



**SOLICITAÇÃO DE AUTORIZAÇÃO PARA PESQUISA EM UNIDADES DE
CONSERVAÇÃO DO ESTADO DO PARANÁ**

PROJETO:

Sistemática e Biologia de Formigas (Hymenoptera, Formicidae)

Responsável Técnico: Prof. Dr. Rodrigo dos Santos Machado Feitosa

Departamento de Zoologia

Universidade Federal do Paraná

Caixa Postal 19020

CEP 81531-990

Curitiba - PR

Título do projeto: Sistemática e Biologia de Formigas (Hymenoptera, Formicidae)

I. Autor:

Prof. Dr. Rodrigo dos Santos Machado Feitosa

II. Resumo:

Todas as formigas pertencem a uma única família de insetos, Formicidae (Hymenoptera). São organismos conspícuos e de grande importância ecológica na maior parte dos ecossistemas terrestres, ocorrendo em todos os continentes do globo, com exceção da Antártida, e alcançando níveis elevados de abundância e diversidade local e regional. Formicidae soma 16 subfamílias atuais e quatro extintas, englobando aproximadamente 14.500 espécies descritas em cerca de 350 gêneros vivos até o ano de 2024. Contudo, sua riqueza, história natural e as relações filogenéticas entre as principais linhagens ainda são fonte de discussão e incerteza na literatura. Sabe-se que a riqueza de espécies descrita para as formigas atualmente é amplamente subestimada e que a maior parte do contingente de espécies a serem descritas está nas florestas da região Neotropical, com destaque para os biomas brasileiros.

Estudos recentes envolvendo diferentes técnicas de análise têm lançado bases importantes para o reconhecimento e delimitação de boa parte dos táxons da família e representam o primeiro passo na tentativa de se compreender as relações filogenéticas de Formicidae. No entanto, limitações metodológicas como a dificuldade no processamento de amostras em um grupo tão abundante em qualquer ecossistema e a falta de especialistas para a identificação e reconhecimento de grupos de interesse científico prioritário contribuem para a manutenção de uma série de incertezas com relação à real diversidade, biologia e relações filogenéticas do grupo. Ainda, as filogenias postuladas para as linhagens presentes em distintas regiões biogeográficas revelam um interessante cenário biogeográfico a ser investigado.

Ainda mais incipiente é o conhecimento acerca da biologia da maior parte das formigas do mundo. As formigas são organismos eussociais, o que representa um nível de estrutura colonial avançado no qual convivem indivíduos adultos, pertencentes a duas ou mais gerações, capazes de contribuir com as tarefas necessárias à manutenção das colônias, que apresentam cuidado cooperativo à prole e que pertencem a castas reprodutivas e não reprodutivas. Esse modelo de organização social não só permitiu que as formigas se tornassem os insetos mais

abundantes do planeta, como favoreceu o surgimento de uma série de síndromes comportamentais e estratégias de reprodução, nidificação e obtenção de alimento ainda pouco compreendidas, em especial no que tange os grupos neotropicais.

Neste contexto, o presente projeto pretende contribuir para o aumento do conhecimento taxonômico e filogenético em Formicidae e investigar os processos evolutivos envolvidos na diversificação e distribuição atual das formigas, em especial os grupos neotropicais. Para tal, serão utilizadas diferentes abordagens empregando ferramentas que permitam integrar informações taxonômicas e filogenéticas para o entendimento da evolução de síndromes comportamentais e padrões ecológicos presentes em formigas neotropicais.

III. Objetivos:

Objetivo geral: O objetivo principal deste projeto é estabelecer e consolidar um grupo de pesquisa em sistemática e biologia de formigas na Universidade Federal do Paraná, contribuindo para a necessária formação de recursos humanos em sistemática mirmeicológica e para o aumento do conhecimento acerca da taxonomia, filogenia, história natural, biogeografia e padrões ecológicos de formigas neotropicais.

Objetivos específicos:

- Conduzir inventários da fauna de formigas em diferentes localidades utilizando como critério de seleção das áreas as lacunas de coleta para formigas em Unidades de Conservação no Estado do Paraná;
- Testar e comparar diferentes técnicas de coleta e suas contribuições relativas e eficácia para a captura de diferentes grupos de formigas;
- Ampliar, organizar e digitalizar a coleção de formigas do acervo da UFPR através de campanhas de coleta e do recebimento de doações;
- Revisar taxonomicamente grupos selecionados de formigas neotropicais com base no grau de defasagem em seu conhecimento taxonômico e no acúmulo de táxons não descritos, revisando e solucionando questões nomenclaturais, oferecendo chaves de identificação para as espécies e descrevendo os novos táxons reconhecidos;

- Mapear e ilustrar a ocorrência dos grupos de formigas estudados;
- Produzir um banco de imagens das espécies de formigas, começando pelas espécies encontradas no Paraná e posteriormente no Brasil e região Neotropical;
- Sumarizar os dados acerca da biologia das espécies através da soma das informações obtidas durante a elaboração do projeto;
- Conduzir experimentos em campo e laboratório para estudar diferentes aspectos das estratégias reprodutivas, de nidificação e de obtenção de alimento em diferentes grupos de formigas;
- Produzir um catálogo atualizado para as espécies de formiga do estado do Paraná e posteriormente do Brasil;
- Conduzir estudos filogenéticos para diferentes grupos, empregando dados morfológicos e moleculares em análises cladísticas;
- Criar, pela primeira vez na região Neotropical, um banco de réplicas (tecido) para análises com dados moleculares para os diferentes grupos de formigas;
- Explorar os conjuntos de dados com diferentes abordagens metodológicas para inferências sobre os eventos responsáveis pela diversificação das formigas neotropicais;
- Compreender a contribuição relativa das fontes de dados reunidas, através de análises combinadas com diferentes conjuntos de informação;
- Compreender os padrões atuais de distribuição das formigas através de análises biogeográficas.

IV. Justificativas

O conhecimento sobre as formigas neotropicais é marcadamente superficial em comparação às demais regiões biogeográficas. É esperado, em um trabalho mais completo, que seja encontrado um número relativamente alto de táxons ainda não

descritos. A obtenção de material junto a diversas instituições, somada aos exemplares provenientes de campanhas de coleta conduzidas durante o projeto resultará no aumento do nível de detalhamento dos dados sobre a diversidade, biologia e distribuição geográfica das espécies de formigas da região Neotropical, em especial do Paraná e do Brasil.

Os estudos filogenéticos envolvendo formigas, ainda incipientes no Brasil, poderão contribuir para o esclarecimento da irradiação das formigas no planeta, demonstrando, por exemplo, o quão filogeneticamente próxima a fauna neotropical está daquela encontrada em outras regiões biogeográficas, ou se houve uma única, ou várias irradiações de espécies deste grupo no continente.

Uma das justificativas mais importantes para a elaboração deste trabalho é a formação de recursos humanos em taxonomia e sistemática de Formicidae no Brasil. As formigas são consideradas os animais dominantes na maioria dos ecossistemas terrestres, desempenhando um papel ecológico fundamental. Em termos quantitativos, nenhum outro grupo animal superou estes parâmetros (Wilson & Hölldobler, 2005). É necessário, portanto, a formação de um quadro maior de pesquisadores para que se possa aumentar o conhecimento acerca do grupo, diminuindo a dependência de instituições ou pesquisadores estrangeiros para a elaboração de projetos de pesquisa que dependam direta ou indiretamente de uma taxonomia confiável para as formigas que ocorrem no Brasil (Brandão *et al.*, 2006).

V. Material e métodos:

Obtenção dos espécimes

Para atender aos objetivos principais do presente projeto, serão feitas coletas sistematizadas de formigas em Unidades de Conservação do Estado do Paraná, de maneira abranger uma grande diversidade de fisionomias, com ênfase na Floresta Estadual do Passa Dois, Parque Estadual da Cabeça do Cachorro, Parque Estadual da Graciosa, Parque Estadual da Baitaca, Parque Estadual da Ilha do Mel – Estação Ecológica Ilha do Mel, Parque Estadual das Lauráceas, Parque Estadual de Amaporã, Parque Estadual de Ibicatu, Parque Estadual de São Camilo, Parque Estadual de Vila Velha, Parque Estadual do Cerrado, Parque Estadual do Guartelá, Parque Estadual do Penhasco Verde, Parque Estadual do Pico Marumbi (Mananciais da Serra), Parque Estadual do Vale do Codó, Parque Estadual Mata dos Godoy, Parque Estadual Rio Guarani e Parque Estadual Vila Rica do Espírito Santo. As coletas serão feitas com armadilhas de queda do tipo pitfall e extratores de serapilheira do tipo Winkler. As

formigas coletadas serão processadas e depositadas na coleção entomológica “Pe. Jesus Santiago Moure” (DZUP), do Departamento de Zoologia, da Universidade Federal do Paraná.

As coletas serão realizadas sempre no período mais propício à atividade de formigas nas áreas selecionadas, o que equivale dizer que serão os meses com temperaturas médias mais altas em regiões mais frias e os meses com temperaturas mais amenas nas localidades do noroeste do estado.

Terminologia para estudos taxonômicos

Para a morfologia externa e esculpturação superficial do tegumento serão empregadas as terminologias propostas por Bolton (1994, 2000) e Harris (1979), respectivamente. As descrições de morfologia de pelos seguirão o trabalho de Wilson (1955). Os termos para as estruturas que compõem o aparelho de ferrão seguirão Kugler (1978).

Os caracteres de maior importância na separação das espécies serão analisados com base na bibliografia específica relacionada ao grupo de formigas em questão.

Espécies novas serão descritas e todas as espécies conhecidas do grupo serão redescritas. As descrições serão realizadas, sempre que possível, com base em um número maior de espécimes do que nas descrições originais, incorporando também caracteres nunca mencionados para as espécies conhecidas, ilustrados sempre que possível por imagens de alta resolução.

Serão também descritos os machos e as rainhas das espécies conhecidas e novas, quando disponíveis, uma vez que exemplares de várias castas não conhecidas para formigas acumularam-se nos acervos mirmecológicos nos últimos anos.

Medidas para estudos comparativos

Serão tomadas as medidas tradicionalmente empregadas em revisões taxonômicas mirmecológicas, assim como aquelas que expressem proporções possíveis de serem utilizadas na distinção das espécies e na definição de estados de caracteres, sempre apresentadas em milímetros. Os valores dos índices morfométricos adotados serão apresentados na forma de proporções.

As medidas serão tomadas com o auxílio de um retículo micrométrico fixado a uma lente ocular, acoplada a um estereomicroscópio binocular, sob aumento padronizado.

Ilustrações

Serão elaboradas pranchas de imagens digitais em alta resolução para as espécies. Esta técnica permite que detalhes não visíveis em desenhos esquemáticos e micrografias (como coloração, por exemplo) sejam fielmente representados. Exemplos bem sucedidos da aplicação desta técnica podem ser observados em Fisher (2002) e Longino (2005).

Mapas de Distribuição

As coordenadas geográficas das localidades em que foram coletadas espécies de formigas serão obtidas a partir de informações contidas em rótulos de exemplares e consultas a programas de georreferenciamento na internet. Em seguida, serão elaborados mapas indicando a distribuição geográfica para todas as espécies reconhecidas.

Análise cladística para dados de morfologia

As hipóteses centrais a serem testadas serão sempre a monofilia dos grupos escolhidos, assim como a relação de parentesco entre os membros que o compõem. O levantamento dos caracteres será feito com base nos representantes das espécies descritas e das eventuais espécies novas. Os caracteres considerados referem-se tanto aos da morfologia externa do adulto, já citados na literatura, quanto àqueles eventualmente levantados ao longo do trabalho.

Os caracteres multi-estado serão ordenados de acordo com a similaridade, sempre que a série de transformações for evidente. Esse método de ordenação é considerado apropriado uma vez que similaridade é a base de qualquer inferência sobre homologia (Wilkinson, 1992). Os caracteres para os quais não for possível definir uma sequência serão considerados como não-aditivos.

A polarização dos caracteres será feita com base no método do grupo-externo (Nixon & Carpenter, 1993), porém inserindo-se a raiz entre o grupo interno e os grupos externos. Os caracteres e seus respectivos estados serão inseridos em uma matriz de dados e analisados no aplicativo TNT (Goloboff *et al.*, 2003). A escolha deste aplicativo justifica-se por sua eficiência e rapidez na análise dos dados em comparação a outros programas.

A parcimônia será utilizada como método para encontrar a(s) hipótese(s) mais consistente(s) com os dados levantados. Neste caso, a parcimônia de Wagner (ou estrita) será a escolhida. Esse método admite tanto reversões quanto convergências dos caracteres e ambos são computados igualmente (Farris, 1983).

Extração de DNA

Os estudos envolvendo filogenia com dados moleculares envolverão a análise de sequências de DNA de diferentes marcadores, de acordo com sua aplicação e eficácia nos estudos sobre relações filogenéticas para os diferentes grupos de formigas.

A extração de DNA será feita seguindo protocolos para tecidos animais do kit *Dneasy Blood & Tissues Kit* (Qiagen). Os protocolos serão testados e adaptados até gerarem material de qualidade para a amplificação. O tecido utilizado será preferencialmente a musculatura do tronco e/ou pernas, obtida através da dissecação de exemplares conservados em álcool absoluto, ou de material montado a seco coletado há até cinco anos.

Os fragmentos genômicos serão amplificados por PCR (reação em cadeia da polimerase) conforme protocolos descritos nos trabalhos que vêm utilizando *primers* específicos para formigas (Bacci *et al.*, 2008; Schultz & Brady, 2008; Jansen *et al.*, 2010; LaPolla *et al.*, 2010; Ward *et al.*, 2010). Os produtos amplificados serão purificados com ExoSAP-IT (Usb Inc.) seguindo o protocolo do fabricante. A qualificação e a quantificação das etapas anteriores (extração, amplificação e purificação) serão efetuadas por eletroforese em gel de agarose 2%. Todas as etapas serão desenvolvidas no Laboratório de Biologia Molecular do Departamento de Zoologia da UFPR.

Análises biogeográficas

A análise biogeográfica será baseada nos dados de distribuição conhecidos para os grupos de formigas selecionados sobrepostos às hipóteses filogenéticas resolvidas. As áreas de endemismo serão inferidas de acordo com os padrões de distribuição encontrados e nomeadas de acordo com os elementos das subregiões e ecoregiões definidas na literatura.

Para complementar as informações sobre distribuição e inferir as áreas ancestrais a partir das quais os grupos se dispersaram será empregada uma análise de dispersão-vicariância baseada na topologia resolvida dos grupos. Esta análise será implementada pelo programa DIVA 1.1 (Ronquist, 1996), que trata especiação por vicariância como o modelo-nulo e busca minimizar o número de eventos implícitos de dispersão e extinção (Ronquist, 1997). Uma das vantagens do programa é que permite que nós terminais e ancestrais ocupem mais de uma área, o que é bastante apropriado para grupos com históricos biogeográficos em que não se espera uma relação hierárquica simples entre áreas (Sanmarti'n, 2007).

Com os dados obtidos a partir destas análises, aliados às hipóteses filogenéticas resolvidas e à datação dos ramos, serão postuladas as inferências sobre a biogeografia dos grupos, apresentadas na medida em que será discutida a evolução de cada linhagem selecionada de formigas.

VI. Resultados esperados:

- Ampliação do conhecimento taxonômico e sobre os processos que geram a diversidade em comunidades de formigas neotropicais, em especial nos biomas do estado do Paraná;
- Difusão do conhecimento gerado através da publicação de artigos científicos em periódicos de abrangência internacional, bem como através da participação em congressos e encontros das áreas em que o projeto se insere;
- Formação de recursos humanos em sistemática, biologia e conservação da biodiversidade tropical, através do envolvimento de estudantes de iniciação científica e pós-graduação;
- Orientação de estudantes de graduação, mestrado e doutorado, e supervisão de pós-doutorandos;
- Consolidação da formação acadêmica dos estudantes envolvidos no grupo de pesquisa de forma a estarem aptos a desempenhar plenamente a função de docente e pesquisador na área de Sistemática e Evolução em instituições de ensino superior;
- Consolidação do grupo de pesquisas em Mirmecologia da UFPR como um núcleo de excelência para estudos em sistemática, biologia, evolução e conservação de formigas, com reconhecimento e notoriedade internacional;
- Suporte para o manejo e conservação das unidades de conservação paranaenses selecionadas para o presente estudo.

VII. Cronograma:

Este é um projeto de duração contínua com execução prevista para atender os objetivos a médio e longo prazo. Assim, o presente cronograma se refere ao período de coleta de dados.

Atividade	2025									2026			
	Abril	Maio	Junho	Julho	Agosto	Setembro	Outubro	Novembro	Dezembro	Janeiro	Fevereiro	Março	Abril
Reconhecimento e seleção das áreas de coleta	X	X	X	X		X	X						
Coleta das amostras em campo	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Processamento das amostras em laboratório				X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Identificação da fauna de formigas coletada					X	X	x	X	X	X	X		
Obtenção dos resultados parciais						X			X	X	X	X	X
Redação do relatório e do(s) artigo(s) oriundos do trabalho											X	X	X

VIII. Cronograma tentativo de visitação às Unidades de Conservação

Parque Estadual da Graciosa – Março de 2025

Parque Estadual do Pico Marumbi (Mananciais da Serra) – Março de 2025

Parque Estadual Mata dos Godoy – Abril de 2025

Parque Estadual do Vale do Codó – Abril de 2025

Parque Estadual de Amaporã – Maio de 2025

Parque Estadual da Ilha do Mel – E. E. Ilha do Mel – Setembro de 2025

Parque Estadual de Ibicatu – Setembro de 2025

Parque Estadual Rio Guarani – Outubro de 2025

Parque Estadual do Cerrado – Outubro de 2025

Parque Estadual de Vila Velha – Novembro de 2025

Parque Estadual do Quartelá – Novembro de 2025

Parque Estadual do Penhasco Verde – Novembro de 2025

Parque Estadual Vila Rica do Espírito Santo – Dezembro de 2025

Floresta Estadual do Passa Dois – Janeiro de 2026

Parque Estadual da Cabeça do Cachorro – Janeiro de 2026

Sendo um projeto de duração contínua, a determinação exata do período de visitação aos parques está sujeita a mudanças. O cumprimento do cronograma de visitação acima depende da disponibilidade e liberação de recursos pelas agências financiadoras, da disponibilidade de veículos e da possibilidade da formação da equipe de coleta de acordo com a disponibilidade dos membros. Estes fatores interferem diretamente no planejamento para a execução do projeto e, conseqüentemente, da visitação das unidades de conservação. Nos comprometemos a informar com a maior brevidade possível qualquer eventual alteração, sempre que obtivermos uma posição da agência e da universidade em que o projeto é executado.

IX. Bibliografia:

- Agosti, D. & Johnson, N.F. 2005. **Antbase.org**. Publicação eletrônica. Disponível em: <http://www.antbase.org/>. (Acessado em 20 de Março de 2012).
- Andersen, A.N.; Hoffmann, B.D.; Müller, W.J. & Griffiths, A.D. 2002. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. **Journal of Applied Ecology**, **39**: 8-17.
- Aria, C.; Perrichot, V. & Nel, A. 2011. Fossil Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) in Early Eocene amber of France. **Zootaxa**, **2870**: 53-62.
- Astruc, C.; Julien, J.F.; Errard, C. & Lenoir, A. 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **31**: 880-893.
- Bacci Jr., M.; Solomon, S.E., Silva-Pinhati, A.C.O.; Mueller, U.G.; Martins, V.G.; Carvalho, A.O.R. & Vieira, L.G.E. 2008. Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta* Fabricius (Formicidae: Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **51**: 427-437.
- Bolton, B. 2000. The ant tribe Dacetini. **Memoirs of the American Entomological Institute**, **65**: 1-1028.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, **71**: 1-370.
- Bolton, B.; Alpert, G.; Ward, P.S. & Naskrecki, P. 2006. **Bolton's catalogue of ants of the world: 1758-2005**. Cambridge: Harvard University Press, CD interativo.
- Brady, S.G.; Schultz, T.R.; Fisher, B.L. & Ward, P.S. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, **13(48)**: 18172-18177.

- Brandão, C.R.F.; Canello, E.M.; Penteado-Dias A. & Amarante, S.T.P. 2000. Biodiversity of Hymenoptera and Isoptera: richness and diversity along a latitudinal gradient in the Mata Atlântica - the eastern Brazilian rain forest. Projeto integrado ao Programa BIOTA-FAPESP.
- Brandão, C.R.F.; Canello, E.M.; Yamamoto, C.I. & Scott-Santos, C. 2006. **Invertebrados Terrestres**. In: Lewinsohn, T. (ed). **Avaliação do Estado do Conhecimento da Biodiversidade Brasileira**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, Brasil. 269 pp.
- Bromham, L.; Cardillo, M.; Bennett, A.F. & Elgar, M.A. 1999. Effects of stock grazing on the ground invertebrate fauna of woodland remnants. **Australian Journal of Ecology**, **24**: 199-207.
- Davidson, D.W.; Cook, S.C.; Snelling, R.R. & Chua, T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, **300**: 969-972.
- Dlussky, G.M.; Brothers, D.J.; & Rasnitsyn, A.P. 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae. **Insect Systematics and Evolution**, **35**: 1-13.
- Engel, M.S. & Grimaldi, D.A. 2005. Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera: Formicidae). **American Museum Novitates**, **3485**: 1-23.
- Farris, J. S. 1983. The Logical Bases of Phylogenetic Analysis. In: Platnick, N. I. & Funk, V. A. (eds), **Advances in Cladistics**. Columbia University Press, New York. 29 pp.
- Fisher, B. 2002. **The Antweb**. Publicação eletrônica. Disponível em: <http://www.antweb.org/> (Acessado em 15 de Março de 2012).
- Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation**, **7**: 1221-1244.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2003. **TNT: Tree analysis using new technology**. Program and documentation. *Software* distribuído pelos autores. Tucumán, Argentina. Disponível em: <http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>. (Acessado em 10 Março 2012).
- Grimaldi, D. & Agosti, D. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, **97**: 13678-13683.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. **Evolution of the Insects**. Cambridge University Press. Cambridge, Massachusetts. 755 pp.

- 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. **American Museum Novitates**, **3208**: 1-43.
- Harris, R. A. 1979. A glossary of surface sculpture. **Occasional Papers of the Bureau of Entomology of the California Department of Agriculture**, **28**: 1-32.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. **The Ants**. Harvard University Press. Harvard. 732 pp.
- Jansen, G.; Savolainen, R. & Vepsäläinen, K. 2010. Phylogeny, divergence-time estimation, biogeography and social parasite–host relationships of the Holarctic ant genus *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **56(1)**: 294-304.
- Kaspari, M. 2005. Global energy gradients and size in colonial organisms: Worker mass and worker number in ant colonies. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, **102**: 5079-5083.
- Keller, R.A. 2011. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **355**: 1-90.
- Kugler, C. 1978. A comparative study of the Myrmicinae sting apparatus. **Studia Entomologica**, **20**: 413-548.
- LaPolla, J.S.; Brady, S.G. & Shattuck, S.O. 2010. Phylogeny and taxonomy of the *Prenolepis* genus-group of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, **35**: 118-131.
- Longino, J.T. 2005. **Ants of Costa Rica**. Publicação eletrônica. Disponível em: <http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html>. (Acessado em 20 de Julho de 2012).
- Moreau, C.S.; Bell, C.D.; Vila, R.; Archibald, B. & Pierce, N.E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science**, **312**: 100-104.
- Nel, A.; Perrault, G.; Perrichot, V. & Ne´raudeau, D. 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). **Geologica Acta**, **2**: 23-9.
- Nixon, K. C. & Carpenter J. M. 1993. On Outgroups. **Cladistics**, **9**: 413-426.
- Ouellette, G.D.; Fisher, B.L. & Girman, D.J. 2006. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **40**: 359-369.
- Perrichot, V.; Lacau, S.; Ne´raudeau, D. & Nel, A. 2008. Fossil evidence for the early ant evolution. **Naturwissenschaften**, **95**: 85-90.

- Perrichot, V.; Nel, A.; Ne´raudeau, D.; Lacau, S. & Guyot, T. 2008. New fossil ants in French Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae). **Naturwissenschaften**, **95**: 91-97.
- Pie, M.R. & Tschá, M.K. 2009. The macroevolutionary dynamics of ant diversification. **Evolution**, **63**: 3023-3030.
- Rabeling, C.; Brown J.M. & Verhaagh, M. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Science**, **105 (39)**: 14913-14917.
- Ronquist F. 1996. **DIVA version 1.1**. Computer program and user's manual [Internet]. Disponível em: <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.
- Ronquist F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. **Systematic Biology**, **46**:195-203.
- Sanmartín I. 2007. Event-based biogeography: integrating patterns, processes, and time. **Systematics Association Special Volume**, **70**: 135-159.
- Schultz, T.R. & Brady, S.G. 2008. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, **105**: 5435-5440.
- Silva, R.R. & Brandão, C.R.F. 1999. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadores da qualidade ambiental e da biodiversidade de outros invertebrados terrestres. **Biotemas**, **12**: 55-73.
- Silva, R.R. & Feitosa, R.M. 2006. **Monitoramento da mirmecofauna ao longo do eixo da Ferrovia Norte-Sul, trecho Açailândia, MA – Anápolis, GO (2004-2006)**. Projeto coordenado por OIKOS, Pesquisa Aplicada Ltda.
- Underwood, E.C. & FISHER, B.L. 2006. The role of ants in conservation monitoring: if, when, and how. **Biological Conservation**, **132**: 166-182.
- Wagner, D.W. 1997. The influence of ants nests on *Acacia* seed production, herbivory and soil nutrients. **Journal of Ecology**, **85**: 83-93.
- Ward, P.S. 2007. Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants. **Zootaxa**, **1668**: 549-563.
- Ward, P.S.; Brady, S.G.; Fisher, B.L. & Schultz, T.R. 2010. Phylogeny and Biogeography of Dolichoderine Ants: Effects of Data Partitioning and Relict Taxa on Historical Inference. **Systematic Biology**, **59(3)**: 342-362.
- Wilkinson, M. 1992. Ordered versus unordered characters. **Cladistics**, **8**: 375-385.
- Wilson, E. O. 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College**, **113**: 1-201.
- Wilson, E.O. & Hölldobler, B. 2005. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Association of Science**, **102**: 13367-13371.

