanças adaptativas em Formicidae têm condições de se “fixar” geneticamente, principalmente quando o cariótipo possui um número baixo de cromossomos. Além do mais, dentro de um gênero, as espécies parecem derivar umas das outras (ou a partir de um ancestral comum) sem maiores alterações no genoma, mas com o fracionamento e rearranjo do cariótipo, que passa a ser assim o que acreditamos ser um motor de fixação específica. Elevando o número de cromossomos, o tamanho destes diminui, conforme a regra de Imai *et al.* (1977), já que o genoma é aproximadamente constante.

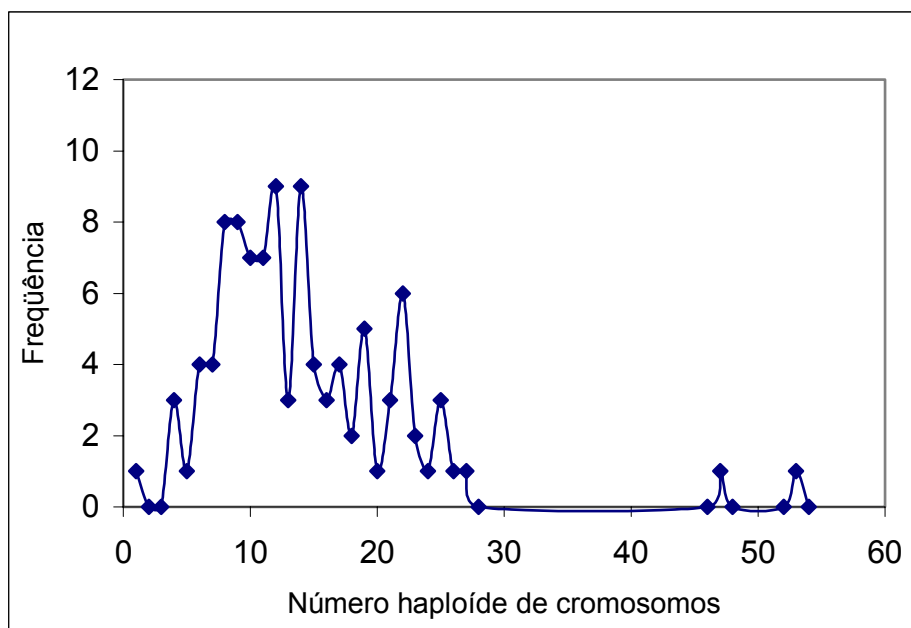


Figura 2: Família Formicidae - número mínimo de cromossomos por gênero.

Se for analisada a relação entre número máximo e variação do número de cromossomos por gênero (Fig. 3), observa-se que quando ocorre uma espécie, dentro de um gênero, com um número cariotípico elevado, há normalmente, num mesmo gênero, espécie(s) com número baixo. Esta informação, *a priori* insignificante, parece indicar, no entanto, que não há gênero de formigas que deriva de um ancestral com cariótipo possuindo um número elevado de cromossomos. Cada intersecção das regressões testadas com a abcissa aponta para um cariótipo ancestral da família Formicidae contando 8 a 10 cromossomos. Ainda, alguns cariótipos tendem a sofrer fusões ou inversões, por isso também são encontrados cariótipos com poucos cromossomos (como no caso da tribo Ponerini, no capítulo 2.9).

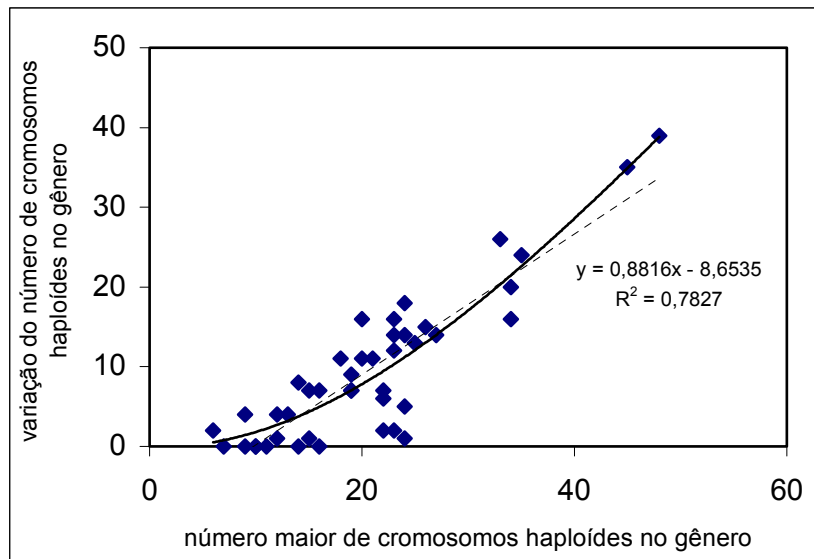


Figura 3: Família Formicidae - relação entre número máximo e variação do número de cromossomos por gênero (n. de gêneros = 43)

Quando a proporção entre cromossomos M e A é analisada nos cariótipos, observa-se que estes são compostos por um número inversamente proporcional de cromossomos do tipo M e do tipo A. Os pontos se concentram na área em que os cariótipos oscilam entre $n=9-10M$ e $0-35A$. O cariótipo ancestral mais provável é $n=10M$ (Fig. 4). Nas subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae existem espécies com cariótipos $n=10$ ($10M$) e $n=9$ ($9M$). Inesperadamente, nas outras subfamílias esses cariótipos não foram encontrados, mas existem registros de cariótipos com $n=4, 6$ e 8 (todos apenas com cromossomos M) que podem ser produtos de fusões cêntricas, que se acredita ser um evento pouco freqüente na evolução dos cariótipos.

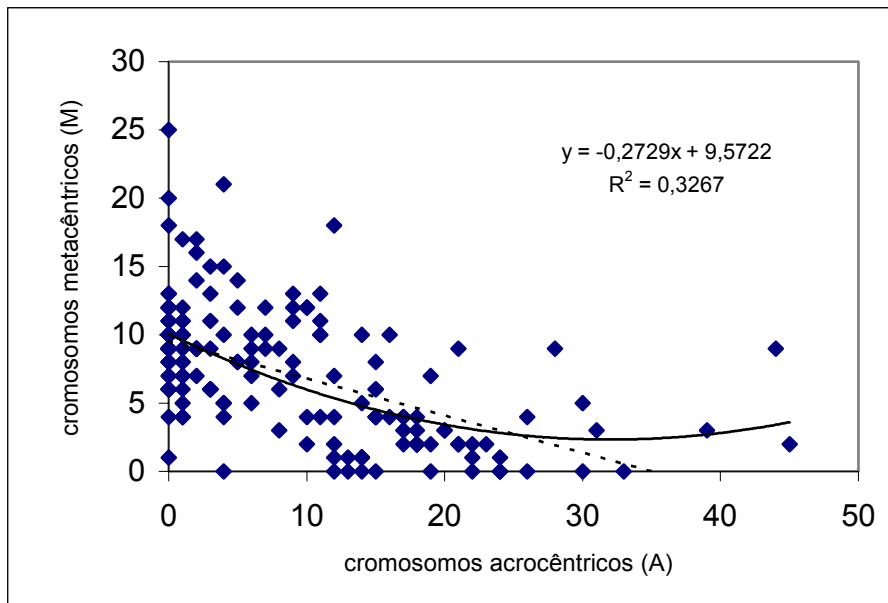


Figura 4: Família Formicidae – Relações M/A

Em algumas espécies com $n \geq 11$ existem cariótipos compostos por cromossomos M, evidenciando a provável ocorrência de rearranjos do tipo inversão pericêntrica AM.

Confirmando a hipótese discutida anteriormente sobre o valor $n=10$ como sendo o tipo ancestral mais provável da família Formicidae, observa-se na figura 5 que as duas curvas de tendência calculadas para M ou A apontam igualmente para 20 como sendo o número de braços cromossômicos ancestrais, ou seja, $n=10M$ ou $n=20A$, ou qualquer valor intermediário combinando ambos tipos de cromossomos. Estes resultados sugere que nos formicídeos a evolução de cariótipos é similar à encontrada em grupos de abelhas e vespas por Hoshiya & Imai (1993).

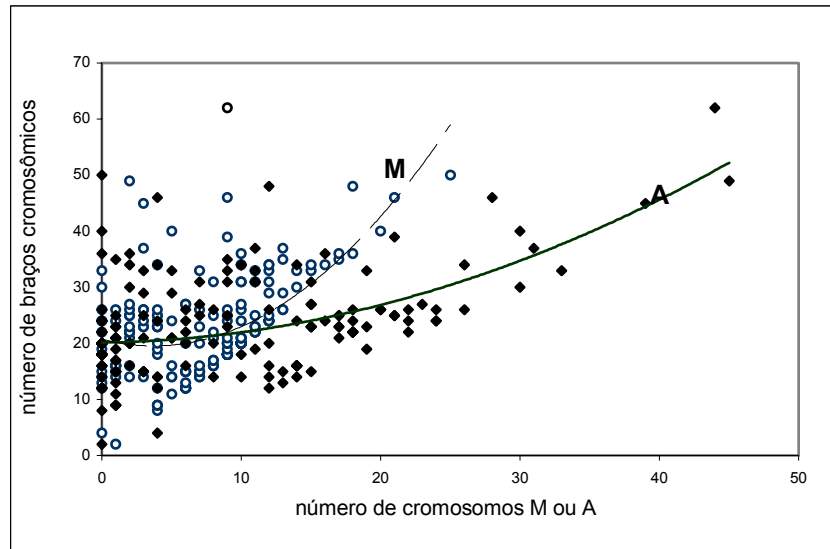


Figura 5: Formicidae - Variação do número de braços cromossômicos em função do número de cromossomos M e A

Existe uma grande diferença entre o número de cariótipos com um número haplóide de braços cromossômicos pares em relação ao número de braços cromossômicos ímpares. A frequência de cariótipos haplóides com números pares de braços cromossômicos é muito mais alta do que o esperado (Fig. 6), sugerindo que existe um desequilíbrio cariotípico quando este número é ímpar, “forçando” o cariótipo a reencontrar uma configuração par, talvez através de rearranjos Robertsonianos (fissão e fusão cêntricas).

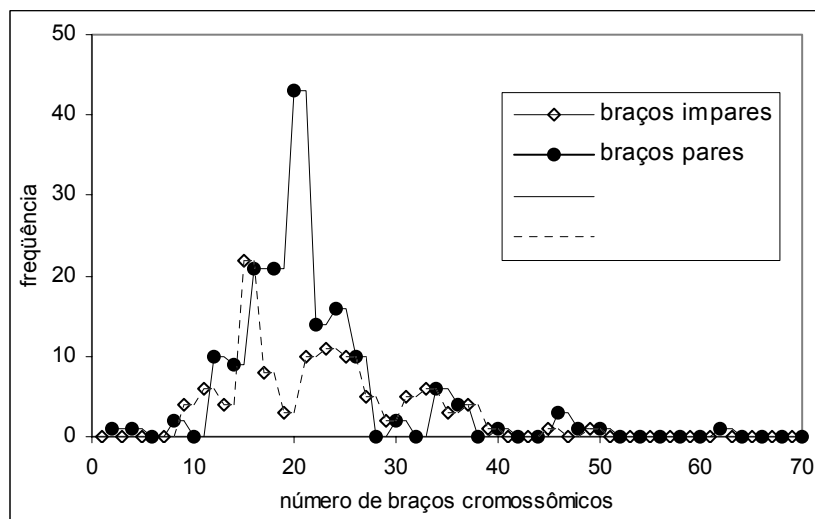


Figura 6 – Frequência de números pares e ímpares de braços cromossômicos

A probabilidade da ocorrência de cromossomos de tipo M ou A em função do número cromossômico foi determinada a partir das médias de A e M em 147 observações publicadas e foram calculadas para cada número haplóide de cromossomos (fig. 7). Como somente existem as duas alternativas A e M em Formicidae, $pA + pM=1$, as duas curvas são perfeitamente simétricas e o coeficiente de regressão é o mesmo em ambos os casos.

A intersecção entre as duas curvas fica próxima de $n=13$, e isso significa que nesse ponto, os cariótipos são compostos por um número equivalente de cromossomos M e A. Quando $n<13$ há uma frequência alta de cariótipos apenas com cromossomos M ou somente com cromossomos A, e à medida que aumenta o número de cromossomos num cariótipo, estes tendem a ser compostos por um maior número de cromossomos A, o que está mostrado na figura 8. Calcule-se que $pA=pM$ para $n=13$, e que o máximo da curva está atingindo para o valor de $y=238A$, número máximo teórico de cromossomos em células haplóides de Formicidae determinado por este método. [A equação da curva de regressão polinomial que melhor descreve o fenômeno é $y = -0,0037x^2 + 1,2316x + 3,8493$; $R^2 = 0,9993$].

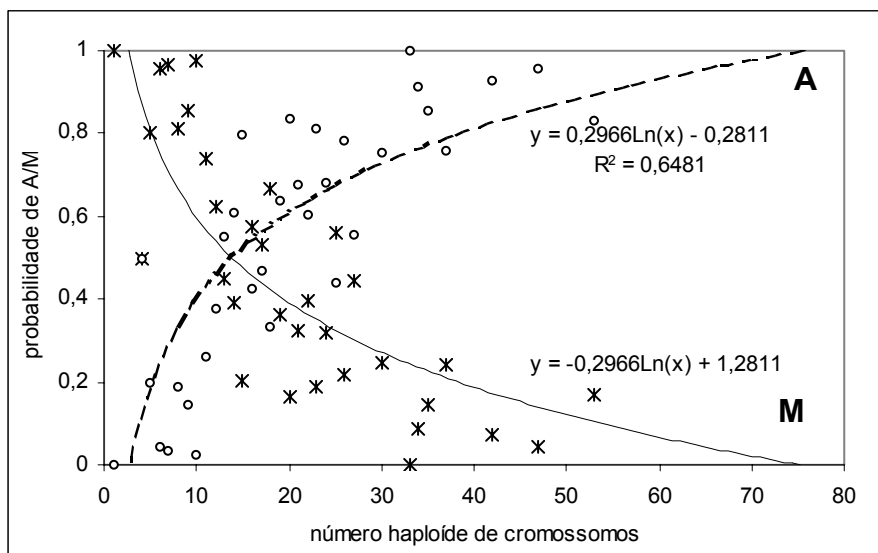


Figura 7: Formicidae – Probabilidade de ocorrência de cromossomos M ou A em função do número cromossômico (147 amostras)

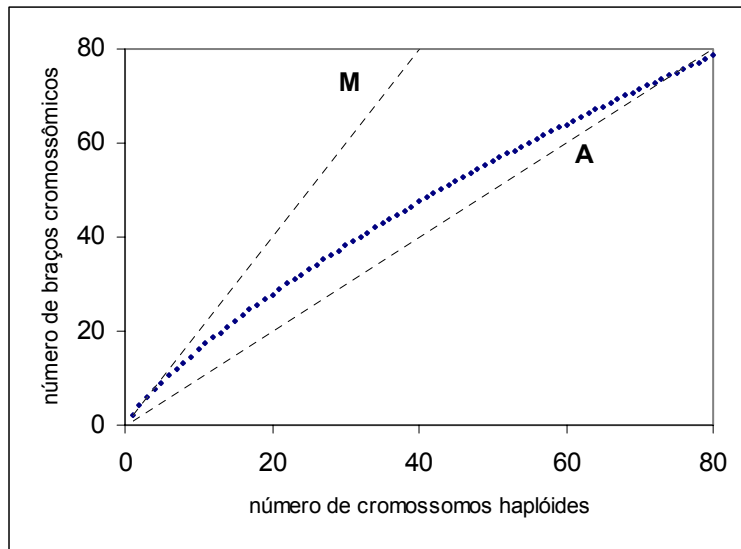


Figura 8: Formicidae – Modelo probabilístico de ocorrência de cromossomos M ou A em função do número cromossômico (estabelecido em função dos dados da figura anterior).

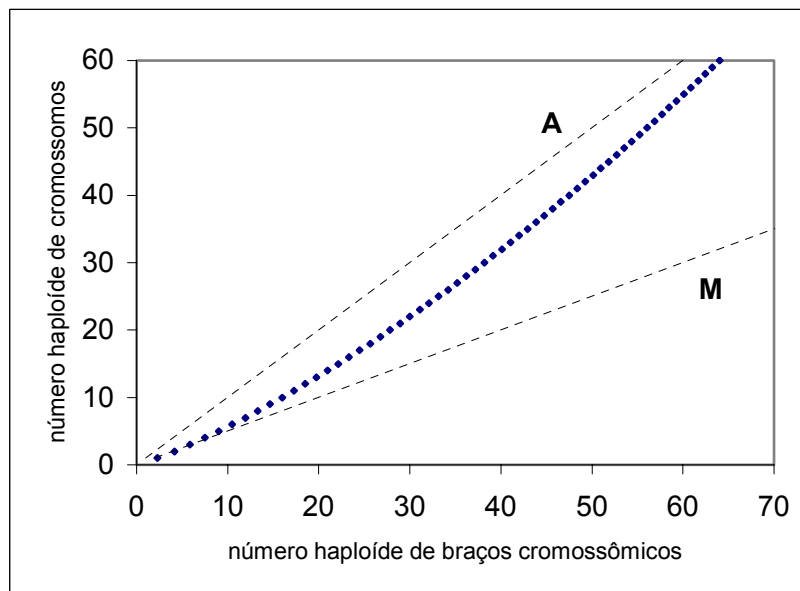


Figura 9: Formicidae – Mesmo modelo do que figura anterior onde a variável independente é o número de braços cromossômicos.

Comparando-se a Figura 9, com os principais cariogramas desenhados durante este estudo (*Camponotus*, cap. 2.1, fig. 1; *Pachycondyla* cap. 2.8, fig. 1; *Ponerini*, cap. 2.9, fig. 1), conclui-se que a maioria dos grupos estudados segue o presente modelo de evolução do cariótipo, mas que é possível, comparando, por exemplo, o caso das *Pachycondyla* com a Figura 9, visualizar padrões atípicos como o pequeno grupo de espécies com baixo número de cromossomos quase todos de tipo A (figura 1, cap. 2.8).

3.3- Considerações estruturais e biogeográficas sobre a evolução do cariótipo em Formicidae.

Um dos problemas que podem ser impetrados à Teoria da Interação Mínima (TIM) é que sua argumentação está baseada principalmente sobre os acidentes que alteram o número de braços cromossômicos. Quanto maior o braço, maior a probabilidade de ocorrer “acidentes” recombinatórios, e maior, certamente, a disponibilidade de ocorrência de genes fragmentados ou não expressos. Quanto menor o braço, os riscos de acidentes passam a ser mais limitados. Como consequência, as possibilidades evolutivas das espécies são mais limitadas quando a maior parte dos seus braços cromossômicos é pequena e essas têm pouca possibilidade de adaptação a modificações do ambiente, enquanto a fragmentação contribui ainda mais a diminuir esta capacidade adaptativa (Tabelas 1 e 2).

Talvez um ponto extremamente importante do problema evolutivo do cariótipo seja o do transporte dos genes: os centrômeros são as peças básicas que estruturam os cromossomos. A adoção de centrômeros suplementares através de mecanismos ainda hipotéticos é provavelmente um passo evolutivo importante: permitiria a expressão de genes ora “silenciados” e “forçaria” a adaptação do táxon ao meio (ver adiante). A redistribuição do genoma num número diferente de cromossomos não é um problema tão simples assim a abordar, mas é com certeza uma etapa evolutiva importante no processo adaptativo numa população porque diminui os riscos das recombinações gênicas aleatórias nesta.

Na tabela 1 foram consideradas as duas situações antagônicas: com o número elevado de cromossomos pequenos e com número baixo de cromossomos de grande tamanho, e foram avaliadas as consequências de ambas as situações sobre diversos fenômenos relativos ao cariótipo. Na tabela 2, foram estimadas as consequências dos diferentes tipos de rearranjos sobre um organismo em via de diferenciação.

FENÔMENO	SITUAÇÕES DOS CARIÓTIPOS	
	Cariótipo com pequeno número de cromossomos	Cariótipo com elevado número de cromossomos
Ocorrência de heterocromatina	Provavelmente baixa	Provavelmente elevada
Número de genes	Independente	Independente
Genes fragmentados	Não ou raros	Sim
Ocorrência de DNA repetitivo	Não ou pouco	Sim
Ocorrência de mitoses anormais	Provavelmente rara	Provavelmente freqüente
Estabilidade da divisão celular	Grande	Menor
Viabilidade da adoção de centrômeros e/ou cromossomos	Grandes modificações fenotípicas esperadas	Somente pequenas modificações fenotípicas esperadas
Letalidade esperada consecutiva à perda de fragmento cromossômico	Grande	Pequena

Tabela 1: Estimação das diferenças básicas entre duas situações opostas de estrutura cariotípica para um genótipo similar

EVENTO	Fissão	FUSÃO	INVERSÃO	TRANSLOCAÇÃO	MUTAÇÃO	OUTRA ALTERAÇÃO
ESPECIAÇÃO	Discreta	Rara	Discreta	Discreta	Rara	Elevada e rápida
ADAPTAÇÃO DA ESPÉCIE A MUDANÇAS DO HABITAT	Elevada	Discreta	Elevada	Elevada	Elevada	Elevada
PROBABILIDADE DE SOBREVIDA	Normal ou quase normal	Normal ou quase normal	Normal ou quase normal	Normal ou quase normal	Deletéria	Extremamente deletéria

Tabela 2: Importância relativa e hipotética das conseqüências de rearranjos e outros fatores que alteram o genoma e/ou o cariótipo sobre um organismo em via de diferenciação.

Os dados relativos ao número de cromossomos mostram que há duas tendências principais em Formicidae: aumento e diversificação no número e morfologia de cromossomos em subfamílias primitivas como Ponerinae e Myrmeciinae, enquanto há pouca variação e relativa estabilidade em alguns gêneros das subfamílias derivadas Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae. Se os grupos mais antigos tendem a aumentar o número de cromossomos por fissão, é sinal de que esse processo depende, entre outros fatores, do tempo de evolução de grupo (Pompolo & Mariano, 2003).

Observa-se também que as maiores variações no número de cromossomos nos cariótipos ocorrem em gêneros com especiação presumidamente antiga, (*Pachycondyla*, *Camponotus*) essas espécies diferenciando-se através de qualquer um dos eventos

genéticos relacionados na tabela 2. Já os gêneros diferenciados recentemente apresentam pouca variação no número de cromossomos: a variação apresentada é gradual. As barreiras geográficas ou o suposto tempo recente de diferenciação não atuam drasticamente sobre a estrutura cariotípica que possui uma aparente maior estabilidade numérica (Fig. 1). Exemplos desses gêneros são *Atta*, *Acromyrmex* (Pompolo & Mariano, 2003) e o gênero hiperdiverso *Pheidole* (Wilson, 2003), gêneros nos quais se presume que as espécies diferenciam-se sobretudo através de processos genéticos de tipo inversão/translocação ou mutação (ver tabela 1). A diferenciação de um novo gênero, extremamente casual e improvável só pode ocorrer como consequência de genes subseqüentes de drásticas mutações e/ou variações abruptas do número cromossômico que se fixam numa população.

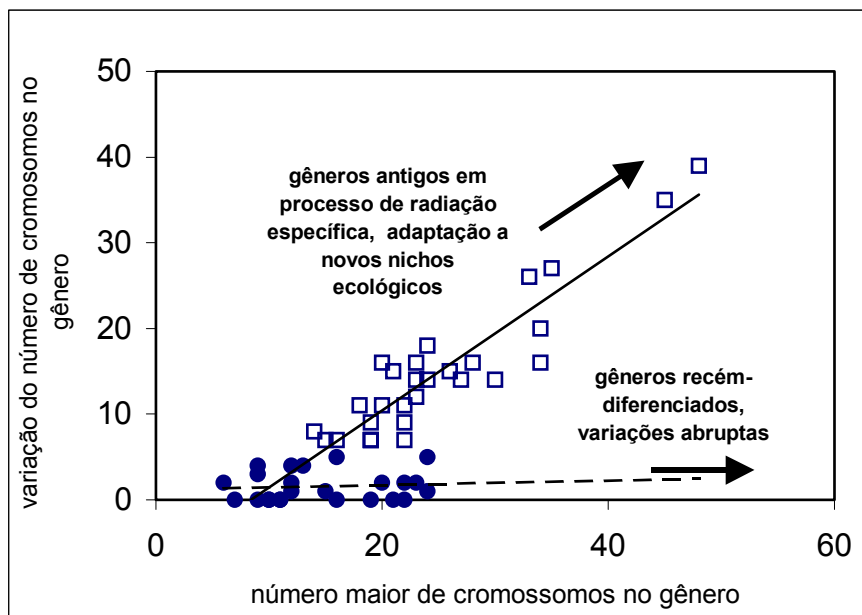


Figura 1: Interpretação biogeográfica da evolução numérica do cariótipo em Formicidae (n. de gêneros=52)

Os mecanismos que sustentam essas variações podem ser inferidos a partir de uma observação sintética das figuras produzidas no estudo dos conjuntos de espécies *Typhlomyrmex* spp. (Fig. 5, cap. 2.2), *P. (apicalis)* x *P. (obscuricornis)* (Fig. 7, cap. 2.4) ou ainda, *P. (villosa)* (Fig. 6, cap. 2.5). A Figura 2 evidencia as duas principais direções dos rearranjos nos cariótipos de Formicidae, considerando sempre que a principal tendência visa o aumento do número cromossômico. O vetor 1 traduz ciclos de fissão cêntricas que parecem ser os principais elementos levando a mudanças drásticas na biologia (morfológicas e fisiológicas principalmente) dos organismos, principais fatores

de especiação rápida. Os vetores 2 traduzem rearranjos de tipo inversão ou translocação que promovem alterações mais suaves na biologia dos organismos tais como adaptação a um novo nicho ecológico em fase de ser colonizado.

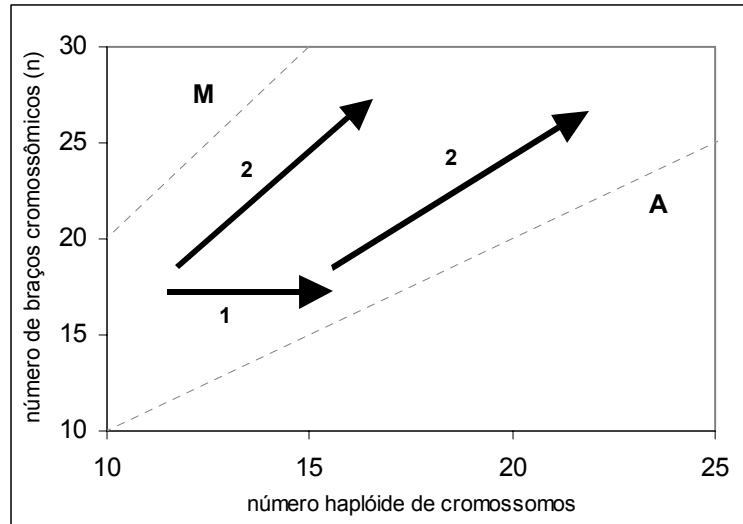


Figura 2: As duas principais direções de rearranjos em Formicidae. 1: ciclos de fissão cêntricas levando a mudanças drásticas na biologia dos organismos; 2: rearranjos de tipo inversão ou translocação levando a adaptações a novos nichos ecológicos.

Por outro lado, as inferências feitas acima estão nos levando também a propor uma nova hipótese para a evolução do cariótipo em Formicidae baseando-se em conceitos da biogeografia e nas particularidades biológica desta família de insetos sociais, onde o ponto central é a discussão da importância da distribuição dos genes nos cromossomos no processo de diferenciação dos taxa em diversas situações nesta família.

Do ponto de vista reprodutivo e genético, os caracteres mais relevantes dos Formicidae são os seguintes:

- São haplodiplóides e eussociais, assim os genes são dispersos somente por uma pequena fração da população. Os machos são os principais dispersores de genes à distância e sendo haplóides, não podem mascarar mutações deletérias no genoma, enquanto nos organismos diplóides (as fêmeas), essas mutações não são sempre eliminadas. Os machos são conseqüentemente geneticamente mais saudáveis do que as fêmeas neste tipo de população (Crozier & Pamilo, 1996).
- Devido ao mecanismo de reprodução, não há como uma grande quantidade de mutações deletérias sobreviverem e se espalharem numa população. A haplodiploidia

aparece assim como um mecanismo que limita e filtra a dispersão de mutações deletérias na população, sendo esta então mantida “geneticamente saudável”.

- Aceita-se a premissa de que o tamanho do genoma é mais ou menos constante na família Formicidae (como estabelece Imai *et al.*, 1977).

- A diversidade gênica numa população de Formicidae é sempre relativamente baixa em relação a espécie no seu conjunto. O genoma que é repassado à descendência é mantido por um número pequeno de indivíduos (as fêmeas reprodutivas, enquanto os machos servem somente para a dispersão de uma fração do genoma).

Quando, por alguma razão, uma população fica perturbada (fragmentação, parasitismo, redução de nicho ecológico possível, etc), a tendência é que o número de portadores e dispersores do genoma se reduza, aumentando a homozigose na população. A taxa de endogamia, conseqüentemente e teoricamente aumenta, e pode se traduzir pela aparição da poliginia, por exemplo, numa população de espécie normalmente monogínica. Isto é o caso provável de *Solenopsis invicta* introduzida nos Estados Unidos (discussão em Ross, 1988) ou de *Ectatomma tuberculatum* que vive na Bahia (Hora, 2003). Esta poliginia pode oferecer vantagens compensatórias, do tipo que reforça e pereniza a população: número maior de operárias atuando na colônia, cooperação entre rainhas e diminuição da agressividade entre colônias vizinhas, através da homogeneização do odor colonial (parentes próximos possuem um odor colonial similar que se mistura aos demais), além da substituição eventual de rainhas pela adoção de rainhas recém-fecundadas, etc.

A endogamia é também responsável pela ocorrência de machos diplóides em formigas e outros Hymenoptera utilizando normalmente o sistema de determinação haplodiplóide de reprodução. Existem 17 casos reportados em formigas (Crozier & Pamilo, 1996), e há pelo menos 33 espécies de Hymenoptera para as quais foi relatada a ocorrência de machos diplóides (Packer & Owen, 2001). Isso sugere que a ocorrência de machos diplóides é sem dúvida uma regra geral do sistema haplodiplóide, mas de acontecimento raro ou rápido no tempo (em relação ao período evolutivo da espécie) e raramente estudado porque circunstancialmente percebido (Ross, 1988). A ocorrência de machos diplóides em Hymenoptera, até há pouco tempo considerada de importância secundária e acidental na biologia desses insetos, tem no entanto despertado a atenção de numerosos geneticistas na última década (Mahowald & Wettberg, 1999).

Como atestam os estudos sobre *Solenopsis invicta* Buren (Krieger *et al.*, 1999) e *Lasius sakagami* Yamauchi & Hayashida (Yamauchi *et al.*, 2001), os machos diplóides são férteis, apesar da sua descendência, quando existir, possuir baixo fitness. Teoricamente, esses indivíduos são portadores de uma parte significativa do genoma e são capazes de dispersá-lo à distância.

Os machos diplóides (como os machos haplóides) não têm meiose, então seus gametas são $2n$, enquanto as fêmeas ($2n$) com as quais acasalam fornecem gametas n . Conseqüentemente, a descendência desses machos, quando viva, é $3n$ (todas fêmeas) (Yamauchi *et al.*, 2001) e não segue as regras gerais das seleções de relações de parentesco do sistema haplodiplóide (por exemplo, nas populações da Geórgia de *S. invicta*, as operárias provavelmente executam as gines $3n$ enquanto deixam sobreviver as demais fêmeas, menos freqüentes). Além do mais, na maioria das vezes, o genoma $3n$ é provavelmente naturalmente letal. Mesmo assim, alguns poucos machos devem conseguir uma descendência $3n$ viável porque uma maioria de genes deletérios já foi eliminada (Yamauchi *et al.*, 2001). As fêmeas $3n$ que sobrevivem deveriam ser geneticamente saudáveis, assim como seus pais.

Estamos então considerando como possível a existência de uma população constituída assim: uma quantidade pequena e viável de carregadores do genoma reprodutivo, com um alto nível de parentesco, uma população possuindo transitoriamente alguns indivíduos fêmeas $3n$ (Mahowald & Wettberg, 1999) que podem produzir gametas com um número de cromossomos variando de n a $2n$. Após fecundação com machos normais, uma minúscula fração viável da sua descendência fêmea terá um genótipo incluído entre $2n$ e $3n$ (provavelmente mais próximo de $2n$ do que $3n$) onde o processo seletivo atuando sobre os cariótipos poderá se exercer. Isto, por exemplo, poderia explicar a grande variação do número cromossômico e mesmo cariotípica (inclusive com uma alta freqüência de números cromossômicos diplóides ímpares), encontrada em populações a primeira vista homogêneas de determinadas espécies de formigas, tais como as *Myrmecia (pilosula)* estudadas por Imai *et al.* (1994). Fica claro que isto é somente um mecanismo hipotético e que devem existir outros modelos possíveis que incluam rearranjos robertsonianos. No entanto, a presente proposta tem a vantagem de sugerir um modelo de especiação rápida que teria como base um genoma pouco modificado e onde os genes passam a ser dispersos num número mais elevado de cromossomos, com pouca ou nenhuma conseqüência *a priori* sobre o

fenótipo. Além disso, o presente modelo tem a vantagem de eliminar a principal dúvida expressa por Gould (1992) que se uma mudança genômica acontece num único indivíduo de uma população, ela tem praticamente nenhuma chance de se fixar. Segundo o mesmo autor e Spirito (1998), tal mudança poderá se fixar somente se acontecer rapidamente e num conjunto de indivíduos formando um pequeno grupo com forte taxa de endogamia. Esse modelo poderia ser aplicado por exemplo a populações isoladas, mesmo de forma transitória, das espécies dos grupos *P. (apicalis)* e *P. (obscuricornis)* (capítulo 2.4).

Isto ocorrendo em populações pequenas com forte endogamia, há muitas chances que essas mudanças na estrutura do cariótipo (mas *a priori* não do genoma, pois não ocorreu nenhuma mutação) se fixem na população, se puderem oferecer alguma vantagem. Por esta razão, alegamos que é possível observar taxa irmãs, com uma morfologia igual ou vizinha, totalmente incompatíveis do ponto de vista reprodutivo (os cromossomos não podem parear), com diferenças cariotípicas elevadas mas com praticamente o mesmo genoma. O isolamento reprodutivo é consequência do processo genético, não sua causa. Em função disso, uma vez eliminada a situação de isolamento físico que favoreceu o aumento da endogamia, a população derivada geneticamente e em processo de expansão natural pode voltar a um mecanismo normal de reprodução, ou seja, através da haplodiploidia comum, com diminuição da endogamia e aumento da dispersão das genes. As sucessivas etapas desse modelo podem teoricamente ocorrer em poucas gerações, como o que pode existir numa unidade local de metapopulação transitoriamente isolada.

Esta situação se aplica possivelmente a alguns dos taxa evocados, inclusive, que vivem hoje em dia em situação de simpatria na região de Ilhéus, como é o caso dos grupos *P. (apicalis)*, *P. (obscuricornis)* e *P. (villosa)* (Mariano *et al.*, 1999; Lucas *et al.*, 2002; o presente estudo, cap. 2.5) ou mesmo em determinadas populações de *Myrmecia (pilosula)* estudadas por Imai *et al.* (1994). A simpatria observada hoje em dia pode então resultar de mudanças recentes nas condições de isolamento geográfico de que tiveram um passado com forte taxa de endogamia. As diferenças morfológicas discretas entre espécies irmãs, às vezes observadas, decorrem de processos secundários (como rearranjos, mutações), porque cada população isolada reprodutivamente é capaz de fixar alterações genômicas independentes que decorrem da provável competição que

não deve deixar de existir entre taxa vizinhos e simpátricos ou de outros processos genéticos.

4. Conclusões

Em relação à citogenética, especiação e evolução da família Formicidae e dos diversos grupos estudados concluímos que:

A evolução cariotípica do gênero *Camponotus* segue dois ciclos de rearranjos cromossômicos: ciclo de inversão-fusão e ciclo de fissão-inversão.

A variação cariotípica encontrada em diferentes populações de *Typhlomyrmex rogenhoferi* sugere a ocorrência de uma variação clinal dos cariótipos, seguindo portanto um padrão biogeográfico clássico normalmente utilizado para descrever variações em caracteres morfológicos ou de coloração (Brown & Lomolino, 1998).

O grupo *Pachycondyla* (*Pachycondyla*) tem espécies com os mais elevados números cromossômicos, com cromossomos bem pequenos, e na sua maioria, acrocêntricos.

Existe certamente um número maior do que se imaginava de espécies crípticas de *Pachycondyla* que vivem em simpatria, tal é a variação cariotípica encontrada em diferentes populações de uma mesma morfo-espécie, como exemplificado em *Pachycondyla (villosa)* e *P. (obscuricornis)*.

Espécies-irmãs como *Pachycondyla crenata* e *P. mesonotalis* devem ter sofrido um processo de especiação no qual a alteração morfológica não acompanhou a alteração cariotípica, pois seus cariótipos divergem apenas na morfologia de um par de cromossomos, a especiação traduzindo certamente uma divergência de adaptação ao nicho ecológico. Por isso, ambas são freqüentemente observadas em simpatria hoje.

A espécies de *Pachycondyla* neotropicais possuem cariótipos extremamente variados, em número, morfologia, e, freqüentemente, em populações.

A tribo Ponerini é morfológicamente homogênea, mas cariotipicamente é bastante diversificada.

Com relação à evolução cariotípica da família Formicidae podemos concluir que:

Concordamos com Imai *et al.* (1988a) que seja muito provável que o cariótipo ancestral dos formicídeos seja composto por um número baixo de cromossomos. Este cariótipo, durante o processo evolutivo, pode sofrer diferentes tipos de ciclos de rearranjos, dos quais as fissões cêntricas e as inversões pericêntricas são mais freqüentes.

A evolução cariotípica não apresenta um único padrão para todas as subfamílias. Há desde gêneros com espécies que apresentam grande uniformidade cariotípica até aqueles que apresentam uma espetacular diversidade nos cariótipos. O grau de diversidade cariotípica é mais alto nas espécies das subfamílias consideradas filogeneticamente mais primitivas (Myrmeciinae e Ponerinae), e diminui nos grupos considerados mais derivados (*Atta* e *Acromyrmex*) e também naqueles com ampla distribuição geográfica (*Camponotus* e *Pheidole*).

Cariótipos com baixo número de cromossomos ($n < 11$) apresentam, na sua maioria, cromossomos grandes e metacêntricos. À medida que aumenta o número de cromossomos, estes são geralmente pequenos e acrocêntricos, o que pressupõe uma constância no tamanho do genoma de Formicidae, corroborando Imai *et al.* (1977).

Alterações cromossômicas têm importância nos processos de especiação, ora atuando como um mecanismo de isolamento reprodutivo (devido às variações cariotípicas encontradas em populações) ou quando estes rearranjos, ao alterar a morfologia dos cromossomos e, conseqüentemente, a localização dos genes, podem alterar sua expressão.

Diante dos argumentos e exemplos mostrados, foram elaboradas novas hipóteses de mecanismos de especiação e de formação de grupos de espécies simpátricas pouco diferenciadas morfologicamente. Nesse campo, o estudo citogenético é fundamental, pois apesar de não existir consenso acerca do conceito biológico de espécies (Mayr, 1982) e do papel do isolamento reprodutivo na especiação, já se dá como possível a ocorrência de especiação sem diferenciação gênica e/ou morfológica, mas unicamente com alteração cromossômica (Wu, 2001). Esta leva ao isolamento reprodutivo e à inviabilidade de pareamento de cromossomos homólogos na meiose (evento crucial para a perpetuação das espécies), mecanismo suficiente para provocar a formação de espécies distintas.

Com o avanço de novas técnicas, como por exemplo a biologia molecular, e a incorporação de resultados comportamentais, químicos e biológicos às informações taxonômicas, técnicas comumente utilizadas para diferenciação de espécies, torna-se cada vez mais visível a ocorrência de processos evolutivos antes desconhecidos ou raramente documentados, como é o caso da co-ocorrência de espécies crípticas, e mais ainda dos que vivem em simpatria competindo sobre os mesmos recursos. A citogenética pode fornecer as primeiras pistas ou até resultados conclusivos em relação a casos de simpatria em espécies

de Formicidae, o que ultimamente vem sendo ocasionalmente documentado (Lucas *et al.*, 2002). Nesse ponto, a ferramenta citogenética leva vantagem sobre a biologia molecular porque evidencia, sem nenhuma dúvida, casos óbvios de isolamentos reprodutivos e também porque, para alguns autores, a especiação cromossômica não altera obrigatoriamente a composição genética, o que pode ser completamente despercebido em estudos baseados em outras técnicas (Gould, 1992; Britton-Davidian, 2001).

5. Referências Bibliográficas

- AGOSTI, D; MAJER, JD; ALONSO, LE & SCHULTZ, TR., eds. 2000. *Ants: Measuring and monitoring biological diversity*. Smithsonian Institution, Washington DC. 280p.
- AMORIM, DS. 1997. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. 2^a ed. Holos Editora. Ribeirão Preto, São Paulo. 276p.
- ARAÚJO, SMSR; POMPOLO, SG; PERFECTTI, F & CAMACHO, JPM 2001. Integration of a B chromosome into the A genome of a wasp. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268, 1127-1131.
- BAIMAI, V. 1998. Heterochromatin accumulation and karyotypic evolution in some dipteran insects. *Zool. St.* 37 (2): 75-88.
- BAKER, RJ; BICKHAM, J & ARNOLD, ML. 1985. Chromosomal evolution in *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae): Possible speciation by centric fusions. *Evolution.* 39 (2), 233-243.
- BALDANZA, F; GAUDIO, L & VIGGIANI, G. 1999. Cytotaxonomic studies of *Encarsia* Förster (Hymenoptera: Aphelinidae). *Bull. Entomol. Res.* 89, 209-215.
- BEDO, DG; SPRADBERRY, JP & MAHON, RJ 1994. Cytogenetic variation in natural populations of the Old World screwworm fly *Chrysomya bezziana* (Diptera: Calliphoridae). *Genome.* 37, 390-398.
- BERLOCHER, S.H. 1998. Can sympatric speciation via host or habitat shift be proven from phylogenetic and biogeographic evidence? In: *Endless Forms. Species and speciation*. Ed. By: DJ Howard and SH Berlocher. Oxford University Press. New York. 470 p.
- BLONDEL, J. 1995. *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson. Paris. 297p.
- BOLTON, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the World*. Harvard University Press. Cambridge, MA. 222p.

- BOLTON, B. 1995. *A new general catalogue of the ants of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Massachussets. 504p.
- BORGES, D.S.; POMPOLO, S.G.; MARIANO, C.S.F. & DELABIE, J.H.C. Citogenética de espécies da tribo Ectatommini. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia*, UFSC, Florianópolis –SC, 2003, 271-273.
- BRANDÃO, C.R.F. 1991. Adendos ao Catálogo Abreviado das Formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Brasil. Entomol.* 35: 319-412.
- BRANDÃO, C.R.F.; DINIZ, J.L.M.; AGOSTI, D. & DELABIE, J.H.C. 1999. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Syst. Entomol.* 24: 17-36.
- BRITO, R.M.; COSTA, M.A. & POMPOLO, S.G. 1997. Characterization and distribution of supernumerary chromosomes in 23 colonies of *Partamona helleri* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Brazil. J. Genet.* 20, 2, 185-188.
- BRITTON-DAVIDIAN, J. 2001. How do chromosomal changes fit in? *J. Evol. Biol.* 14: 872-873.
- BROWN, Jr, W.L. 1965. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Zool. Comp. Harvard Colleg.* 122: 145-230.
- BROWN Jr, W.L. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. In: *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. 47-68.
- BROWN, J.H. & LOMOLINO, MV. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates. USA. 691p.
- BUSCHINGER, A. 1986. Evolution of social parasitism in ants. *Trends Ecol. Evol.* 1: 155-160.
- CABRERO, J.; LÓPEZ-LEÓN, M.D.; GÓMEZ, R.; CASTRO, A.J.; MARTÍN-ALGANZA, A. & CAMACHO, J.P.M. 1997. Geographical distribution of B chromosomes in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*, along a river basin, is mainly shaped by non-selective historical events. *Chromosome Res.* 5, 194-198.

- CAMARGO-MATHIAS, M.I. & CAETANO, F.H.. 1992. Ovarian morphology of the ants *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Ponerinae). *Rev. Bras. Biol.* 52: 251-257.
- CAPANNA, E.; CIVITELLI, M.V. & CRISTALDI, M. 1977. Chromosomal rearrangements, reproductive isolation, and speciation in mammals. The case of *Mus musculus*. *Boll. Zool.* 44:213-246.
- CLARK, J. 1951. *The Formicidae of Australia. Subfamily Myrmeciinae*. Melbourne: CSIRO 1. 230 pp.
- CORBARA, B. & DEJEAN, A. 1996. Arboreal nest building and ant-garden initiation by a ponerine ant. *Naturwissenschaften* 83: 227-230.
- CROSLAND, M.W.J. & CROZIER, R.H. 1986. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes. *Science*. 231: 1278.
- CROZIER, R.H. 1968. The chromosomes of three Australian dacetine ants species (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 75 (1): 87-90.
- CROZIER, R.H. 1969. Chromosome number polymorphism in an Australian ponerinae ant. *Can. J. Genet. Cytol.* 11: 333-339.
- CROZIER, R.H. 1970a. Karyotypes of twenty-one species (Hymenoptera; Formicidae), with reviews of the know ant karyotypes. *Can. J. Genet. Cytol.* 12: 109-128.
- CROZIER, R.H. 1970b. Pericentric rearrangement polymorphism in a North American dolichoderine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Can. J. Genet. Cytol.* 12: 541-546.
- CROZIER, R.H. 1975. *Animal Cytogenetics*. Ed. By: B. John, H. Bauer, S. Brown, H. Kayano, A. Levan & M. White. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 3. 94 p.
- CROZIER, R.H. & PAMILO, P. 1996. *Evolution of social insect colonies, sex allocation and kin selection*. Oxford University Press, Oxford, 306 p.
- DE QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In: *Endless Forms*. Species and speciation. Ed. By: DJ Howard and SH Berlocher. Oxford University Press. New York. 470 p.

- DEJEAN, A. 1990. Influence of the preimaginal and precocious environmental on the choice of the nest in the ant *Pachycondyla villosa* (Fabr.). *Behav. Proces.* 21: 107-125.
- DEJEAN, A.; CORBARA, B. & OLIVA-RIVERA, J. 1990. Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour* 115 (3-4): 175-187
- DEJEAN, A & CORBARA, B. 1998. Study of different foraging paths of the predatory neotropical ponerine ant *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*. 32: 409-426.
- DELABIE, J.H.C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neot. Entomol.* 30: 501-516.
- DELABIE, J.H.C. & MARIANO, C.S.F. 2001. Papel das formigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) no controle biológico natural das pragas do cacauzeiro na Bahia: síntese e limitações. *Proceedings, XIII International Cocoa Research Conference, Volume 1*, (Kota Kinabalu, Sabah, Malásia, 2000), Cocoa Producer's Alliance, Lagos, Nigéria, 2001, 725-731.
- DOUWES, P.; JESSEN, K. & BUSCHINGER, A. 1988. *Epimyрма adlerzi* sp. n. (Hymenoptera: Formicidae) from Greece: morphology and life history. *Entomol. Scand.* 19: 239-249
- EMERY, C. 1901. In: Wytsman, P. *Genera Insectorum*. Hymenoptera, Fam. Formicidae, Subfam. Ponerinae. 118: 124 p. Bruxelles.
- FADINI, M.A.M. & POMPOLO, S.G. 1996. Cytogenetics of some species of the tribe Attini (Hymenoptera, Formicidae) from the region of Viçosa, MG. *Brazil. J. Genet.* 19, 1: 53-55.
- FADINI, M.A.M.; MAYHÉ-NUNES, A.J. & POMPOLO, S.G. 1996. Citogenética de duas espécies do gênero *Mycetarotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Brazil. J. Gen.* 19 (Suppl) 3: 126.
- FORMIS: A Master Bibliography of Ant Literature*, 2002, Sanford D. Porter, Compiler.

- FRESNEAU, D. 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym. Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.* 31: 387-402.
- FRESNEAU, D. 1997. Des fourmis réelles aux fourmis virtuelles et aux robots sociaux: Le paradigme des insectes sociaux en intelligence collective. *Mirmecologia Tropical* (Anais do VI International Pest Ant Symposium & XIII Encontro de Mirmecologia) Ilhéus-BA. 190p.
- GOKHMAN, V.E. 1997. Karyology of parasitic Hymenoptera: Current state and perspectives. In: *4th International Hymenoptera Conference*. (Ed by Austin, D. & Dowton) Canberra. pp: 198-206.
- GOKHMAN, V.E & QUICKE, D.J.L 1995. The last twenty years of parasitic Hymenoptera karyology: an update and phylogenetic implications. *J. Hym. Res.* 4:41-46.
- GOMES, L.F.; BRITO, R.M.; POMPOLO, S.G.; CAMPOS, L.A.O. & PERUQUETTI, R.C. 1998. Karyotype and C- and G-banding patterns of *Eufriesea violácea* (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). *Hereditas.* 128: 73-76.
- GOMES, L.F.; POMPOLO, S.G. & CAMPOS, L.A.O. 1995. Cytogenetic analyses of three species of *Trypoxylon* (*Trypoxylon*) (Hymenoptera, Sphecidae, Larrinae). *Rev. Brasil. Genet.* 18, 2, 173-176.
- GOÑI, B.; DE ZOLESSI, L.C. & IMAI, H.T. 1983. Karyotypes of thirteen ant species from Uruguay (Hymenoptera, Formicidae). *Caryologia.* 36 (4): 363-371.
- GOÑI, B.; IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; KONDO, M.; YONG, H. & THO, Y.P. 1981a. Chromosome observations on tropical ants in western Malaysia and Singapore. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 32: 71-73.
- GOÑI, B.; ZOLESSI, L.C. & IMAI, H.T. 1981b. Chromosome observations of some Uruguayan ants. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 32: 69-70.
- GOULD, S.J. 1991. *Viva o brontossauro: reflexões sobre história natural*. Companhia das Letras, São Paulo. 525p.

- GOULD, S.J. 1992. *A galinha e seus dentes e outras reflexões sobre história natural*. Paz e Terra, São Paulo. 404p.
- GRIMALDI, D. & AGOSTI, D. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1-6.
- GRIMALDI, D.; AGOSTI, D. & CARPENTER, J.M. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *Am. Mus. Novit.* 3208. 43p.
- GUERRA, M dos S. 1988. *Introdução a Citogenética Geral*. Ed. Guanabara, Rio de Janeiro. 141p.
- HAUSCHTECK-JUNGEN, E. & JUNGEN, H. 1983. Ant chromosomes II. Karyotypes of western palearctic species. *Insectes Soc.* 30: 149-164.
- HIRAI, H.; YAMAMOTO, M.-T.; OGURA, K.; SATTA, Y.; YAMADA, M.; TAYLOR, R.W. & IMAI, H.T. 1994. Multiplication of 28S rDNA and NOR activity in chromosome evolution among ants of the *Myrmecia pilosula* species complex. *Chromosoma*. 103: 171-178.
- HIRAI, H.; YAMAMOTO, M.-T.; TAYLOR, R.W. & IMAI, H.T. 1996. Genomic dispersion of 28S rDNA during karyotypic evolution in the ant genus *Myrmecia* (Formicidae). *Chromosoma*. 105: 190-196.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, USA, 732p.
- HORA, R.R. da. 2003. Stratégies de reproduction et parasitisme social chez la fourmi pponérine *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). Thèse de Doctorat de l'Université Paris XII, Villetaneuse. França.
- HOSHIBA, H. & IMAI, H.T. 1993. Chromosome evolution of bees and wasps (Hymenoptera, Apocrita) on the basis of C-banding pattern analyses. *Jpn. J. Entomol.* 61(3): 465-492.

- HOSHIBA, H.; MATSUURA, M. & IMAI, H.T. 1989. Karyotype evolution in the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Jpn. J. Genet.* 64, 209-222.
- HUNG, A.C.F. 1969. Chromosome numbers of six species of Formicine ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* (2): 455-456.
- HOWARD, D.J. & BERLOCHER, S.H. 1998. *Endless Forms*. Species and speciation. Oxford University Press. New York. 470p.
- HUNG, A.C.F.; IMAI, H.T. & KUBOTA, M.. 1972. The chromosomes of nine ant species (Hymenoptera: Formicidae) from Taiwan, Republic of China. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65 (5): 1023-1025.
- IMAI, H.T. 1966. The chromosome observation techniques of ants and the chromosomes of Formicinae and Myrmicinae. *Acta Hymenop.* 2(3): 119-131.
- IMAI, H.T. 1969. Karyological studies of Japanese ants I. Chromosome evolution and species differentiation in ants. *Sc. Rep. T.K.D. Sect. B.* (206): 1-20.
- IMAI, H.T. 1971. Karyological studies of Japanese ants II. Species differentiation in *Aphaenogaster*; with special regard to their morphology, distribution and chromosomes. *Mushi.* 44: 137-151.
- IMAI, H.T. 1974. B-chromosomes in the myrmicinae ant, *Leptothorax spinosior*. *Chromosoma.* 45: 431-444.
- IMAI, H.T. 1975. Evidence for non-random localization of the centromere on mammalian chromosomes. *J. Theor. Biol.* 49: 111-123.
- IMAI, H.T. 1976. Further evidence and biological significance for non-random localization of the centromere on mammalian chromosomes. *J. Theor. Biol.* 61: 195-203.
- IMAI, H.T. 1983. Quantitative analysis of karyotype alteration and species differentiation in mammals. *Evolution.* 37 (6), 1154-1161.
- IMAI, H.T. 1991. Mutability of constitutive heterochromatin (C-bands) during eukaryotic evolution and their cytological meaning. *Jpn. J. Genet.* 66: 635-661.
- IMAI, H.T. 1993. A theoretical approach to chromosome banding pattern analysis. *Jpn. J. Genet.* 68: 97-118.

- IMAI, H.T. & KUBOTA, M. 1972. Karyological studies of Japanese ants (Hymenoptera, Formicidae). III. Karyotypes of nine species in Ponerinae, Formicinae, and Myrmicinae. *Chromosoma*. 37, 193-200.
- IMAI, H.T. & MARUYAMA, T. 1978. Karyotype evolution by pericentric inversion as a stochastic process. *J. Theor. Biol.* 70, 253-261.
- IMAI, H.T. & CROZIER, R.H. 1980. Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution. *Am. Nat.* 116 (4): 537-569.
- IMAI, H.T. & TAYLOR, R.W. 1986. The exceptionally low chromosome number $n=2$ in an Australian bulldog ant, *Myrmecia piliventris* Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 36, 59.
- IMAI, H.T. & TAYLOR, R.W. 1989. Chromosomal polymorphisms involving telomere fusion, centromeric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia (pilosula)* $n=1$. *Chromosoma*. 98: 456-460.
- IMAI, H.T.; CROZIER R.H. & TAYLOR, R.W. 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*. 59: 341-393.
- IMAI, H.T.; BROWN Jr, W.L.; KUBOTA, M.; YONG, H. & THO, Y.P. 1983. Chromosome observations on tropical ants from western Malaysia II. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 34: 66-69.
- IMAI, H.T.; BARONI-URBANI, C.; KUBOTA, M.; SHARMA, G.; NARASIMHANNA, M.N.; DAS, B.C.; SHARMA, A.K.; SHARMA, A.; DEODIKAR, G.B.; VAIDYA, V.G. & RAJASEKARASETTY, M.R. 1984a. Karyological survey of Indian ants. *Jpn. J. Genet.* 59, 1-32.
- IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN JR, W.L.; IHARA, M.; TOHARI, M. & PRANATA, R.I. 1984b. Chromosome observations on tropical ants from Indonesia. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 35: 46-48.
- IMAI, H.T.; MARUYAMA, T.; GOJOBOTI, T.; INOUE, Y. & CROZIER, R.H. 1986. Theoretical bases for karyotype evolution. 1. The minimum-interaction hypothesis. *Am. Nat.* 128 (6): 901-920.

- IMAI, HT; TAYLOR, RW; CROSLAND, MWJ & CROZIER, RH 1988a. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Jpn. J. Genet.* 63: 159-185.
- IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W.; CROZIER, R.H.; CROSLAND, M.W.L.; & BROWNING, G.P. 1988b. Chromosomal polymorphism in the ant *Myrmecia (pilosula)* n=1. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 38, 82-84.
- IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W.; KUBOTA, M.; OGATA, K. & WADA, M.Y. 1990. Notes on the remarkable karyology of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*, and the related genus *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche.* 97 (3-4): 133-140.
- IMAI, H.T.; HIRAI, H.; SATTA, Y.; SHIROISHI, T.; YAMADA, M. & TAYLOR, R.W. 1992. Phase specific Ag-staining of nucleolar organizer regions (NORs) and kinetochores in the Australian ant *Myrmecia croslandi*. *Jpn. J. Genet.* 67, 437-447.
- IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W. & CROZIER R.H. 1994. Experimental bases for the minimum interaction theory. I. Chromosome evolution in ants of the *Myrmecia pilosula* species complex (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Jpn. J. Genet.* 69: 137-182.
- IMAI, H.T.; SATTA, Y. & TAKAHATA, N. 2001. Integrative study on chromosome evolution of mammals, ants and wasps based on the Minimum Interaction Theory. *J. Theor. Biol.* 210: 475-497.
- IMAI, HT; SATTA, Y; WADA, M & TAKAHATA, N. 2002. Estimation of the highest chromosome number of eukaryotes based on The Minimum Interaction Theory. *J. Theor. Biol.* 217, 61-74.
- KEMPF, W.W. 1961. As formigas do gênero *Pachycondyla* Fr. Smith no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Brasil. Ent.* 10: 189-204.
- KEMPF, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Stud. Entomol.* 15: 3- 344.
- KING, M. 1993. *Species evolution*. The role of chromosome change. Cambridge University Press. Great Britain. 336 p.

- KRIEGER, M.J.B.; ROSS, K.G.; CHANG, C.W.Y. & KELLER, L. 1999. Frequency and origin of triploid in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Heredity*. 82 (2): 142-150.
- LACAU, S.; VILLEMANN, C.; NEL, A. & DELABIE, J. 1999. Le monophylétisme des Ponerinae en question: essai d'une redéfinition des clades. Résumés, *Colloque Annuel de la Section Française de L'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux*. Tours, França, 33.
- LACAU, S.; FRESNEAU, D.; DELABIE, J.H.C.; JAHYNY, B.; MONTREUIL, O. & VILLEMANN, C. 2001. Uma nova associação entre as larvas mirmecófilas de duas espécies de Lampyridae (Insecta: Coleoptera) e a formiga *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr, 1862 (Formicidae, Ponerinae). *Anais do XV Encontro de Mirmecologia*. IAPAR, Londrina-PR. 239-241.
- LACAU, S.; VILLEMANN, C.; DELABIE, J.H.C.; JAHYNY, B. & RAMOS, L.S. 2003. Observações preliminares sobre a ecologia nutricional de *Typhlomyrmex* n. Sp. (Ponerinae: Typhlomyrmecini). *Anais do XVI Simposio de Mirmecologia*. UFSC, Florianópolis-SC. 342-344.
- LACHAUD, J.P. & FRESNEAU, D. 1985. Les premières étapes de l'ontogenèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym., Form., Ponerinae). *Actes des Colloques Insectes Sociaux*, 2:195-202.
- LATREILLE, P.A. 1798. *Essai sur l'histoire des fourmis de la France*. F. Bourdeaux, Brive. 50p.
- LATTKE, J.E. 2003. Subfamilia Ponerinae. In: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. F. Fernández (ed.), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 261-276.
- LEAL, I. & OLIVEIRA, P.S. 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 373-383.
- LOISELLE, R.; FRANCOEUR, A. ; FISCHER, K. & BUSCHINGER, A. 1990. Variations and taxonomic significance of the chromosome numbers in the Nearctic species of the genus *Leptothorax* (s.s.) (Formicidae: Hymenoptera). *Caryologia*. 43: 321-334

- LONGINO, J. 2001. The ants of Costa Rica. Online publication:
<http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html>
- LONGINO, J.T. & HANSON, P. 1995. *The ants (Formicidae)*. In: The Hymenoptera of Costa Rica. Ed. By P. Hanson and I. GAULD. Oxford University Press, New York. 587-620.
- LORITE, P. & PALOMEQUE, T. 1998. Effects of restriction endonucleases on nucleolar organizing regions in the ant *Tapinoma nigerrimum*. *Genome*. 41: 872-875.
- LORITE, P.; ARÁNEGA, A.E.; LUQUE, F. & PALOMEQUE, T. 1997. Analysis of the nucleolar organizing regions in the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae). *Heredity*. 78: 578-582.
- LORITE, P.; ENCARNACIÓN, C. & PALOMEQUE, T. 1998b. Números cromosómicos en los Formicídeos españoles. I. Subfamilia Formicinae. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*. 94: 23-31.
- LORITE, P.; CARRILLO, J.A.; GARCÍA, M.F. & PALOMEQUE, T. 2000. Chromosome number in Spanish Formicidae III. Subfamily Myrmicinae (Hymenoptera). *Sociobiology*. 36 (3): 555-570.
- LORITE, P.; CHICA, E. & PALOMEQUE, T. 1996. G-banding and chromosome condensation in the ant, *Tapinoma nigerrimum*. *Chromos. Res.* 4: 77-79.
- LORITE, P.; GARCIA, M.F. & PALOMEQUE, T. 1998a. Números cromosómicos en los formícidos españoles II. Subfamilia Dolichoderinae. *Sociobiology*. 32:77-89.
- LORITE, P.; GARCIA, M.F. & PALOMEQUE, T. 1999a. Patterns of Dnase I sensitivity in the chromosomes of the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae). *Genetica*. 106: 247-250.
- LORITE, P.; GARCIA, M.F.; CARRILLO, J.A. & PALOMEQUE, T. 1999b. Restriction endonuclease banding in *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae). *Hereditas*. 131: 197-201.
- LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J.H.C. & PHO, D.B. 2002. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the

- complex species *Pachycondyla villosa* (Formicidae). *Biol. J. Linnean Soc.* 75: 249-259.
- MACGREGOR, H.C. 1993. *An introduction to animal cytogenetics*. Chapman & Hall. London, Great Britain. 238 p.
- MAHOWALD, M. & VON WETTBERG, E. 1999. Sex determination in the Hymenoptera. <http://www.sccs.swarthmore.edu/users/99/mahowald/hymenoptera.html>
- MARESCALCHI, & SCALI, V. 1993. Karyotypes and Ag-NORs of five Heteronemiidae (Insecta Phasmatodea) from Somalia. *Boll. Zool.* 60:53-61.
- MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G. & DELABIE, J.H.C. 1999. Citogenética das espécies gêmeas e simpátricas *Pachycondyla villosa* e *Pachycondyla* sp. 'inversa' (Ponerinae). *Naturalia*. 24: 215-217.
- MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G.; DELABIE, J.H.C. & CAMPOS, L.A.O. 2001a. Estudos cariotípicos de *Camponotus* spp. Mayr neotropicais (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Entomol.* 45 (4): 267-274.
- MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; NAKAYAMA, K.; FRESNEAU, D. & POMPOLO, S.G. 2001b. O complexo *Pachycondyla apicalis* Latreille - *Pachycondyla obscuricornis* Emery (Formicidae: Ponerinae): Um "grupo-espécies"? *Anais do XV Encontro de Mirmecologia*. Londrina-PR. 375-378.
- MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; CAMPOS, L.A.O. & POMPOLO, S.G. 2003a. Trends in karyotype evolution in the ant genus *Camponotus* Mayr (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 42: 831-839.
- MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C. & POMPOLO, S.G. 2003b. O Cariótipo da Formiga Neotropical *Cylindromyrmex brasiliensis* Emery (Formicidae: Cerapachyinae). *Neotrop. Entomol.* (Submetido).
- MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; RAMOS, L.S.; LACAU, S. & POMPOLO, S.G. 2003c. *Dinoponera lucida* Emery (Formicidae: Ponerinae): largest number of chromosomes known in Hymenoptera. *Naturwissenschaften*. In press.

- MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G. & DELABIE, J.H.C. 2003d. Citogenética em Formicidae. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia*, UFSC, Florianópolis –SC. 81-85.
- MAYR, E. 1982. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press. New York. 334p.
- MEYNE, J.; HIRAI, H. & IMAI, H.T. 1995. FISH analysis of the telomere sequences of bulldog ants (*Myrmecia*: Formicidae). *Chromosoma*. 104: 14-18.
- MONNIN T, PEETERS C 1998. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Anim Behav* 55: 299-306.
- MURAKAMI, T.; FUJIWARA, A. & YOSHIDA, M.C. 1998. Cytogenetics of ten ant species of the tribe Attini (Hymenoptera, Formicidae) in Barro Colorado Island, Panama. *Chromos. Sci.* 2: 135-139.
- NAITO, T. 1982. Chromosome number differentiation in sawflies and its systematic implication (Hymenoptera, Tenthredinidae). *Kontyû, Tokyo*. 50 (4):569-587.
- NAVARRO, A. & BARTON, N.H. 2003. Chromosomal speciation and molecular divergence-accelerated evolution in rearranged chromosomes. *Science*. 300, 321-324.
- NUR, U.; BROWN, S.W. & BEARSDLEY, J.W. 1987. Evolution of chromosome number in mealybugs (Pseudococcidae: Homoptera). *Genetica*. 74: 53-60.
- OGATA, K. & TAYLOR, R.W. 1991. Ants of the genus *Myrmecia* Fabricius: a preliminary review and key to the named species (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Nat. Hist.* 25 : 1623–1673.
- OGATA, K. 1991. Ants of the genus *Myrmecia* Fabricius: a review of the species groups and their phylogenetic relationships (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Syst. Entomol.* 16, 353-381.
- ORIVEL, J.; MALHERBE, M.C. & DEJEAN, A. 2001. Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). *Ann Entomol Soc Am.* 94: 449-456.

- OTTO, S.P. & WHITTON, J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annu. Rev. Genet.* 34: 401-437.
- PACKER, L. & OWEN, R. 2001. Population genetic aspects of pollinator decline. *Conserv. Ecol.* 5(1):4 [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art4>.
- PAIVA, R.V.S. & BRANDÃO, C.R.F. 1995. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera Roger* (Hymenoptera Formicidae). *Eth Ecol Evol* 7: 297-312
- PALOMEQUE, T.; CHICA, E. & DÍAZ DE LA GUARDIA, R. 1993. Karyotype evolution and chromosomal relationships between several species of the genus *Apahenogaster* (Hymenoptera, Formicidae). *Caryologia.* 46 (1): 25-40.
- PALOMEQUE, T.; CHICA, E. & DÍAZ DE LA GUARDIA, R. 1989. Karyotype, C-banding, chromosomal location of active nucleolar organizing regions, and B-chromosomes in *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae). *Genome.* 33, 267-272.
- PEETERS, C. 1993. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In: *Queen Number and Sociality in Insects* (Ed By L Keller), Oxford, Oxford University Press, pp 235-261.
- PEETERS, C. 1997. Morphologically 'primitive' ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids.* Ed By J Choe and B Crespi, Cambridge, Cambridge University Press, pp 372-391.
- POMPOLO, S.G. & MARIANO, C.S.F. 2003. Considerações citogenéticas sobre a condição derivada da tribo Attini. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia*, UFSC, Florianópolis –SC. 536p.
- POMPOLO, S.G. & TAKAHASHI, C.S. 1990. Chromosome numbers and C-banding in two wasp species of the genus *Polistes* (Hymenoptera, Polistinae, Polistini). *Insectes Soc.* 37: 251-257.
- RIDLEY, M. 1996. *Evolution.* 2nd. Ed. Blackwell Science. Cambridge, Massachussets USA. 719 p.

- RIESEBERG, L.H. & LIVINGSTONE, K. 2003. Chromosomal speciation in primates. *Science*. 300, 267-268.
- ROCHA, M.P. & POMPOLO, S.G. 1998. Karyotypes and heterochromatin variation (C-bands) in *Melipona* species (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Genet. Mol. Biol.* 21 (1), 41-45.
- ROCHA, M.P.; CRUZ, M.P.; FERNANDES, A.; WALDSCHMIDT, A.M.; SILVA-JÚNIOR, J.C. & POMPOLO, S.G. 2003. Longitudinal differentiation in *Melipona mandacaia* (Hymenoptera, Meliponini) chromosomes. *Hereditas*. 138, 133-137.
- ROSENGREN, M.; ROSENGREN, R. & SODERLUND, V. 1980. Chromosomal numbers in the genus *Formica* with special reference to the taxonomical position of *Formica uralensis* Ruzsk, and *Formica truncorum* Roger. *Hereditas*. 92: 321-325.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge. 436p.
- ROSS, K.G. 1988. Population and colony-level genetic studies of ants. 189-215. In: *Advances in Myrmecology*, J.C. Trager (ed.), E.J. Brill, Leiden, 551 p.
- ROZEK, M. 1998. C bands and NORs on chromosomes in four species of the genus *Trechus* Clairv. (Coleoptera, Carabidae). *Caryologia*. 51 (3-4): 189-194.
- RUST, J. & ANDERSEN, N.M. 1999. Ginat ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 125: 331-348.
- SAVOLAINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. 2003. Sympatric speciation through intraespecific social parasitism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 100 (12): 7169-7174.
- SCHULTZ, T.R. 2000. In search of ant ancestors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 97 (26): 14028-14029.
- SESSIONS, S.K. 1996. Chromosomes: Molecular cytogenetics. In: *Molecular Systematics*. 2nd ed. Ed. By: M. Hillis, C. Moritz and B.K. Mable. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts USA. 655p.

- SHATTUCK, S.O. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 21 (1). 180 p.
- SILVEIRA NETO, S; NAKANO, O.; BARBIN D. & VILLA NOVA, N.A. 1976. *Manual de Ecologia dos Insetos*, Editora Agronômica Ceres, São Paulo, 419 p.
- SOLDÁN, T. & PUTZ, M. 2000. Karyotypes of some Central European mayflies (Ephemeroptera) and their contribution to the phylogeny of the order. *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.* 64: 437-445.
- SPIRITO, F. 1998. The role of chromosomal change in speciation. In: *Endless forms. Species and speciation*. Ed. by: D.J. Howard and S.H. Berlocher. Oxford University Press. New York USA. 470 p.
- SPOSITO, E.C., POMPOLO, S.G.; MARIANO, C.S.F. & DELABIE J.H.C. 2003. Primeiros dados citogenéticos de espécies da Tribo Cephalotini (Myrmicinae, Hymenoptera). *Anais do 49º Congresso Nacional de Genética*, Águas de Lindóia, SP CD-ROM, 176.
- STEBBINS, G.L. 1974. *Processos de evolução orgânica*. Tradução de Sérgio de Almeida Rodrigues e Paulo Roberto Rodrigues. Ed. Universidade de São Paulo. São Paulo. 255p.
- SUMNER, A.T. 1990. *Chromosome banding*. Unwin Hyman Ltd., London. 1st ed. 434p.
- TABER, S.W. & COKENDOLPHER, J.C. 1988. Karyotypes of a dozen ant species from the southwestern U.S.A. (Hymenoptera: Formicidae). *Caryologia*. 41: 93-102.
- TABER, S.W.; COKENDOLPHER, J.C. & FRANCKE, O.F. 1988. Karyological study of North American *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.* 35 (1): 47-60.
- TAYLOR, R.W. 1987. A checklist of the ants of Austrália, New Caledonia and New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). Report No. 41. (*CSIRO Division of Entomology*: Canberra, Australia).

- TAYLOR, R.W. 1991. *Myrmecia croslandi* sp. n., a karyologically remarkable new Australian jack-jumper ant (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *J. Aust. Entomol. Soc.*,30: 288.
- TJAN, K.N.; IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN Jr, W.L.; GOTWALD Jr, W.L., YONG, H.-S. & LEH, C. 1986. Chromosome observations of Sarawak ants. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 36: 57.
- WAJNBERG, E.; ACOSTA AVALOS, D.; EL JAICK, L.J.; ABRACADO, L.; COELHO, J.L.A.; BAKUZIS, A.F.; MORAIS, P.C. & ESQUIVEL, D.M.S. 2000. Electron paramagnetic resonance study of the migratory ant *Pachycondyla marginata* abdomens. *Biophys. J.* 78: 1018-1023.
- WARD, P.S. & BRADY, S.G. 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebr. Syst.* 17, 361-386.
- WARD, P.S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Syst. Entomol.* 15: 449-489.
- WHEELER, W.M. 1936. Ecological relationships of ponerinae and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.* 71: 159-243.
- WHITE, M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge. 961p.
- WILD, A.L. 2002. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag.* 14: 1-18.
- WILSON, E.O. & BROWN Jr, W.L. 1984. Behavior of the cryptobiotic predaceous ant *Eurhopalothrix heliscata*, n. sp. (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Insectes Soc.* 31 (4): 408-428.
- WILSON, E.O. 1976. Which are the most prevalent ant genera? *Stud. Entomol.* 19, 187-200.
- WILSON, E.O. 1980. *Sociobiology*. Harvard University Press. USA. 366p.
- WILSON, E.O. 2003. *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press. USA. 794p.

WU, C.-I. 2001. The genic view of the process of speciation. *J. Evol. Biol.* 14: 851-865.

YAMAUCHI, K.; YOSHIDA, T.; OGAWA, T.; ITOH, S.; OGAWA, Y.; JIMBO, S & IMAI, H.T. 2001. Spermatogenesis of diploid males in the formicinae ant, *Lasius sakagami*. *Insectes Soc.* 48: 28-32.

6. Anexos

6.1 Citogenética de Formicidae

6.2 Trabalhos publicados e submetidos

6.2.1 Trends in karyotype evolution in the ant genus *Camponotus* Mayr (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). Publicação: Sociobiology.

6.2.2 O Cariótipo da Formiga Neotropical *Cylindromyrmex brasiliensis* Emery (Formicidae: Cerapachyinae). Submetido à Neotropical Entomology.

6.2.3 *Dinoponera lucida* Emery (Formicidae: Ponerinae): The highest number of chromosomes known in Hymenoptera. Naturwissenschaften. In press.

Subfamilia	Gênero	Espécie	2n	n	N. haplóide	Fórmula	Ref.
Aenictinae	Aenictus	<i>Aenictus brevicornis</i>	24		12	2A + 22M	3
Cerapachyinae	Cerapachys	<i>Cerapachys biroi</i>	28		14	24M+2A+1ht.	3
Cerapachyinae	Cerapachys	<i>Cerapachys brevis</i>	46		23	40A + 6M??	9
Cerapachyinae	Cerapachys	<i>Cerapachys</i> sp.	50	25	25	ND	23
Cerapachyinae	Cerapachys	<i>Cerapachys</i> sp.	50		25	ND	17
Cerapachyinae	Cylindromyrmex	<i>Cylindromyrmex brasiliensis</i>	34		17	18M +16A	37
Cerapachyinae	Sphinctomyrmex	<i>Sphinctomyrmex steinheili</i>	45, 46		23	Polimorfismo	9
Dolichoderinae	Bothriomyrmex	<i>Bothriomyrmex</i> sp.		11	11	ND	24
Dolichoderinae	Bothriomyrmex	<i>Bothriomyrmex gibbus</i>		11	11	ND	1, 28
Dolichoderinae	Dolichoderus	<i>Dolichoderus scabridus</i>	28		14	ND	9, 24
Dolichoderinae	Dolichoderus	<i>Dolichoderus bituberculatus</i>	30-33		15	Polimorfismo	18, 38
Dolichoderinae	Dolichoderus	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	28		14	ND	27
Dolichoderinae	Dolichoderus	<i>Dolichoderus</i> sp.	18		9	ND	23
Dolichoderinae	Dorymyrmex	<i>Dorymyrmex bicolor</i>		13	13	ND	24
Dolichoderinae	Dorymyrmex	<i>Dorymyrmex pulchellus</i>		9	9	ND	24
Dolichoderinae	Dorymyrmex	<i>Dorymyrmex pyramica</i>		13	13	ND	20
Dolichoderinae	Dorymyrmex	<i>Dorymyrmex pyramica</i>	18		9	ND	20
Dolichoderinae	Dorymyrmex	<i>Dorymyrmex thoracicus</i>		9	9	ND	24
Dolichoderinae	Forelius	<i>Forelius foetidus</i>		16	16	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex anceps</i>	18		9	4A + 14M	3
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex anceps</i>	48		24	ND	18
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex nitidus</i>	16		8	2A + 14M	9, 24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex purpureus</i> (grupo)	18		9	6A + 12M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex</i> sp. 7	22		11	12A + 10M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I.</i> sp. 8 grupo <i>darwinianus</i>	14		7	14M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I.</i> sp. 9 grupo <i>darwinianus</i>	12		6	12M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I.</i> sp. 10 grupo <i>itinerans</i>	16		8	16M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I.</i> sp. 13 grupo <i>gracilis</i>	18		9	8A + 10M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I.</i> sp. 14 grupo <i>gracilis</i>	18		9	6A + 12M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I.</i> sp. 15 grupo <i>gracilis</i>	18		9	6A + 12M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I.</i> sp. 16 grupo <i>gracilis</i>	18		9	6A + 12M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex detectus</i>		9	9	ND	24

Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex gracilis</i> A	9	9	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex gracilis</i> B	9	9	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex mattirolói</i>	9	9	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I. sp. 17 grupo gracilis</i>	18	9	8A + 10M	9
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex itinerans</i>	8	8	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex sp.</i>	7	7	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex glaber</i>	14	14	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex itoi</i>	14	14	ND	27, 24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex pilifer</i>	9	9	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>I. sp. nr. pilifer</i>	9	9	ND	24
Dolichoderinae	Iridomyrmex	<i>Iridomyrmex cordatus</i>	16	8	ND	23, 38
Dolichoderinae	Leptomyrmex	<i>Leptomyrmex erythrocephalus</i>	12	12	12M	9
Dolichoderinae	Linepithema	<i>Linepithema humile</i>	8	8	1A + 7M	28
Dolichoderinae	Tapinoma	<i>Tapinoma indicum</i>	10	5	2A + 8M	3
Dolichoderinae	Tapinoma	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	10	5	2A + 8M	3, 18, 24
Dolichoderinae	Tapinoma	<i>Tapinoma sessile</i>	8	8	Polimorfismo	19, 24
Dolichoderinae	Tapinoma	<i>Tapinoma sp.</i>	10	5	ND	23
Dolichoderinae	Tapinoma	<i>Tapinoma nigerrimum</i>	9	9	ND	1
Dolichoderinae	Tapinoma	<i>Tapinoma erraticum</i>	8	8	ND	1
Dolichoderinae	Tapinoma	<i>Tapinoma simrothi</i>	9	9	ND	1
Dolichoderinae	Technomyrmex	<i>Technomyrmex albipes</i>	16	8	16M	3, 9, 24
Dolichoderinae	Technomyrmex	<i>Technomyrmex sp. 2</i>	28	14	20A + 8M	3
Dolichoderinae	Technomyrmex	<i>Technomyrmex sp. 1</i>	30	15	ND	13
Dolichoderinae	Technomyrmex	<i>Technomyrmex sp. 1</i>	28	14	ND	18
Dolichoderinae	Technomyrmex	<i>Technomyrmex sp. 2</i>	30	15	ND	18
Dolichoderinae	Technomyrmex	<i>Technomyrmex sp.</i>	30	15	ND	23
Formicinae	Acantholepis	<i>Acantholepis capensis</i>	18	9	18M	3
Formicinae	Acantholepis	<i>Acantholepis lunaris</i>	18	9	18M	3
Formicinae	Acantholepis	<i>Acantholepis sp. 1</i>	18	9	18M	3
Formicinae	Acantholepis	<i>Acantholepis sp. 2</i>	18	9	18M	3
Formicinae	Acropyga	<i>Acropyga sp.</i>	15	15	ND	23
Formicinae	Acropyga	<i>Acropyga sp.</i>	30	15	ND	17
Formicinae	Acropyga	<i>Acropyga sp.</i>	32	16	ND	18

Formicinae	Anoplolepis	<i>Anoplolepis longipes</i>	34	17	17	ND	17, 18, 3
Formicinae	Anoplolepis	<i>Anoplolepis</i> sp.	34		17	ND	23
Formicinae	Brachymyrmex	<i>Brachymyrmex</i> sp.	18		9	18M	24
Formicinae	Calomyrmex	<i>Calomyrmex</i> sp. 1	28		14	28A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus aethiops</i>	42		21	ND	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus atriceps</i>	40	20	20	4M + 36A	29
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus alii</i>	42		21	ND	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus balzani</i>	40	20	20	6M + 34A	29
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus bonariensis</i>	40		20	8M + 32A	20, 13
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus caryae</i> sp.	18		9	18M	27
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus cingulatus</i>	40		20	4M + 36A	29
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus compressus</i>	40		20	4M + 36A	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus consobrinus</i>	46		23	4M + 42A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus crassisquanus</i>	39, 40		20	Polimorfismo	3
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus crassus</i>	20	10	10	20M	29
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus cruentatus</i>	36		18	ND	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus dolendus</i>	20		10	20M	3
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus foreli</i>	34		17	ND	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus japonicus</i>		14	14	11M + 3A	14, 27, 10
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus kiusiuensis</i>	28		14	20M + 8A	14, 27
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus lateralis</i>	28		14	ND	14
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus ligniperda</i>	28		14	ND	14, 1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus mitis</i>	20		10	20M	3
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus mus</i>	26		13	16M + 10A	20, 18
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus obscuripes</i>	28		14	ND	27
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus paris</i>	40		20	6M + 34A	3
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus pilicornis</i>	50		25	ND	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus punctulatus</i>	40		20	4M + 36A	20, 13
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus rufipes</i>	40		20	4M + 36A	20, 13
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus rufipes</i>	39, 40	20	20	Polimorfismo	29
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus rufoglaucus</i>	36		18	ND	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus sericeiventris</i>	40	20	20	4M + 36A	29
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus sericeus</i>	44		22	ND	3

Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 1		19	19	ND	23
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 2	40		20	ND	23
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 3	38		19	ND	23
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 4	36		18	ND	23
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 5	40		20	ND	23
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 6	44		22	ND	23
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp.	18		9	18M	14
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 1	46		23	4M + 42A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 2		23	23	3M + 20A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 3	48		24	4M + 44A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 5	32		16	18M + 14A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 8	32		16	14M + 18A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 9	38		19	ND	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 10	46		23	ND	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 11	32		16	8M + 24A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 12	38		19	14M + 24A	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 13		10	10	20M	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 14	38		19	Polimorfismo	9
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp.	52		26	52A?	24
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 1	40		20	ND	17
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 2	20		10	ND	17
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus (Myrmamblys)</i> sp.	18		9	18M	18
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 1	38/39			Polimorfismo	18
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. 2	38		19	ND	18
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp.	20		10	ND	19
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp. <i>infuseus</i>	20		10	ND	3
Formicinae	Camponotus	<i>C. sp. 7 nr. variegatus</i>	32		16	ND	3
Formicinae	Camponotus	<i>C. sp. 9 nr. variegatus</i>	34		17	Polimorfismo	3
Formicinae	Camponotus	<i>C. sp. 9 nr. variegatus</i>	35			Polimorfismo	3
Formicinae	Camponotus	<i>C. sp. 12 nr. variegatus</i>	34		17	ND	3
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus</i> sp.	40-43		20	Crom. B	29
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus sylvaticus</i>	40		20	ND	1
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus tokioensis</i>	18		9	18M	18

Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus vagus</i>	28		14	ND	14
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus variegatus</i>	26		13	14M + 12A	3
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus taylori</i>	24		12	24A	3
Formicinae	Camponotus	<i>Camponotus thraso</i>	40		20	ND	3
Formicinae	Cataglyphis	<i>Cataglyphis actipes</i>	54		27	ND	3
Formicinae	Cataglyphis	<i>Cataglyphis albicans</i>	52		26	ND	1
Formicinae	Cataglyphis	<i>Cataglyphis bicolor</i>	52		26	ND	1
Formicinae	Formica	<i>Formica aquilonia</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica fusca fusca</i>	54		27	ND	27
Formicinae	Formica	<i>Formica gerardi</i>		27	27	ND	39
Formicinae	Formica	<i>Formica japonica</i>	54		27	ND	14, 27
Formicinae	Formica	<i>Formica lugubris</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica montana</i>	54	27	27	ND	25
Formicinae	Formica	<i>Formica "nylanderii"</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica obscuripes</i>	26		13	26M	25
Formicinae	Formica	<i>Formica picea</i>	52		26	ND	27
Formicinae	Formica	<i>Formica politctena</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica pratensis</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica pressilabris</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica rufibarbis</i>		27	27	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica sanguinea</i>	52		26	20M + 32A	14, 27
Formicinae	Formica	<i>Formica subintegra</i>		26	26	ND	25
Formicinae	Formica	<i>Formica transcaucasica</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica truncorum</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica truncorum</i>		28	28	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica t. truncorum</i>	52		26	ND	27
Formicinae	Formica	<i>Formica uljei</i>		26	26	ND	25
Formicinae	Formica	<i>Formica uralensis</i>		26	26	ND	26
Formicinae	Formica	<i>Formica yessensis</i>	52		26	ND	14, 27
Formicinae	Lasius	<i>Lasius alienus</i>	28		14	ND	14
Formicinae	Lasius	<i>Lasius alienus</i>	30		15	2M + 28A	1
Formicinae	Lasius	<i>Lasius brunneus</i>		15	15	1M + 14A	39
Formicinae	Lasius	<i>Lasius emarginatus</i>	30		15	ND	14

Formicinae	Lasius	<i>Lasius flavus</i>	30		15	2M + 28A	14, 23
Formicinae	Lasius	<i>Lasius fuliginosus</i>	28		14	2M + 26A	14, 1
Formicinae	Lasius	<i>Lasius nearticus</i>	30		15	2M + 28A	24
Formicinae	Lasius	<i>Lasius niger</i>	30		15	2M + 28A	14, 27, 10
Formicinae	Lasius	<i>Lasius pallitarsis</i>	28		14	ND	25
Formicinae	Lasius	<i>Lasius talpa</i>	30		15	ND	14, 27
Formicinae	Lasius	<i>Lasius sakagamii</i>		15	15	1M+14A	46
Formicinae	Lasius	<i>Lasius umbratus</i>	30		15	ND	14, 25
Formicinae	Notoncus	<i>Notoncus ectatomoides?</i>	44		22	44A	9
Formicinae	Oecophylla	<i>Oecophylla smaradigma</i>		8	8	8M	24, 3
Formicinae	Opisthopsis	<i>Opisthopsis rufithorax</i>	50		25	2M + 48A	9
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina indica</i>	30		15	ND	3
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina longicornis</i>		16	16	ND	18, 19, 3
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp. 1	16		8	ND	23
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp. 2	26		13	ND	23
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp. 3	28		14	ND	23
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp.4	16		8	ND	23
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp.5	28		14	ND	23
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp. 1	30		15	30A	9
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp 2	30		15	ND	18
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp. 3	30		15	ND	18
Formicinae	Paratrechina	<i>Paratrechina</i> sp. nr. <i>yeburyi</i>	30		15	ND	3
Formicinae	Plagiolepis	<i>Plagiolepis barbara</i>		9	9	8M + 1A	1
Formicinae	Plagiolepis	<i>Plagiolepis pygmaea</i>	18		9	16M + 2A	1
Formicinae	Plagiolepis	<i>Plagiolepis</i> sp.	18		9	ND	18
Formicinae	Polyergus	<i>Polyergus samurai</i>	54		27	ND	14, 27
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis ammon</i>	42		21	6M + 36A	9
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis dives</i>		21	21	6M + 15A	19
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis gribodoi</i>	48		24	ND	18
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis hippomanes</i>	40		20	22M + 18A	27
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis illaudata</i>	28		14	ND	18
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis lamellidens</i>	42		21	ND	27
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis rastellata</i>		21	21	4M + 17A	24

Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis simplex</i>	42		21	ND	3
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis</i> sp. 1		21	21	ND	23
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis</i> sp. 2		21	21	ND	23
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis</i> sp. 3	20		10	ND	23
Formicinae	Polyrhachis	<i>Polyrhachis</i> sp. 1	42		21	4M + 38A	9
Formicinae	Prenolepis	<i>Prenolepis imparis</i>	16		8	ND	14
Formicinae	Prenolepis	<i>Prenolepis</i> sp.	34		17	ND	23
Formicinae	Prenolepis	<i>Prenolepis</i> sp.	36		18	ND	23
Formicinae	Prolasius	<i>Prolasius</i> sp. 1	18		9	18M	9
Formicinae	Prolasius	<i>Prolasius</i> sp. 2	18		9	18M	9
Formicinae	Pseudolasius	<i>Pseudolasius</i> sp.	30		15	ND	17
Formicinae	Pseudolasius	<i>Pseudolasius</i> sp.	30		15	ND	18
Formicinae	Pseudolasius	<i>Pseudolasius</i> sp.		14	14	ND	19
Formicinae	Stigmacros	<i>Stigmacros</i> sp. 1	38		19	38A	9
Formicinae	Stigmacros	<i>Stigmacros</i> sp. 3	20		10	20M	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. banksi</i>	10		5	2A + 8M	35
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. brevinoda</i>	84		42	6M + 78A	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. cephalotes</i>	66		33	66A	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. croslandi</i>	2		1	2M	35
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. forficata</i>	50		25	42M + 8A	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. fulvipes</i>	60		30	60A	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. sp. cf. fulvipes</i>	12		6	12M	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. gulosa</i>	38		19	34M + 4A	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>Myrmecia haskinsorum</i>	12 a 24		Polimorfismo	10M + 2A	35
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>Myrmecia imaii</i>	8		4	8A	35
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>Myrmecia nigrocincta</i>	22		11	22M	9
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>Myrmecia pilosula</i>	21-30			Polimorfismo	35
Myrmeciinae	Myrmecia	<i>M. pyriformis</i>	81		40	ND	9
Myrmeciinae	Nothomyrmecia	<i>Nothomyrmecia macrops</i>	94		47	4M + 90A	36
Myrmicinae	Acanthomyrmex	<i>Acanthomyrmex</i> sp.	24		12	ND	17
Myrmicinae	Acromyrmex	<i>Acromyrmex ambiguus</i>	38		19	8M + 30A	13, 20
Myrmicinae	Acromyrmex	<i>Acromyrmex crassipinus</i>	38		19	8M + 30A	16
Myrmicinae	Acromyrmex	<i>Acromyrmex hispidus</i>	38		19	8M + 30A	13, 20

Myrmicinae	Acromyrmex	<i>Acromyrmex (Moellerius) heyeri</i>	38		19	8M + 30A	13
Myrmicinae	Acromyrmex	<i>Acromyrmex molestans</i>	38		19	8M + 30A	16
Myrmicinae	Acromyrmex	<i>Acromyrmex s. subterraneus</i>	38		19	8M + 30A	16
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster subterranea</i>		11	11	ND	1, 11
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster smythiesi</i>	34		17	18A+16M	3, 11
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster beccarii</i>		23	23	22A+1M	3, 11
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster gibbosa</i>		11	11	ND	1
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster gibbosa</i>		17	17	ND	4
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster iberica</i>		17	17	ND	4
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster longiceps</i>	46		23	ND	9
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster sardoa</i>		17	17	ND	1, 11
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster senilis</i>		16	16	ND	4, 11
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster sp.</i>		16	16	ND	14
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster testaceopilosa</i>		17	17	ND	1, 11
Myrmicinae	Aphaenogaster	<i>Aphaenogaster tipuna</i>	34		17	ND	19
Myrmicinae	Apterostigma	<i>Apterostigma mayri</i>	24		12	24M	15
Myrmicinae	Apterostigma	<i>Apterostigma sp</i>	24		12	24M	15
Myrmicinae	Apterostigma	<i>Apterostigma sp.</i>	20		10	18M + 2A	16
Myrmicinae	Atta	<i>Atta bisphaerica</i>	22		11	18M + 4A	16
Myrmicinae	Atta	<i>Atta colombica</i>	22		11	18M + 4A	15
Myrmicinae	Atta	<i>Atta laevigata</i>	22		11	18M + 4A	16
Myrmicinae	Atta	<i>Atta sexdens rubropilosa</i>	22		11	18M + 4A	16
Myrmicinae	Basiceros	<i>Basiceros convexipes</i>	20		10	20M	22
Myrmicinae	Cardiocondyla	<i>Cardiocondyla nuda</i>	28		14	16A + 12M	3
Myrmicinae	Cephalotes	<i>Cephalotes atratus</i>	22	11	11	22M	21
Myrmicinae	Cephalotes	<i>Cephalotes pusillus</i>	42		16		21
Myrmicinae	Colobostruma	<i>Colobostruma alinodis</i>	22		11	22M	12
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster biroi</i>	24		12	24M	3
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster brunnea</i>	36		18	4A + 32M	3
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster laboriosa</i>	26		13	ND	14
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster subnuda</i>	36		18	0-5A+31-36M	3
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster rothnegri</i>	50		25	46A + 4M	3
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster sp.</i>	26		13	ND	17

Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster</i> sp. 1	24		12	ND	18
Myrmicinae	Crematogaster	<i>Crematogaster</i> sp. 2	56/58		28	Crom. B	18
Myrmicinae	Cyphomyrmex	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	32		16	28M + 4A	15
Myrmicinae	Cyphomyrmex	<i>Cyphomyrmex costatus</i>	20		10	20M	15
Myrmicinae	Epimyрма	<i>Epimyрма bernardi</i>		10	10	ND	5
Myrmicinae	Epimyрма	<i>Epimyрма krausse</i>		10	10	ND	6
Myrmicinae	Epopostruma	<i>Epopostruma</i> sp.	20		10	ND	12
Myrmicinae	Epopostruma	<i>Epopostruma ravouxi</i>		10	10	ND	5
Myrmicinae	Eurhopalothrix	<i>Eurhopalothrix heliscata</i>	18		9	18M	45
Myrmicinae	Harpagoxenus	<i>Harpagoxenus sublaevis</i>		20	20	ND	1
Myrmicinae	Kydris	<i>Kydris mutica</i>	36		18	ND	18
Myrmicinae	Lophomyrmex	<i>Lophomyrmex bedoti</i>	38		19	28A + 10M	3
Myrmicinae	Lophomyrmex	<i>Lophomyrmex</i> sp.	38		19	ND	17
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax acervorum</i>		13	13	ND	1
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax corticalis</i>		9	9	ND	7
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax congruus</i>	18		9	18M	10
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax gredleri</i>		11	11	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax interruptus</i>		12	12	ND	1
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax muscorum</i> complex		17	17	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax muscorum</i> complex		18	18	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax muscorum</i> complex		19	19	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax muscorum</i> complex		20	20	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax muscorum</i> complex		21	21	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax muscorum</i> complex		22	22	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax muscorum</i> complex		23	23	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax nylander</i>		11	11	ND	1
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax spinosior</i>	24		12	ND	14
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax tuberum</i>		9	9	ND	1
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax tuberum-interruptus</i>		7	7	ND	8
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax unifasciatus</i>		9	9	ND	1
Myrmicinae	Leptothorax	<i>Leptothorax</i> sp.	34		17	ND	40
Myrmicinae	Manica	<i>Manica rubida</i>		22	22	ND	11
Myrmicinae	Meranoplus	<i>Meranoplus bicolor</i>	16		8	2A + 14M	3, 18

Myrmicinae	Messor	<i>Messor aciculatum</i>		22	22	ND	14
Myrmicinae	Messor	<i>Messor barbarus</i>		22	22	ND	11
Myrmicinae	Messor	<i>Messor</i> sp.	41		20?	34A + 7M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium dichroum</i>	16		8	16M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium pharaonis</i>		11	11	ND	11, 14
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium glabrum</i>	38		19	10A + 28M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium</i> sp. 1	22		11	22M	9
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium</i> sp. 2	42		21	ND	9
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium indicum</i>	22		11	Polimorfismo	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium latinode</i>	70		35	60A + 10M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium minimum</i>		11	11	ND	11
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium orientale</i>	20		10	20M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium rothsteini</i>	22		11	22M	9
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium scabriceps</i>	38		19	14A + 24M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium</i> sp. 5	34		17	14A + 20M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium</i> sp. 6	38		19	8A + 30M	3
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium</i> sp. 1	22		11	ND	18
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium</i> sp. 2	22		11	ND	18
Myrmicinae	Monomorium	<i>Monomorium subopacum</i>		17	17	ND	11
Myrmicinae	Mycocepurus	<i>Mycocepurus</i> sp.	8		4	8M	15
Myrmicinae	Myrmecina	<i>Myrmecina americana</i>		14	14	ND	11
Myrmicinae	Myrmecina	<i>Myrmecina graminicola</i>		14	14	ND	11
Myrmicinae	Myrmecina	<i>Myrmecina</i> sp. 1		33	33	ND	11
Myrmicinae	Myrmecina	<i>Myrmecina</i> sp. 2		34	34	ND	11
Myrmicinae	Myrmecina	<i>Myrmecina</i> sp. 1	66		33	ND	18
Myrmicinae	Myrmecina	<i>Myrmecina</i> sp. 2	68		34	ND	18
Myrmicinae	Myrmica	<i>Myrmica laevinodis</i>		24	24	ND	11
Myrmicinae	Myrmica	<i>Myrmica lobicornis</i>		24	24	ND	11
Myrmicinae	Myrmica	<i>Myrmica rubra</i>		23	23	ND	11
Myrmicinae	Myrmica	<i>Myrmica ruginodis</i>		24	24	ND	11
Myrmicinae	Myrmica	<i>Myrmica sabuleti</i>		23	23	ND	11
Myrmicinae	Myrmica	<i>Myrmica schenki</i>		23	23	ND	11
Myrmicinae	Myrmica	<i>Myrmica sulcinodis</i>		24	24	ND	11

Myrmicinae	Mycetarotes	<i>Mycetarotes carinatus</i>	14		7	14M	41
Myrmicinae	Mycetarotes	<i>Mycetarotes parallelus</i>	54		27	24M + 30A	41
Myrmicinae	Myrmicaria	<i>Myrmicaria brunnea</i>	44		22	20A + 24M	3
Myrmicinae	Myrmicaria	<i>Myrmicaria</i> sp.	44		22	ND	18
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex asinus</i>	44		22	36A + 8M	3
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex sauteris</i>		18	18	ND	19
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 2	44		22	18A + 26M	3
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 4		16	16	6A + 10M	3
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 6	38		19	34A + 4M	9
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 5	26		13	26M	3
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 1	36		18	ND	17
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 2	44		22	ND	17
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 1	34		17	Nd	18
Myrmicinae	Oligomyrmex	<i>Oligomyrmex</i> sp. 2	42		21	ND	18
Myrmicinae	Orectognathus	<i>Orectognathus clarki</i>	30		15	8M + 22A	12
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole capellinii</i>	20		10	ND	18
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole binhami</i>	20		10	ND	18
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole cornutula</i>	20		10	20M	20
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole desertorum</i>	20		10	ND	42
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole fallax</i>	20		10	20M	13, 20
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole fervida</i>		10	10	10M	14
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole hyatti</i>	20		10	ND	42
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole hortensis</i>	20		10	ND	18
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole indica</i>	20		10	20M – 1ht	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole latinoda</i>	42		21	22A + 20M	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole megacephala</i>		10	10	ND	11
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole mus</i>	12		6	12M	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole nitidula</i> (= <i>strobili</i>)	20		10	ND	13
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole nodus</i>	37		?	Polimorfismo	10
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole nodus</i>	38		19	Polimorfismo	10
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole nodus</i>	39		?	Polimorfismo	10
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole pallidula</i>		10	10	ND	11
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole plagiaria</i>	20		10	ND	18

Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole porcula</i>	20	10	ND	42
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole rotschana</i>	20	10	20M – 1ht	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole soritis</i>	18	9	ND	42
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 1	42	21	22A + 20M	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 3	20	10	20M – 1ht	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 4	20	10	20M – 1ht	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 5	30	15	12A + 18M	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 8	20	10	20M – 1ht	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 9	20	10	20M – 1ht	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 11	20	10	20M – 1ht	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 13	28	14	12A + 16M	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 14	18	9	18M	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 20	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 21	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 22	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 23	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 24	18	9	18M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 25	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 26	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 27	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 28	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 29	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 30	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 31	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 32	20	10	20M	9
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 1	20	10	ND	17
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 2	18	9	ND	17
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 3	18	9	ND	17
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 4	18	9	ND	17
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 5	18	9	ND	18
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 6	18	9	ND	18
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 7	18	9	ND	18
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole</i> sp. 8	32	16	ND	18

Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole spininodis</i>	20		10	20M	13, 20
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole strobili</i>	20		10	20M	20
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole tepicana</i>	18		9	ND	42
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole woodmasoni</i>	18		9	18M	3
Myrmicinae	Pheidole	<i>Pheidole subarmata</i>	20		10	ND	42
Myrmicinae	Pheidologeton	<i>Pheidologeton diversus</i>	42		21	30A + 12M	3
Myrmicinae	Pheidologeton	<i>Pheidologeton</i> sp.	42		21	ND	17
Myrmicinae	Podomyrma	<i>Podomyrma adelaidae</i>	49-51		25	Polimorfismo	9
Myrmicinae	Pogonomyrmex	<i>Pogonomyrmex huachucanus</i>	36		18	6M + 30A	43
Myrmicinae	Pogonomyrmex	<i>Pogonomyrmex imberbiculus</i>	60	30	30	12M + 48A	43
Myrmicinae	Pogonomyrmex	<i>Pogonomyrmex subnitidus</i>	32		16	16M + 16A	43
Myrmicinae	Pristomyrmex	<i>Pristomyrmex pungens</i>	24	12	12	24M	14, 44
Myrmicinae	Sericomyrmex	<i>Sericomyrmex amabilis</i>	50		25	50M	15
Myrmicinae	Pyramica	<i>Pyramica (Smithistruma)</i> sp.	38		19	ND	18
Myrmicinae	Stenamma	<i>Stenamma brevicorne</i>		4	4	ND	11
Myrmicinae	Stenamma	<i>Stenamma westwoodi</i>		20	20	ND	11
Myrmicinae	Strongylognathus	<i>Strongylognathus huberi</i>		14	14	ND	11
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys doriae</i>	22		11	ND	18
Myrmicinae	Strumigenys	<i>Strumigenys godeffroyi</i>	44		22	ND	18
Myrmicinae	Solenopsis	<i>Solenopsis geminata</i>	32		16	6A + 26M	3
Myrmicinae	Solenopsis	<i>Solenopsis saevissima</i>	32		16	ND	13, 20
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium adelphon</i>	22		11	ND	18
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium brevidentatum</i>	20		10	ND	18
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium caespitum</i>		14	14	ND	11
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium hispanicum</i>		14	14	ND	11
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium insolens</i>	22		11	ND	18
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium kheperra</i>	14		7	ND	18
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium pacificum</i>	22		11	ND	18
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium semilaeve</i>		14	14	ND	11
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium simillimum</i>	14		7	14M	3
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium smithi</i>	26		13	10A + 16M	3, 17, 18
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium</i> sp. 3	35			Polimorfismo	3
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium</i> sp. 3	36		18	Polimorfismo	3

Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium</i> sp. 2	20		10	ND	17
Myrmicinae	Tetramorium	<i>Tetramorium</i> sp. 3	24		12	ND	17
Myrmicinae	Trachymyrmex	<i>Trachymyrmex</i> sp. 1	12		6	12M	15
Myrmicinae	Trachymyrmex	<i>Trachymyrmex</i> sp. 2	18		9	18M	15
Myrmicinae	Triglyphothrix	<i>Triglyphothrix lanuginosa</i>	14		7	2A + 12M	3
Myrmicinae	Triglyphothrix	<i>Triglyphothrix walshi</i>	14		7	Translocação	3
Myrmicinae	Trigonogaster	<i>Trigonogaster</i> sp	24		12	6A + 18M	3
Myrmicinae	Vollenhovia	<i>Vollenhovia emeryi</i>		18	18	ND	14
Myrmicinae	Vollenhovia	<i>Vollenhovia</i> sp. 3	40		20	ND	9
Myrmicinae	Vollenhovia	<i>Vollenhovia</i> sp.	36		18	ND	18
Myrmicinae	Xyphomyrmex	<i>Xyphomyrmex</i> sp.	20		10	ND	19
Ponerinae	Amblyopone	<i>Amblyopone cf. fortis</i>	44		22	20A + 24M	9
Ponerinae	Amblyopone	<i>Amblyopone australis</i>	48		24	22A + 26M	9
Ponerinae	Amblyopone	<i>Amblyopone reclinata</i>	38		19	ND	38
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus madaraszi</i>	28		14	ND	3
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus yerburyi</i>	30		15	ND	3
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus graeffei</i>	30		15	ND	3
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus</i> sp. 4	30		15	ND	3
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus</i> sp. 5	34		17	ND	3
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus graeffei</i>	38		19	ND	18
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus modicus</i>	30		15	ND	18
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus</i> sp.1	24		12	ND	23
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus</i> sp. 2		19	19	ND	23
Ponerinae	Anochetus	<i>Anochetus</i> sp.	34	17	17	ND	17
Ponerinae	Centromyrmex	<i>Centromyrmex feae</i>	44		22	ND	3
Ponerinae	Cryptopone	<i>Cryptopone rotundiceps</i>	12		6	ND	9
Ponerinae	Cryptopone	<i>Cryptopone sauteri</i>	28		14	24A + 4M	27, 10
Ponerinae	Cryptopone	<i>Cryptopone testacea</i>	18	9	9	ND	17, 38
Ponerinae	Diacamma	<i>Diacamma ragans</i>		7	7	ND	3
Ponerinae	Diacamma	<i>Diacamma</i> sp. 2	30		15	ND	3
Ponerinae	Diacamma	<i>Diacamma</i> sp.	66		33	ND	18
Ponerinae	Diacamma	<i>Diacamma</i> sp.	36	18	18	ND	23
Ponerinae	Diacamma	<i>Diacamma</i> sp.	58		29	ND	17

Ponerinae	Diacamma	<i>Diacamma</i> sp. 1	44		22	ND	38
Ponerinae	Dinoponera	<i>Dinoponera lucida</i>	106		53	18M + 88A	32
Ponerinae	Discothyrea	<i>Discothyrea</i> sp.	30		15	ND	11
Ponerinae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys annulata</i>	68		34	3M + 31A	33
Ponerinae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	42		21	ND	23
Ponerinae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys</i> sp. 2	36		18	ND	23
Ponerinae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys menadensis</i>	42		21	ND	38
Ponerinae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys binghami</i>		22	22	ND	38
Ponerinae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys</i> sp. nv.	46		23	16M + 30A	33
Ponerinae	Gnamptogenys	<i>Gnamptogenys striatula</i>	34		17	12M + 5 A	33
Ponerinae	Ectatomma	<i>Ectatomma brunneum</i>	44		22	11M+11A	33
Ponerinae	Ectatomma	<i>Ectatomma permagnum</i>					33
Ponerinae	Ectatomma	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	36		18	15M+3A	33
Ponerinae	Heteroponera	<i>Heteroponera dollo</i>	24	12	12	22M + 2A	33
Ponerinae	Heteroponera	<i>Heteroponera relictata</i>	22		11	2A + 20M	9
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera</i> sp. 1	38		19	ND	9
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera</i> sp. 2	38		19	ND	9
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera pruinosa</i>	24	12	12	ND	18, 38
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera confinis</i>	38		19	ND	18
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera</i> sp.	38		19	ND	23
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera</i> sp. 2	38		19	ND	38
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera</i> sp3	36		18	ND	38
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera</i> sp.1	12	6	6	12M	40
Ponerinae	Hypoponera	<i>Hypoponera</i> sp. 2	38		19	6M + 32A	40
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys diminuta</i>	32		16	ND	18
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys iridescens</i>	46		23	ND	18, 38
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys kraepelini</i>	26		13	ND	18
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys myops</i>	48		24	ND	17, 18, 38
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys peuqueti</i>	54		27	ND	18
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys hystericata</i>	26		13	ND	3
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys</i> sp. 5	30		15	ND	3
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys diminuta</i>	38		19	ND	3, 38
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys ocellifera</i>	46		23	ND	3

Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys minchini</i>	52		26	ND	3
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys</i> sp. 1	38		19	ND	23
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys</i> sp. 2	48		24	ND	23
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys</i> sp.	54		27	ND	17
Ponerinae	Leptogenys	<i>Leptogenys borneensis</i>	46		23	ND	38
Ponerinae	Mystrium	<i>Mistryum camillae</i>	32		16	ND	17
Ponerinae	Proceratium	<i>Proceratium</i> sp.	48		24	ND	17
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus</i> sp. 1	44		22	ND	9
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus latidens</i>	32		16	ND	18
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus simillimus</i>	44	22	22	ND	17, 18, 38
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus</i> sp. 1	44	22	22	ND	23
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus</i> sp. 2	30 + 1B		15	Polimorfismo	23
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus</i> sp. 3	44	22	22	ND	23
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus rixosus</i>	30	15	15	ND	38
Ponerinae	Odontomachus	<i>Odontomachus latidens</i>		15	15	ND	38
	Odontomachus	<i>Odontomachus</i> sp.	44		22	44A	40
Ponerinae	Odontoponera	<i>Odontoponera transversa</i>	46		23	ND	3
Ponerinae	Odontoponera	<i>Odontoponera transversa</i>	42		21	ND	18
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla apicalis</i> (Ilhéus)	36	18	18	28M + 8A	31
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla apicalis</i> (Barrolândia)	40		20	30M + 10A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla apicalis</i> (Uruçuca)	68		34	48M + 20A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla carinulata</i>	24		12	4M + 22A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla constricta</i>	30	15	15	30A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla crassinoda</i>	62		31	ND	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla crenata</i>	26		13	2M + 24A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla goeldii</i>	24		12	24A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla harpax</i>	96		48	ND	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla inversa</i>	30	15	15	20M + 10A	30
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla marginata</i>	46		23	28M + 18A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla mesonotalis</i>	26	13	13	26A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla obscuricornis</i> (Ilhéus)	42	21	21	30M + 10A	31
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla obscuricornis</i> (Viçosa)	58-60		30	12M + 46-48A	31
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla obscuricornis</i> (Ilhéus)	62		31	14M + 48A	31

Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla obscuricornis</i> (Rio Claro)	64		32	12M + 52A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla striata</i>				ND	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla subversa</i> (Ilhéus)	26		13	6M + 20A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla subversa</i> (Una)	28		14	22M + 6A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla unidentata</i>	12		6	12M	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla venusta</i>	48		24	26M + 22A	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> gp. <i>venusta</i>	54		27	ND	34
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla villosa</i>	34	17	17	12M + 22A	30
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Bothroponera</i>) sp.2	60		30	36M + 24A	9
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Brachyponera</i>) <i>lutea</i>	16		8	8M + 8A	9
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Brachyponera</i>) <i>luteipes</i>	22		11	20M + 2A	3, 27
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Brachyponera</i>) <i>sinensis</i>	22		11	20M + 2A	10
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Bothroponera</i>) <i>rubiginosus</i>	76		38	18M + 58A	3
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Mesoponera</i>) sp. 1	28		14	ND	23
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Mesoponera</i>) sp. 2	22		11	ND	23
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Mesoponera</i>) sp. 3	36		18	ND	23
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Brachyponera</i>) sp.	22		11	ND	23
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla rubra</i>	20	10	10	ND	17, 18
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla astuta</i>	18		9	ND	18
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla astuta</i>	22		11	ND	18
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> sp. nr. <i>obscurans</i>	44		22	ND	18
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> sp.	22+B	11 + 1B	11	ND	23
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> sp. nr. A of Brown	36	18	18	ND	38
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla leeuwenhoekii</i>	16	8	8	ND	38
Ponerinae	Pachycondyla	<i>P. rubra</i>	38		19	ND	38
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla tridentata</i>	28		14	ND	38
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Bothroponera</i>) sp. 1	48		24	48A	3
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Bothroponera</i>) <i>rufipes</i>	48		24	20M + 28A	3
Ponerinae	Pachycondyla	<i>Pachycondyla</i> (<i>Bothroponera</i>) sp. 2	52		26	14M + 38A	3
Ponerinae	Platythyrea	<i>Platythyrea quadridenta</i>	18	9	9	ND	38
Ponerinae	Platythyrea	<i>Platythyrea tricuspidata</i>	94		47	ND	38
Ponerinae	Ponera	<i>Ponera</i> sp.		6	6	5M + 1A	27
Ponerinae	Ponera	<i>Ponera scabra</i>	7	4	4	Polimorfismo	10

Ponerinae	Ponera	<i>Ponera</i> sp.	12		6	ND	18
Ponerinae	Ponera	<i>Ponera japonica</i>	12		6	ND	38
Ponerinae	Ponera	<i>Ponera pensylvanica</i>		6	6	ND	1
Ponerinae	Prionopelta	<i>Prionopelta cf. antillana</i>	34		17		40
Ponerinae	Probolomyrmex	<i>Probolomyrmex</i> sp.	28		14	ND	12
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera aciculata</i>	52		26	ND	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera chalybaea</i>	42		21	ND	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera impressa</i>	42		21	ND	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera metallica</i>	22		11	12M + 10A	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera metallica</i>	24		12	16M + 8A	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera metallica</i>	36		18	6M + 30A	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera metallica</i>	42		21	ND	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera metallica</i>	46		23	4M + 42A	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera purpurea</i>	38		19	ND	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera maniae</i>	44-48			Polimorfismo	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera mayri</i>	50		25	ND	9
Ponerinae	Rhytidoponera	<i>Rhytidoponera victoriae</i>	42		21	ND	9
Ponerinae	Typhlomyrmex	<i>Typhlomyrmex rogenhofferi</i> (Ilhéus)	38	19	19	6M + 32A	40
Ponerinae	Typhlomyrmex	<i>Typhlomyrmex rogenhofferi</i> (Belém-PA)	34	17	17	2M + 32A	40
Ponerinae	Typhlomyrmex	<i>Typhlomyrmex rogenhofferi</i> (G. Francesa)	36		18	2M + 34A	40
Ponerinae	Typhlomyrmex	<i>Typhlomyrmex</i> sp. nv.	20	10	10	12M + 8A	40
Pseudomyrmecinae	Tetraponera	<i>Tetraponera</i> sp.	44		22	ND	1
Pseudomyrmecinae	Tetraponera	<i>Tetraponera</i> sp. 2	42		21	ND	2

Referências bibliográficas

- 1 - Hauschteck-Jungen & Jungen, 1983
- 2 - Imai, 1971
- 3 - Imai et al., 1984a (Índia)
- 4 - Palomeque et al., 1993
- 5 - Douwes et al., 1988
- 6 - Buschinger, 1986
- 7 - Crozier, 1975
- 8 - Loïselle et al., 1990
- 9 - Imai et al., 1977
- 10 - Imai & Kubota, 1972
- 11 - Lorite et al., 2000
- 12 - Crozier, 1968
- 13 - Goñi et al., 1983
- 14 - Imai, 1966
- 15 - Murakami et al., 1998
- 16 - Fadini & Pompolo, 1996
- 17 - Tjan et al., 1986
- 18 - Imai et al., 1984b
- 19 - Hung et al., 1972
- 20 - Goñi et al., 1981b (Ref. geral)
- 21 - Sposito et al., 2003
- 22 - Mariano em prep. Basiceros
- 23 - Goñi et al., 1981a (Ref. Geral)
- 24 - Crozier, 1970a
- 25 - Hung, 1969
- 26 - Rosengren et al., 1980
- 27 - Imai, 1969
- 28 - Lorite et al., 1998a
- 29 - Mariano et al., 2001
- 30 - Mariano et al., 1999
- 31 - Mariano et al., 2001
- 32 - Mariano et al., subm.

- 33 - Borges et al., 2003
- 34 - Mariano et al., em prep.b
- 35 - Imai et al., 1994
- 36 - Imai et al., 1990
- 37 - Mariano et al., aceito (NE)
- 38 - Imai et al., 1983
- 39 - Lorite et al., 1998b
- 40 - Mariano, comunicação pessoal
- 41 - Fadini et al., 1996
- 42 - Taber & Cokendopher, 1988
- 43 - Taber et al., 1988
- 44 - Itow et al., 1984
- 45 - Wilson & Brown, 1984

O Cariótipo da Formiga Neotropical *Cylindromyrmex brasiliensis* Emery (Formicidae: Cerapachyinae).

Mariano¹, C. S. F.; Delabie², J. H. C. & Pompolo³, S. G.

¹Universidade Federal de Viçosa, Pós-Graduação em Entomologia, DBA, 36570-000 Viçosa – MG, Brasil, cmariano@alunos.ufv.br

²UPA Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC-CEPEC, C.P. 7, 45600-000 Itabuna – BA, Brasil, delabie@nuxnet.com.br

³Universidade Federal de Viçosa, DBG, 36570-000, Viçosa – MG, Brasil, spompolo@mail.ufv.br

ABSTRACT: The Karyotype of the Neotropical Ant *Cylindromyrmex brasiliensis* Emery (Formicidae: Cerapachyinae). Little is known about the biology of the ants of the tribe Cerapachyinae in general, and still less on the species of the Neotropical genus *Cylindromyrmex*, from which collects of complete colonies, and even isolated individuals, are very scarcely reported. Using a nest found in a forest area at Viçosa, Minas Gerais State, Brazil, slide cytogenetic preparations were made to determine the number and morphology of the chromosomes of this species. The diploid karyotype is $2n=34$. Nevertheless, none comparison with other karyotype was feasible due to this one to be the first cytogenetical information available for this genus, and because the other four species of Cerapachyinae for which it exists some information about their chromosome numbers and karyotype belong all to the *Cerapachys* genus, being Asiatic or Australian.

Key-words: Cytogenetic, Formicidae, Cerapachyinae, *Cylindromyrmex*.

RESUMO:

Pouco se conhece sobre a biologia das formigas da sub-família Cerapachyinae em geral, e ainda menos sobre as espécies do gênero Neotropical *Cylindromyrmex*, cuja coleta de colônias inteiras, e mesmo de indivíduos isolados, é muito raramente documentada. De um ninho coletado numa área de reserva de floresta em Viçosa, Estado de Minas Gerais, foram feitas preparações citogenéticas com o objetivo de determinar o número e a morfologia dos cromossomos desta espécie. O cariótipo diplóide é $2n=34$. No entanto, nenhuma comparação com outros cariótipos foi possível em virtude deste ser o primeiro registro citogenético para esse gênero e porque as quatro outras espécies de Cerapachyinae para as quais existe alguma informação a respeito do número de cromossomos ou do cariótipo, são todas do gênero *Cerapachys*, sendo asiáticas ou australianas.

Palavras-chave: Citogenética, Formicidae, Cerapachyinae, *Cylindromyrmex*.

A subfamília Cerapachyinae compreende três tribos: Cerapachyini (3 gêneros), Acanthosticini (1 gênero) e Cylindromyrmecini (1 gênero) (De Andrade, 1998). Caracterizada por Wheeler (1950) como pertencendo a um grupo pequeno, com cerca de 100 espécies (De Andrade, 1998), essas formigas são sempre consideradas raras e esporádicas, formando pequenas colônias. As espécies não apresentam estruturas bizarras e não têm importância econômica, daí os poucos trabalhos realizados com formigas dessa subfamília. Além disso, os hábitos nômades e crípticos das Cerapachyinae dificultam as coletas.

As formigas do gênero *Cylindromyrmex* (10 espécies atuais e três fósseis, segundo De Andrade, 1998, 2000) são Neotropicais, nidificam em cavidades na madeira podre, sob a casca, e em galerias de cupins, sendo conhecidos predadores deste grupo. *Cylindromyrmex brasiliensis* Emery é uma das espécies do gênero com maior distribuição geográfica, sendo presente no Brasil, Paraguai e Colômbia (De Andrade, 1998; Fernández, 1997). No Brasil, esta espécie foi coletada nos Estados de Pernambuco, Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul (De Andrade, 1998, 2001).

Quase nada se conhece sobre a biologia deste gênero, e entre os poucos estudos feitos, destacam-se revisões taxonômicas (De Andrade, 1998, 2000), estudos ecológicos (Delabie & Reis, 2000), morfológicos (Gobin *et al.*, 2001), e observações comportamentais (Overal & Bandeira, 1985), além de um estudo das larvas do gênero, feito por Wheeler (1950).

Estudos citogenéticos já foram feitos em cerca de 500 espécies de formigas, sendo que, em apenas quatro espécies de Cerapachyinae, o número de cromossomos foi definido. Dessas, todas pertencem ao gênero *Cerapachys* (Imai *et al.*, 1977, 1984; Tjan *et al.*, 1985; Goñi *et al.*, 1981).

A coleta recente de uma colônia de *C. brasiliensis* possibilitou a observação da estrutura do ninho e a preparação de material para estudo citogenético. Esta colônia foi encontrada no município de Viçosa, MG, Brasil, na Mata Córrego do Paraíso (20°45'S 45°52'W), área de reserva natural da Universidade Federal de Viçosa. A colônia de *C. brasiliensis* nidificava num tronco de madeira podre, com galerias e túneis escavados na madeira. Esse foi o primeiro registro dessa espécie para o Estado de Minas Gerais, e ao contrário do que foi relatado em outros estudos (Overal & Bandeira, 1985; De Andrade,

1998; Gobin *et al.*, 2001), essa colônia não era inquilina de térmitas. Além dessa espécie, também foram encontradas colônias de *Heteroponera dollo* e *Gnamptogenys* sp (Ponerinae) na mesma estrutura de madeira. A população era de 94 operárias, e a prole, com 50 pupas e grande número de larvas. Não foi encontrada a rainha. Observações feitas mostraram que várias fêmeas eram um pouco maiores, apresentando uma possível fisiogastria, o que está de acordo com Brown (1975), segundo o qual *Cylindromyrmex* possui num mesmo ninho operárias monomórficas, mas com tamanhos variados. Exemplares de *C. brasiliensis* e das demais espécies encontradas encontram-se depositados na coleção do Laboratório de Mirmecologia do CEPEC-CEPLAC, em Ilhéus, Bahia.

As preparações citogenéticas foram feitas de acordo com a técnica descrita por Imai *et al.* (1988). Para dissociação, foram utilizados gânglios cerebrais de indivíduos na fase de pupa de olho branco, uma vez que as larvas coletadas eram muito jovens. Foram analisadas 10 lâminas preparadas a partir de fêmeas. Os cromossomos foram classificados em dois grupos, segundo a terminologia de Imai (1991): A (acrocêntricos) e M (metacêntricos).

O número diplóide de cromossomos é de $2n=34$ (Fig. 1), composto por nove pares do tipo M e oito pares do tipo A (Fig. 2).

Na subfamília Cerapachyinae cinco espécies tiveram seus cariótipos estudados, todas asiáticas ou australianas, com cariótipos diplóides de $2n=28$ em *Cerapachys biroi* [oito pares M, seis pares A] (Imai *et al.*, 1984), *C. brevis*: $2n=46$ [quatro pares M, 20 pares A] (Imai *et al.*, 1977), *Cerapachys* spp.: duas espécies com $2n=50$ [estrutura não estudada em detalhes] (Tjan *et al.*, 1985; Goñi *et al.*, 1981) e *Sphinctomyrmex steinheili* com número de cromossomos que varia de $2n+45, 46$ (Imai *et al.*, 1977). Em formigas, a variação cariotípica é alta, e comparações entre cariótipos só é possível com uma certa segurança entre espécies do mesmo gênero, enquanto é somente eventual entre gêneros próximos. Das informações da subfamília Cerapachyinae, apenas duas das espécies têm os cariótipos publicados, e como são de outro gênero que o estudado presentemente, isso não permite fazer comparações entre esses cariótipos.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos aos autores. À Ivan Cardoso do Nascimento pela identificação do material, e ao Sr. Manoel pelo auxílio nas coletas.

Referências Bibliográficas

- Brown Jr., W.L. 1975.** Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyini, *Cylindromyrmecini*, Acanthosticini, and Aenictogitini. Search Agriculture. 5: 116p.
- De Andrade, M.L. 1998.** Fossil and extant species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Revue Suisse de Zoologie 105 (3): 581-664.
- De Andrade, M.L. 2000.** A remarkable Dominican amber species of *Cylindromyrmex* with Brazilian affinities and additions to the generic revision. Beitr. Ent. 50: 51-63.
- Delabie, J.H.C. & Y.T. Reis, 2000.** Sympatry and mating flight synchrony of three species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) in southern Bahia, Brazil, and the importance of Malaise trap for rare ants inventory. Rev. Bras. Ent. 44 (3/4): 109-110.
- Fernández, C.F. & S.F. Escobar 1997.** Primer registro de *Cylindromyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) para Colombia. Caldasia (19) 1-2: 347.
- Gobin, B., O Rüppel, A. Hartmann, H. Jungnickel, D.E. Morgan & J. Billen. 2001.** A new type of exocrine gland and this function in mass recruitment in the ant *Cylindromyrmex whympersi* (Formicidae, Cerapachyinae). Naturwissenschaften 88: 395-399.
- Goñi, B., H.T. Imai, M. Kubota, M. Kondo, H. Yong & Y.P.Tho. 1981.** Chromosome observations on tropical ants in western Malaysia and Singapore.. Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn., 32: 71-73.
- Imai, H.T. 1991.** Mutability of constitutive heterochromatin (C-bands) during eukaryotic evolution and their cytological meaning. Jpn. J. Genet. 66: 635-661.
- Imai, H.T., R.H. Crozier & R.W. Taylor. 1977.** Karyotype evolution in Australian ants. Chrom., 59: 341-393.

- Imai, H.T., C. Baroni-Urbani, M. Kubota, G.P. Sharma, M.N. Narasimhanna, B.C. Das, A.K. Sharma, A. Sharma, G.B. Deodikar, V.G. Vaidya & M.R. Rajasekarasetty. 1984.** Karyological Survey of Indian ants. *Jpn. J. Genet.*, 59: 1-32.
- Imai, H.T.; R.W Taylor, M.W.J. Crosland & R.H. Crozier. 1988.** Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Jpn. J. Genet.* 63: 159-185.
- Overal, W.L. & A.G.Bandeira. 1985.** Nota sobre hábitos de *Cylindromyrmex striatus* Mayr, 1870, na Amazônia (Formicidae, Ponerinae). *Revta. Bras. Ent.* 29 (3/4) : 521-522.
- Tjan, K.N. H.T.Imai, M.Kubota, W.L.Brown Jr, Gotwald Jr, H Yong. & C. Leh. 1985.** Chromosome observations of Sarawak ants. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 36: 57.
- Wheeler, G. C. 1950.** Ant larvae of the subfamily Cerapachyinae. *Psyche.* 57: 102-113.

Legendas das figuras:

Figura 1a): Metáfase de célula cerebral de *Cylindromyrmex brasiliensis*; $2n=34$

Figura 1b): Cariótipo diplóide de *Cylindromyrmex brasiliensis*.

Barra = $5\mu\text{m}$