

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 25/03/2022.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA CELULAR E MOLECULAR)**

**FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DO GÊNERO *ATTA* FABRICIUS, 1804 (FORMICIDAE:
ATTINI) A PARTIR DE ELEMENTOS ULTRA-CONSERVADOS (UCes): EVIDÊNCIAS
DE RECENTE E RÁPIDA ESPECIAÇÃO.**

CORINA ANAHÍ BARRERA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciência Biológicas (Área: Biologia Celular e Molecular).

**Rio Claro - SP
Março - 2021**

CORINA ANAHÍ BARRERA

**FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DO GÊNERO *ATTA* FABRICIUS, 1804
(FORMICIDAE: ATTINI) A PARTIR DE ELEMENTOS ULTRA-CONSERVADOS
(UCEs): EVIDÊNCIAS DE RECENTE E RÁPIDA ESPECIAÇÃO.**

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências do Câmpus de Rio
Claro, Universidade Estadual
Paulista Júlio de Mesquita Filho,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Área: Biologia
Celular e Molecular).

Orientador: Maurício Bacci Jr.
Coorientador: Christian Rabeling

**Rio Claro - SP
2021**

B272f

Barrera, Corina Anahí

Filogenia e biogeografia do gênero *Atta* Fabricius, 1804 (Formicidae: Attini) a partir de Elementos Ultra-conservados (UCEs): evidências de recente e rápida especiação. / Corina Anahí Barrera. -- Rio Claro, 2021

114 f. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Maurício Bacci

Coorientador: Christian Rabeling

1. Formiga-cortadeira. 2. Genética animal. 3. Evolução. 4. Análise cladística. 5. Biogeografia. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
Câmpus de Rio Claro

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE:

FILOGENIA E FILOGEOGRAFIA DO GÊNERO ATTA
FABRICIUS, 1804 (FORMICIDAE: ATTINI) A PARTIR
DE ELEMENTOS ULTRA-CONSERVADOS (UCes):
EVIDÊNCIAS DE RECENTE E RÁPIDA ESPECIAÇÃO

AUTORA: CORINA ANAHÍ BARRERA

ORIENTADOR: MAURICIO BACCI JUNIOR

COORIENTADOR: CHRISTIAN RABELING

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS
BIOLÓGICAS (BIOLOGIA CELULAR E MOLECULAR), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. MAURÍCIO BACCI JÚNIOR
(Participação Virtual) /
Departamento de Biologia Geral e Aplicada / IB Rio
Claro

Profa. Dra. GABRIELA PROCÓPIO CAMACHO
(Participação Virtual)
Department of Entomology / California Academy of
Sciences

Prof. Dr. HERALDO LUIS DE VASCONCELOS
(Participação Virtual)
Instituto de Biologia / Universidade Federal de
Uberlândia

Prof. Dr. FERNANDO FERNANDEZ
(Participação Virtual)
Instituto de Ciências Naturais / Universidade Nacional
de Colombia

Prof. Dr. ANDRÉS FERNANDO SÁNCHEZ RESTREPO (Participação Virtual)
(FuEDEI) / Fundación para el Estudio de Especies Invasivas

Rio Claro, 25 de março de 2021.

Título alterado para: "FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DO GÊNERO ATTA FABRICIUS, 1804 (FORMICIDAE: ATTINI) A PARTIR
DE ELEMENTOS ULTRA-CONSERVADOS (UCes): EVIDÊNCIAS DE RECENTE E RÁPIDA ESPECIAÇÃO"

*Dedico este trabalho aos meus pais, Sílvia e Héctor, aos pais
dos meus pais e a todos aqueles que por amor, permitiram
que chegasse até mim o presente mais valioso, a minha vida.*

Sem vocês nada houvesse sido possível.

AGRADECIMENTOS

Eu quero agradecer em primeiro lugar a toda minha família, principalmente, os meus pais, meu irmão Marcos, Carlina, meus sobrinhos, Aimé e Caetano, minha avó Erlina e ao Rodriguito, pelo amor e apoio incondicional de sempre e particularmente durante o doutorado, por senti-los perto mesmo longe fisicamente, por sempre confiar em mim e na força da nossa família, por me receber de volta da melhor forma todas as vezes. Amo muito vocês!

À Universidade Estadual Paulista (UNESP), campus Rio Claro e à Coordenação de Pós-Graduação do Instituto de Biociências pela oportunidade de realização do curso e por abrir as portas da instituição para o desenvolvimento deste trabalho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

A meus professores, orientadores e colaboradores nesse importante trabalho da minha carreira. Me sinto muito grata e privilegiada pela oportunidade de trabalhar na mesma equipe. Ao Prof. Dr. Maurício Bacci Jr. pela oportunidade, confiança, orientação, ensinamentos e apoio durante todo o período. Ao Dr. Christian Rabeling, pela oportunidade de formar parte da sua equipe de pesquisa nos EUA e me receber no seu laboratório, por todo apoio acadêmico e financeiro que fizeram possível grande parte desse estudo. Ao meu colega e amigo Dr. Jeffrey Sosa-Calvo, por ter sido o primeiro em me incentivar a encarar esta importante pesquisa, pelo treinamento no laboratório, todos os ensinamentos, acompanhamento, conselhos e todo auxílio brindado nas análises de dados. Ao Dr. Ted Schultz, por ter sido o primeiro a dizer sim no momento de decidir tomar a frente do projeto, pelo apoio acadêmico e orientações.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Evolução Molecular (LEM), Milene, Renata, Miagui e Dayane. Obrigada pelo apoio acadêmico, mas especialmente o apoio emocional. Os cafezinhos compartilhados e os bons almoços. À Milene em particular, pelos ensinamentos, pelo carinho e toda a ajuda brindada, no laboratório, durante minha estadia nos EUA e sempre que eu precisei de você, muchas gracias!

Ao departamento de Biologia, ao professor e coordenador do programa de Pós-Graduação em Biologia Celular e Molecular, o Prof. Diogo Cabral de Mello e aos funcionários e professores especialmente do Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS), Necis, Bibi, Mari L., professores Odair Correa Bueno, André Rodrigues e Osmar Malaspina, pelo apoio brindado sempre que solicitado.

Aos membros da banca examinadora do exame de qualificação e defesa da Tese: Scott Solomon, Heraldo Vasconcelos, Gabriela Procópio Camacho, Fernando Fernandez e Andrés F. Sánchez-Restrepo, pelas avaliações, sugestões, comentários e considerações construtivas que contribuíram muito no polimento e melhora do produto final desse trabalho.

Aos meus colegas de programa e grandes amigos: Rafael, Allison, Amanda O., Caio, Luís A., Manu R., Laka, Lore, Tati, Adna, Quimi, Maria e muitos outros pelas experiências compartilhadas, a amizade forjada, toda ajuda e apoio.

A todos os professores e profissionais, membros dessa grande família de mirmecólogos, pela inspiração durante toda minha carreira, ensinamentos, apoio e incentivo, pela contribuição moral, acadêmica e técnica e me receber tão bem cada vez que visitei seus

laboratórios; Doutoradas e Doutores: Inara Leal, Fabiana Cuezze, Luciana Elizalde, Mariana Nickele, Rodrigo Feitosa, Jacques Delabie, John Lattke, Jarbas M. Queiroz, Fernando Fernandez, Antônio Mayhé-Nunes, Bert Hölldobler, Jack Longino, Phil Ward, Fabricio Baccaro, Heraldo Vasconcelos, Marcio Oliveira, Martín Bollazzi, Andrés F. Sánchez-Restrepo.

A meus colegas biólogos, mirmecólogos e todos os amigos queridos de diferentes partes do Brasil e outros países, pelo apoio, inspiração, pela ajuda nos trabalhos de campo, amostras coletadas, os congressos vividos, por toda a amizade e momentos tão felizes compartilhados, de longe ou juntos: Thalles, Janete, Emília, Pedro. S., Pedro E., Manu, Mayara, Deh, Rodrigo, Iris, Karla, Juci R., Bella, Rodolfo, Eder, Matheus, Mari P., William, Raquel C., Marina O., Nadia, Z., Clarissa K., Bia Caitano, Rafaela, Rick, Júlio, Tiago F., Thiago S., Lívia P., Itanna O., Gabi C., Clarisa D, Mônica U., Kelli R., Sabrina S., Jamid, Gibran.

A meus colegas e amigos que fiz durante o tempo que passei nos EUA: Emília, Flora, Dani, Juliana, Eva, Matt, Kyle, Steven, Laura, Rick, Christina, Romain. Em especial ao Kevin (e a Gargoyle), meu amigo e 'hermano de la vida', pela parceria, acolhimento, todo o suporte e apoio durante meu tempo nos EUA, por me receber com tanto carinho na sua casa e me fazer sentir como se fosse também a minha.

Eu quero agradecer de forma muito especial a todos meus amigos e família que fiz em Rio Claro: Mari, Fran, Helô, Mão, Lucas, Yuri, Fer, Viscondi, Roger, Ju, Mah, Clara, Lara, Kawe, Dani F., Edu, Daniel, Thiago, Pedro, Rafa e Murilo, obrigada por TUDO! Sem vocês não teria sido tão especial e importante. Obrigada por todo o apoio e amor que vocês e suas famílias me brindaram, por me ajudar a crescer, evoluir, me tornar uma pessoa e profissional melhor, por todos os momentos e experiências compartilhadas, por reforçar cada dia quão especial o Brasil é e será sempre para mim.

Um agradecimento muito especial, a minha amiga Mariana Ferraz, pela maravilhosa amizade que construímos em tão pouco tempo, por toda a entrega e apoio incondicional nesse último período tão intenso, desafiador e importante que foi o final do doutorado.

Aos meus amigos da Argentina, a TODOS e cada um deles que são muitos: Becha, Sandra, Marce, Sole, Dani, Nadia, Gise, Lau, e com um agradecimento especial a minha amiga da vida Lu, por estar sempre, não importa o tempo, não importa o espaço, você está e isso basta para mim. Muchas gracias mi gran AMIGA!

Aos meus terapeutas e mestres espirituais: Igor, Amélia, Ceci, Elisa, Jade, Larissa e Géssica, por todo apoio e acompanhamento nesse longo processo que é o autoconhecimento. Graças a vocês foi mais fácil e amoroso.

Ao meu amor.

A mim mesma, por cada pequena vitória alcançada, por resistir e persistir, por nunca desistir.

A todos e cada um dos que de alguma maneira formaram parte desta etapa tão importante.

Muito obrigada!

*“Felicidade é quando o que você
pensa, o que você diz e o que você
faz estão em harmonia”*

Mahatma Gandhi

PREFÁCIO

Nesta Tese de Doutorado, apresenta-se uma introdução geral e um capítulo, seguidos das conclusões do trabalho. A introdução geral contém uma revisão bibliográfica sobre a família Formicidae, as formigas Attini, as formigas cortadeiras, particularmente do gênero *Atta*, e questões científicas relacionadas aos objetivos do presente estudo. O Capítulo 1 trata-se do manuscrito científico obtido como produto desta pesquisa e composto pelos principais resultados da Tese. Este é intitulado “*Phylogenomic reconstruction reveals new insights into the evolution and biogeography of Atta leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae)*” e foi submetido para a sua publicação na revista *Systematic Entomology*. Ao final, se descrevem as considerações finais com as principais contribuições e conclusões alcançadas.

RESUMO

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) constituem um grupo monofilético e são considerados os insetos eussociais mais bem-sucedidos da Terra. O ancestral comum das formigas existentes teve origem há 103–128 milhões de anos atrás (Ma). No final do Cretáceo, junto com expansão das angiospermas, através de múltiplos eventos de especiação, as formigas converteram-se em um grupo extremamente abundante e diverso nos ecossistemas terrestres. Um grupo muito característico de formigas são as cultivadoras de fungos, comumente chamadas de attíneas, capazes de praticar a agricultura de fungos e manter uma associação simbiótica com seus cultivares. Existem cinco sistemas simbióticos de associação entre formigas attíneas e seus cultivares de fungos e o mais especializado deles é representado pelas formigas *Attina* superiores, incluindo as formigas cortadeiras (gêneros *Atta* Fabricius, *Acromyrmex* Mayr e *Amoimyrmex* Cristiano, Cardoso & Sandoval). As formigas cortadeiras são chamadas assim pelo particular hábito que elas têm de cortar os fragmentos de material vegetal que utilizam como substrato para o cultivo do fungo simbiote. As formigas cortadeiras tiveram sua origem há aproximadamente 17–19 Ma, são endêmicas das Américas e consideradas os herbívoros dominantes da Região Neotropical. Estas formigas também apresentam uma grande importância ecológica e econômica, principalmente as do gênero *Atta*, conhecidas no Brasil como saúvas. As saúvas desempenham papéis fundamentais como engenheiros de ecossistemas, por meio da remoção de grandes quantidades de biomassa vegetal, participação em complexas interações biológicas, construção de enormes ninhos e até como pragas agrícolas. Formigas do gênero *Atta* têm uma distribuição muito ampla, que abrange a maior parte do Continente Americano e são reconhecidas atualmente por 15 espécies. Apesar de ser um gênero muito bem estudado, aspectos na sua evolução, biogeografia e taxonomia ainda permanecem sem resolução. O avanço nos estudos moleculares e a aplicação de técnicas de Sequenciamento de Nova Geração permitem o progresso no conhecimento das relações filogenéticas e evolução nos diversos grupos de formigas. O uso de Elementos Ultra-conservados (UCEs) como marcadores genéticos é um dos recursos mais explorados na ciência moderna e tem permitido a obtenção de relevantes evidências sobre as relações filogenéticas dentro de Formicidae e particularmente no grupo das formigas attíneas. Na presente Tese de Doutorado, os UCEs são utilizados para aprofundar os conhecimentos acerca da sistemática, biogeografia e história evolutiva das formigas do gênero *Atta*.

Palavras-Chaves: Formicidae. Formigas cortadeiras. Gênero *Atta*. Sequenciamento de Nova Geração.

ABSTRACT

Ants (Hymenoptera: Formicidae) are a monophyletic group and considered the most successful eusocial insects on Earth. The ancestor of extant ants originated 103–128 million years ago (Ma). During the late Cretaceous, along with the expansion of angiosperms, through multiple speciation events, the ants became an extremely abundant and diverse group in terrestrial ecosystems. A very characteristic group of ants is the fungus-growing ants, also known as ‘attine’ ants, which are capable of practicing fungal agriculture and maintaining a symbiotic association with their fungal cultivars. There are five ant agricultural systems practiced by attine ants and the most specialized of them belongs to the higher-attine, including the leaf-cutting ants (genera *Atta* Fabricius, *Acromyrmex* Mayr, and *Amoimyrmex* Cristiano, Cardoso & Sandoval). Leaf-cutting ants are so called because of the particular habit of cutting the fragments of plants that they use as a substrate for farming the symbiotic fungus. Leaf-cutting ants arose approximately 17–19 Ma, they are endemic to the Americas and considered the dominant herbivores of the Neotropical Region. These ants also have a great ecological and economic importance, especially in the genus *Atta*, known in Brazil as *saúvas*. *Saúvas* play a key role as ecosystem engineers, harvesting large amounts of vegetal biomass, due to their complex biological interactions, building gigantic nests and even as agricultural pests. Ants of the genus *Atta* have wide distribution in the American continent and are currently recognized in 15 extant species. Despite being a well-studied genus, aspects in its evolution, biogeography and taxonomy still remain uncertain. The advancement in molecular studies and the application of Next Generation Sequencing techniques allow progress in the knowledge of phylogenetic relationships and evolution in different groups of ants. The use of ultraconserved elements (UCEs) as genetic markers is one of the most explored resources of modern science and a tool that allows obtaining relevant evidence on phylogenetic relationships within Formicidae and particularly in attine ants group. In the present PhD study, we used UCE data to get a deeper understanding on systematics, biogeography and evolutionary history of ants in the genus *Atta*.

Keywords: Formicidae. Leaf-cutting ants. Genus *Atta*. Next Generation Sequencing.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO GERAL	13
1.1	Família Formicidae	13
1.2	Tribo Attini	15
1.3	Attina: Formigas cultivadoras de fungos	15
1.4	Formigas cortadeiras.....	18
1.5	O gênero <i>Atta</i>.....	20
1.6	A filogenômica como ferramenta para estudos em sistemática e evolução de formigas	25
1.7	Objetivo Geral	26
	COLABORAÇÃO EXTERNA	27
	REFERÊNCIAS	28
2.	CAPÍTULO 1	39
	RESUMO	40
	ABSTRACT	41
2.1	Introduction	42
2.2	Materials and Methods	46
2.2.1	Taxon sampling.....	46
2.2.2	UCE data collection	48
2.2.2.1	Taxon selection and specimen conditioning.....	48
2.2.2.2	DNA extraction and library preparation.....	49
2.2.2.3	Sample pooling and target enrichment of libraries.....	50
2.2.2.4	Processing of UCE sequence data	51
2.2.2.5	UCE phylogenomic analysis	52
2.2.3	Divergence time inference.....	53
2.2.4	Biogeographical analysis.....	54
2.3	Results.....	55
2.3.1	UCE sequencing.....	55
2.3.2	Phylogenetic reconstruction and divergence dating.....	55
2.3.3	Historical biogeography	58
2.4.	Discussion	60
2.4.1	Reconstruction of <i>Atta</i> phylogeny and divergence dating.....	60
2.4.2	Phylogenetic relationships within the genus <i>Atta</i>	62
2.4.3	Historical biogeography and evolution.....	66

	ACKNOWLEDGMENTS.....	70
	REFERENCES	71
	FIGURES	85
	SUPPLEMENTARY TABLES	96
3.	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	112

Introdução Geral

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Família Formicidae

As formigas pertencem a uma única família da ordem Hymenoptera, a família Formicidae, e são considerados o grupo de insetos eussociais mais bem-sucedido da Terra (BRADY *et al.*, 2006; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WILSON, 1990). Sua condição eussocial é caracterizada pela divisão de trabalho com produção de castas estéreis (operárias) e reprodutivas, criação e cuidado cooperativo da prole, assim como também a sobreposição de gerações (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WILSON, 1971; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005a). Estudos de história evolutiva demonstraram que as formigas constituem um grupo natural, monofilético, ou seja, descendente de um único ancestral comum. Esta hipótese é apoiada por evidências filogenéticas (BOROWIEC *et al.*, 2019; BRANSTETTER *et al.*, 2017a) assim como, também, pelas características morfológicas que permitem reconhecer e diferenciar a Formicidae de outras famílias de himenópteros. Desta forma, consideram-se entre as principais sinapomorfias das formigas a presença de: glândula metapleurale, pecíolo nodoso ou cintura e antenas geniculadas, (BOLTON; PALACIO; FERNÁNDEZ, 2003; FERNÁNDEZ; GUERRERO; DELSINNE, 2019). Estas duas últimas características se apresentam também em alguns himenópteros próximos filogeneticamente às formigas, como vespas e abelhas, mas, no entanto, a presença da glândula metapleurale é considerada um caráter derivado e exclusivo (autapomorfia) da família Formicidae (BARONI URBANI, 1989; BARONI URBANI; BOLTON; WARD, 1992).

Estudos baseados em mirmecologia evolutiva estimaram diferentes idades para o ancestral comum mais recente das formigas existentes. Alguns estudos propõem que a origem foi entre 115–135 milhões de anos atrás (Ma) (BRADY *et al.*, 2006; SCHULTZ, 2000), outros obtiveram uma estimativa mais antiga, entre 139–148 Ma (MOREAU; BELL, 2013), e evidências mais recentes, baseadas em análise de genes nucleares, estimaram essa idade em 103–128 Ma (BOROWIEC *et al.*, 2019; BRANSTETTER *et al.*, 2017a). Apesar dessa diferença nas faixas de tempo, estes estudos coincidem em que a divergência das formigas teve sua origem no início do Cretáceo e provavelmente no hemisfério norte. Converteram-se em um grupo extremadamente abundante e que habita a maioria dos ecossistemas terrestres, com exceção dos polos (BRANDÃO, 1999), mas nem sempre foram considerados dominantes; estima-se que a maior concentração de eventos de especiação ocorreu junto a expansão das angiospermas há uns 60–80 Ma (MOREAU *et al.*, 2006). Assim, as formigas se adaptaram às

mais diversas funções ecológicas e se expandiram em milhares de espécies, colonizando com grande sucesso os diferentes ambientes terrestres (FOLGARAIT, 1998; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005b).

As formigas constituem de 15 a 20 % da biomassa animal nas florestas tropicais e representam funções fundamentais nos ecossistemas que habitam (EGGLETON, 2020; WILSON, 1990; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005b). Atualmente, a família Formicidae é composta por 17 subfamílias, 338 gêneros e quase 14.000 espécies descritas (BOLTON, 2021); as estimativas de vários mirmecologistas coincidem que um grande número de espécies ainda está por ser descoberto, especialmente em regiões tropicais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WARD, 2007, 2014). Além disso, dentre as espécies já conhecidas, muitas carecem de uma descrição correta e formal; isso ocorre porque várias das revisões taxonômicas são antigas, confusas e, às vezes, até contraditórias dentro do mesmo grupo (WARD, 2007), apresentando a necessidade de atualização.

Devido a sua grande biodiversidade e biomassa, as formigas desenvolveram uma ampla variedade de comportamentos, hábitos alimentares e de nidificação assim como o tipo de interação com o ambiente e outros organismos (BACCARO *et al.*, 2015; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; SCHULTZ; MCGLYNN, 2000). Estes insetos podem ser importantes predadores de invertebrados assim como herbívoros dominantes nas florestas tropicais, até, inclusive, se tornarem organismos pragas (DELLA LUCIA, 2003; PHILPOTT; ARMBRECHT, 2006; WIRTH *et al.*, 2003). Essa fascinante plasticidade biológica e ecológica lhes permite nidificar na serapilheira, no subsolo, embaixo de pedras, dentro de troncos caídos, sobre as árvores e nas construções urbanas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; KASPARI, 2003). As espécies de formigas também desenvolveram interessantes especializações adaptativas que as colocam como protagonistas em diversas associações simbióticas, facultativas ou obrigatórias; desta forma, adquiriram a capacidade de colheita de sementes, cuidado de plantas hospedeiras contra possíveis herbívoros, domesticação de pulgões, parasitismo social, agricultura de fungos, entre outras (ARMBRECHT, *et al.*, 2019; MUELLER *et al.*, 2005; NESS; MOONEY; LACH, 2010; RABELING; BACCI, 2010; SCHULTZ; MCGLYNN, 2000).

Com tanta complexidade e particularidades, as formigas representam um dos grupos de insetos mais estudados e que continua alimentando a curiosidade de mirmecólogos e cientistas de outras áreas, bem como do público em geral.

1.2 Tribo Attini

A tribo Attini era conhecida como a tribo exclusiva das formigas cultivadoras de fungos. Recentemente, um estudo sobre a história evolutiva da subfamília Myrmicinae, baseado na análise de genes nucleares de um considerável número de espécies, revelou uma nova filogenia para a subfamília e consequentemente apoiou uma série de mudanças na sua classificação (WARD *et al.*, 2015). Duas destas alterações, entre as mais proeminentes, foram a redução de 25 tribos em apenas seis e a inclusão de gêneros de formigas não cultivadoras (ex: *Blepharidatta* Wheeler, *Cephalotes* Latreille, *Daceton* Perty, *Pheidole* Westwood, *Wasmannia* Forel, entre outros) dentro do grupo Attini (WARD *et al.*, 2015). A partir desse momento, o grupo que envolve exclusivamente formigas que cultivam fungos foi restrito à subtribo Attina [grupo de gêneros *Atta sensu* Ward *et al.* (2015)] ou grupo de formigas attíneas (*attine ants*), comumente chamado na bibliografia atual.

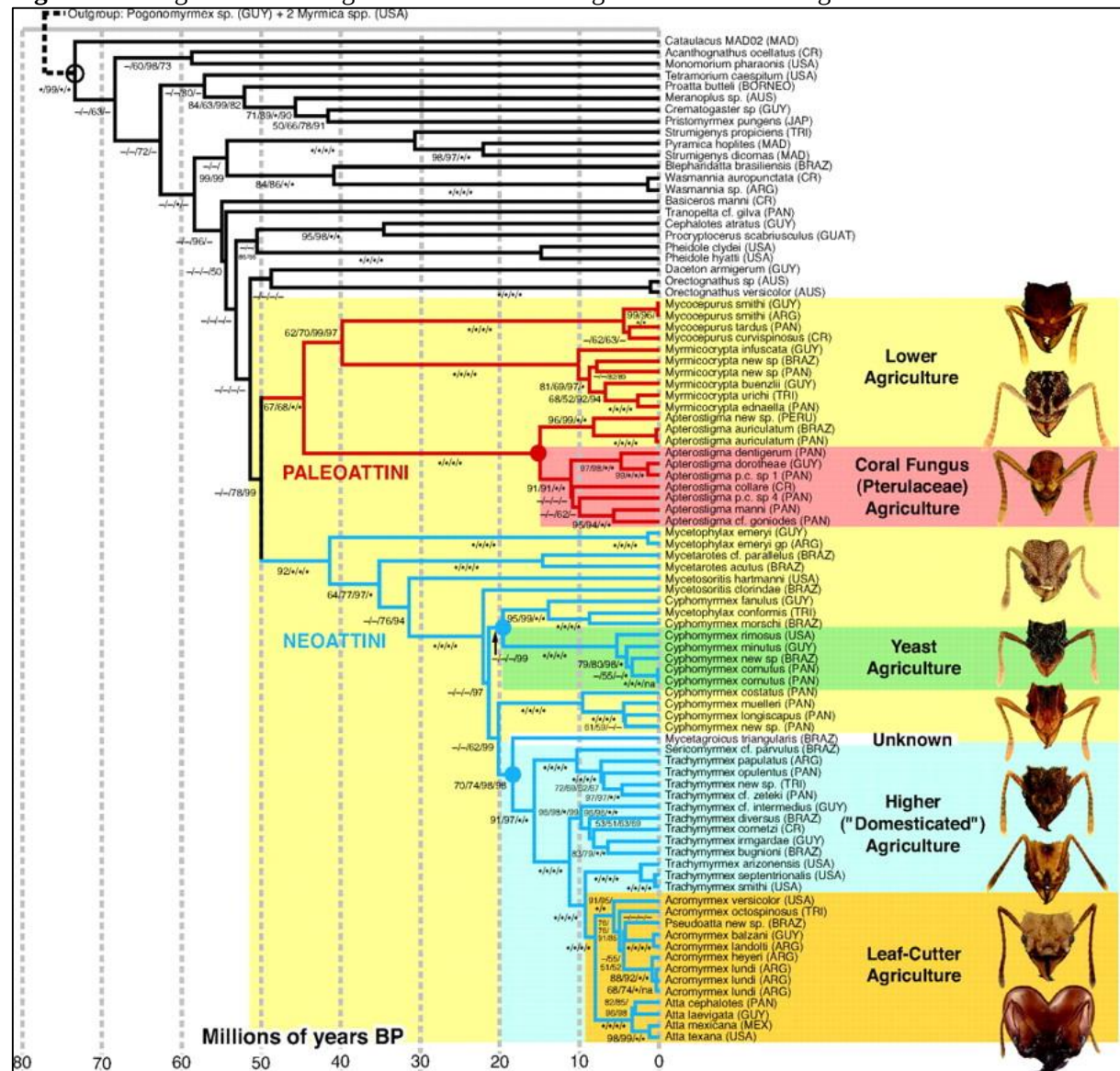
1.3 Attina: Formigas cultivadoras de fungos

O cultivo de fungos realizado por formigas é o sistema de agricultura não humana mais bem estudado. Esta associação das formigas attíneas e seus cultivares de fungo originou-se há 55–65 Ma na região Neotropical, durante o ótimo climático no início do Eoceno (BRANSTETTER *et al.*, 2017b; MUELLER; REHNER; SCHULTZ, 1998; NYGAARD *et al.*, 2016; SCHULTZ; BRADY, 2008). A partir do sistema agrícola original, três cultivares de fungos filogeneticamente distintos derivaram durante os últimos 30 Ma; e a partir de um destes últimos sistemas, foi originado o mais especializado sistema de cultivo, a agricultura de fungos de formigas cortadeiras (BANSTETTER *et al.*, 2017b; SCHULTZ; BRADY, 2008).

Assim são definidos cinco sistemas simbióticos das formigas attíneas e seus cultivares de fungos (BANSTETTER *et al.*, 2017b; SCHULTZ; BRADY, 2008) (ver Figura 1): (i) a agricultura inferior (*Lower Agriculture*) praticada por formigas Attina inferiores, com fungos pertencentes à tribo Leucocoprineae e caracterizados pela capacidade de sobreviver também de forma livre, ou seja, manter seu ciclo de vida fora da simbiose com attíneas (VO; MUELLER; MIKHEYEV, 2009); fazem parte deste sistema formigas dos gêneros *Apterostigma* Mayr, *Cyphomyrmex* Mayr, *Mycetagroicus* Brandão & Mayhé-Nunes e *Mycetophylax* Emery, entre outros; (ii) agricultura de fungos coral (*Coral fungus Agriculture*) cultivados exclusivamente por um clado de espécies de formigas do gênero *Apterostigma* (VILLESEN *et al.*, 2004); este grupo se especializou no cultivo de um fungo de coral (Pterulaceae) filogeneticamente diferente

e estreitamente relacionado com os gêneros *Pterula* Fr. e *Deflexula* Corner (MUNKASCSI *et al.*, 2004; VILLESEN *et al.*, 2004); (iii) agricultura de levedura (*Yeast Agriculture*) limitada às formigas do “grupo *rimosus*” do gênero *Cyphomyrmex* e também capazes de desenvolver vida livre e independente da simbiose com attíneas, no entanto em fase micelial; estes cultivares conseguem desenvolver a fase de levedura apenas quando associadas às formigas, por este motivo foi considerado um caso de adaptação mútua e/ou domesticação (SCHULTZ *et al.*, 2005); (iv) agricultura superior praticada por formigas *Attina* superiores (*Higher “domesticated” Agriculture*), um tipo de cultivares de fungos de simbiose obrigatória e capazes de desenvolver gongilídeos (pontas de hifas inchadas e nutritivas), cultivados principalmente por formigas dos gêneros *Mycetomoellerius* Solomon *et al.*, *Paratrachymyrmex* Solomon *et al.*, *Trachymyrmex* Forel e *Sericomyrmex* Mayr; e (v) agricultura especializada de formigas cortadeiras, derivada da agricultura *Attina* superior generalizada, onde uma diversidade de pouco mais do que 50 espécies de formigas se especializaram em cultivar uma única espécie de fungo, *Leucoagaricus gongylophorus* (Möller) Singer (MIKHEYEV; MUELLER; ABBOT, 2006; MIKHEYEV; MUELLER; BOOMSMA, 2007; SILVA-PINHATI *et al.*, 2004).

Figura 1 - Filogenia das formigas cultivadoras de fungos e seus sistemas agrícolas.



Fonte: SCHULTZ; BRADY, 2008.

Posteriormente, novas evidências revelaram que *L. gongylophorus* não se encontra associado exclusivamente a espécies de formigas cortadeiras e que algumas espécies de formigas cortadeiras são capazes também de cultivar espécies de fungos diferentes (MUELLER *et al.*, 2017; 2018; SOLOMON *et al.*, 2019). Assim, os cultivares de fungos de formigas *Attina* superiores foram divididos em Clado-A e Clado-B (ver Tabela 1). Fungos do Clado-A estão amplamente distribuídos e formam três grupos genotípicos diferentes (*clusters*) permitindo o intercâmbio genético dentro de uma única espécie, ou seja *L. gongylophorus*. E os fungos do Clado-B subdivididos em pelo menos seis linhagens bem suportadas, cada uma provavelmente representando uma espécie de cultivar distinta (MUELLER *et al.*, 2017).

Tabela 1. Classificação dos cultivares de fungo e as formigas Attina superiores que os cultivam.

Fungos de Attina superiores	Formigas Attina superiores
Cultivares Clado-A (<i>L. gongylophorus</i> , anteriormente <i>Attamyces</i>)	A maioria das espécies de formigas cortadeiras. Algumas espécies de formigas não cortadeiras. Exemplos: <i>Paratrachymyrmex diversus</i> (Mann), <i>Paratrachymyrmex intermedius</i> (Forel), <i>Trachymyrmex saussurei</i> (Forel).
Cultivares Clado-B (conjunto de espécies)	A maioria das espécies de formigas não cortadeiras. Algumas espécies de formigas cortadeiras, consumidoras de plantas monocotiledôneas e de ocorrência apenas na América do Sul. Exemplos: <i>Acromyrmex crassispinus</i> (Forel), <i>Atta laevigata</i> (Smith), <i>Atta vollenweideri</i> Forel].

1.4 Formigas cortadeiras

Estas formigas são chamadas de cortadeiras pelo hábito de cortar folhas, flores, galhos e demais partes das plantas as quais carregam e posteriormente usam dentro do seu ninho como substrato para o cultivo do fungo simbiote, que serve como fonte de alimento principalmente das larvas (HÖLLDOBLER; WILSON, 2011; WILSON, 1986). Quando comparado com a utilização de substratos em decomposição, como feito por outras formigas attíneas, o hábito de cortar e produzir o cultivar de fungo a partir de material vegetal fresco representa uma importante transição evolutiva, que caracteriza as formigas cortadeiras como as mais especializadas dentro do grupo de cultivadoras de fungo (MEHDIABADI; SCHULTZ, 2010; MUELLER; RABELING, 2008; WEBER, 1972).

As formigas cortadeiras tiveram sua origem há aproximadamente 17–19 Ma (BRANSTETTER *et al.*, 2017b; LI *et al.*, 2018), são endêmicas das Américas e consideradas os herbívoros dominantes dos trópicos do Novo Mundo (HÖLLDOBLER; WILSON, 2011; WILSON, 1986). Até agora, foram propostas duas hipóteses sobre a região geográfica onde surgiu o ancestral comum de todas as formigas cortadeiras. Por um lado, estudos mais antigos sustentaram uma origem sul-americana baseada na evidência de uma maior diversidade de espécies na América do Sul (FOWLER, 1983; KUSNEZOV, 1963; MUELLER *et al.*, 2017). Por outro lado, Branstetter *et al.* (2017b), a partir da reconstrução evolutiva de formigas attíneas, sugeriram que as formigas cortadeiras possivelmente se originaram em habitats secos

da América Central e subsequentemente tiveram sua dispersão pelas Américas do Sul e do Norte.

A distribuição geográfica atual das formigas cortadeiras é muito ampla. Esta abrange desde a Patagônia argentina no seu extremo sul, até o sul dos Estados Unidos no seu extremo norte, incluindo algumas ilhas do Caribe e com exceção do Chile, sendo o único país da América do Sul onde não ocorrem (FERNÁNDEZ; SENDOYA, 2004; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, 2011; KEMPF, 1972). Ademais, ocupam uma grande diversidade de ambientes como, por exemplo, a Floresta Amazônica tropical e úmida, assim como também habitats áridos como o Cerrado e a Caatinga brasileira (FORTI *et al.*, 2020; SIQUEIRA *et al.* 2018).

Pelo expressivo impacto que causam na vegetação e pela capacidade de se tornarem organismos pragas, principalmente nos sistemas agrícolas, em muitos casos, estas formigas são reconhecidas pela sociedade por um ponto de vista negativo (CHERRETT, 1986; DELLA LUCIA, 2003, 2011; MONTOYA-LERMA, *et al.*, 2012; WIRTH *et al.*, 2003). No entanto, por essa capacidade que elas têm de modificar o ambiente, não apenas com a remoção do material vegetal senão também por meio da construção dos seus enormes ninhos e sua influência sobre outros organismos com os quais têm diversas interações biológicas, estes insetos apresentam um importante valor econômico e principalmente ecológico atuando nos ambientes como engenheiros de ecossistemas (JONES; LAWTON; SHACHAK, 1994; LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2014).

A capacidade de consumir uma grande quantidade e variedade de plantas é uma característica que contribui à popularidade destes insetos. No entanto, certos estudos demonstraram que também desenvolveram a habilidade de avaliar o tipo de planta que escolhem cortar (FARJI-BRENER, 2001; MONTOYA-LERMA, *et al.*, 2012; URBAS, 2005). Essa capacidade de seleção forma parte da complexidade comportamental das formigas cortadeiras, uma condição essencial para o seu sucesso nos diversos ambientes (FARJI-BRENER; PROTOMASTRO, 1992; FOWLER *et al.*, 1986).

Atualmente, este grupo de formigas compreende três gêneros (e um total de 53 espécies): *Atta* Fabricius (17 espécies), *Acromyrmex* Mayr (33 espécies) e *Amoimyrmex* Cristiano, Cardoso & Sandoval (3 espécies). Esta é a classificação taxonômica construída a partir de caracteres morfológicos dos táxons (BOLTON, 2021; BORGMEIER, 1959; CRISTIANO *et al.*, 2020; GONÇALVES, 1961). Desde o ponto de vista evolutivo, os estudos filogenéticos têm evidenciado as formigas cortadeiras como um grupo monofilético dentro do clado das Attina Superiores e o mais recentemente derivado de formigas cultivadoras de fungos

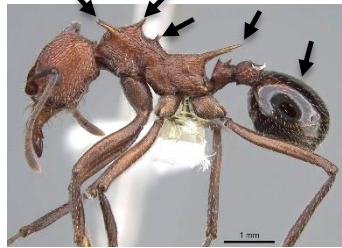
(BRANSTETTER *et al.*, 2017b; LI *et al.*, 2018; NYGAARD *et al.*, 2016;) (Figura 1). No entanto, a sistemática e filogenia das formigas cortadeiras se conhece principalmente a partir de evidências obtidas no estudo de grupos mais abrangentes de formigas e não de forma específica. Neste contexto, a maior parte da bibliografia conhecida, dedicada especificamente ao estudo da sistemática e classificação de formigas cortadeiras, provém exclusivamente de dados morfológicos (FERNÁNDEZ; CASTRO-HUERTAS; SERNA, 2015; GONÇALVES, 1986; HÖLLDOBLER; WILSON, 2011). Novos estudos sobre a evolução e reconstrução filogenética de formigas cortadeiras a partir de dados moleculares, proporcionam maiores amostragens de táxons e, por consequência, resultados mais robustos com uma alta resolução, se tornando importantes complementos aos estudos taxonômicos (BACCI *et al.*, 2009; CRISTIANO *et al.*, 2020; CRISTIANO; CARDOSO; FERNANDES-SALOMÃO, 2013; RABELING *et al.*, 2018; SÁNCHEZ-RESTREPO *et al.*, 2019). Assim, considera-se necessário mais pesquisas que tenham como objeto de estudo o grupo das formigas cortadeiras, em particular, e/ou focado em algum dos seus gêneros.

A seguir, apresenta-se uma sessão particular e detalhada sobre as formigas cortadeiras do gênero *Atta*, por ser este o principal objeto de estudo do presente trabalho.

1.5 O gênero *Atta*

As formigas do gênero *Atta* podem ser diferenciadas dos indivíduos dos outros dois gêneros de cortadeiras pela morfologia externa das operárias, principalmente as de maior tamanho (Tabela 2) (BRANDÃO; MAYHÉ-NUNES; SANHUDO, 2011; CRISTIANO *et al.*, 2020). As principais características diagnósticas de *Atta* são: três pares de espinhos presentes no dorso do mesossoma, o gáster liso, sem tubérculos, e a casta de operárias altamente polimórfica (BACCARO *et al.*, 2015). Também é possível reconhecer o gênero observando a casta de reprodutores, já que rainhas e machos de *Atta* são de tamanho consideravelmente maior. No entanto, esta é uma tarefa de maior dificuldade, primeiro porque indivíduos alados, no geral, emergem num período curto do ano e em segundo lugar são os menos representados nas coleções entomológicas (BORGMEIER, 1950; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, 2011).

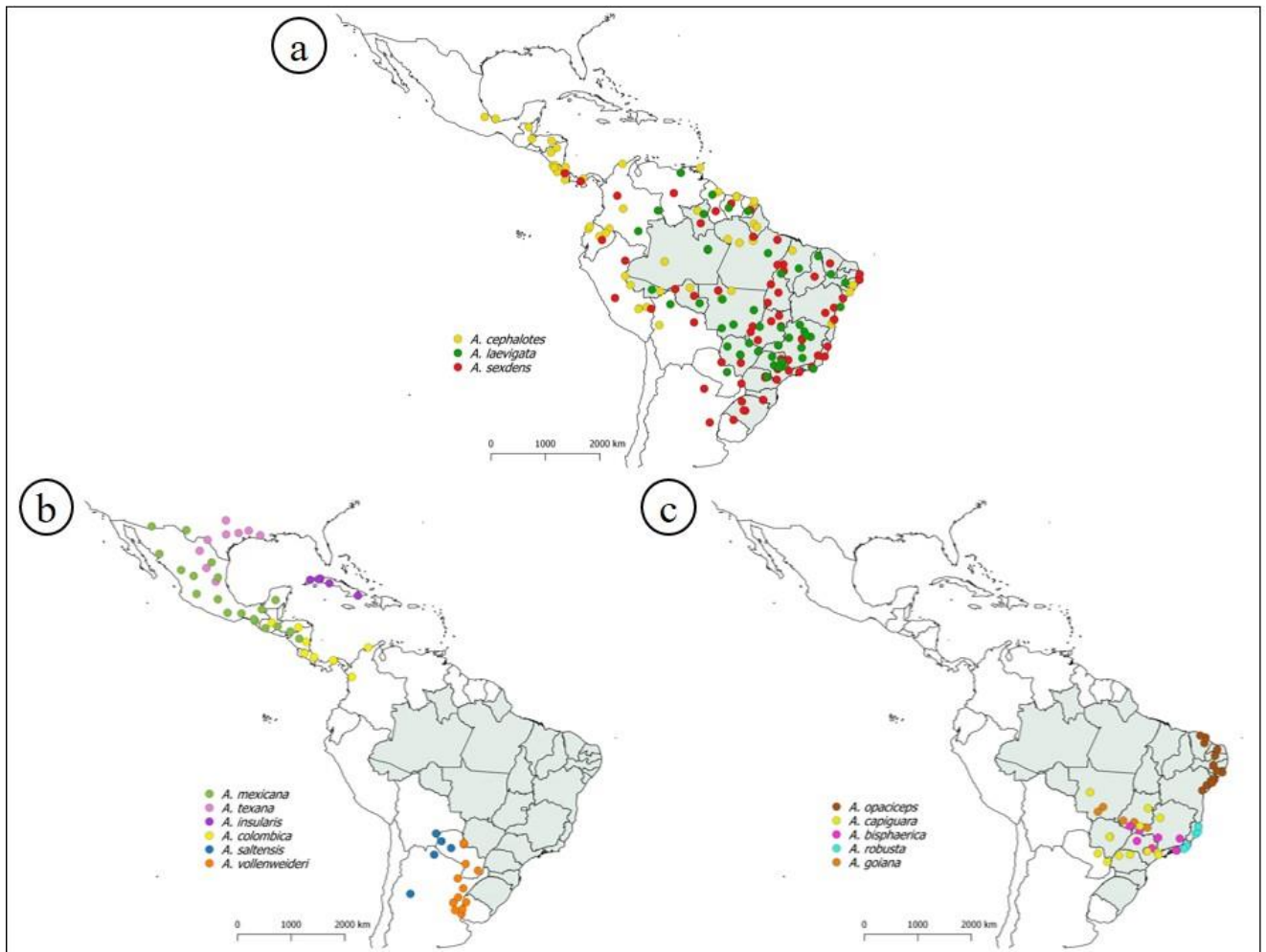
Tabela 2. Principais diferenças morfológicas entre os gêneros de formigas cortadeiras.

<i>Atta</i> - Três pares de espinhos no dorso do mesossoma. Primeiro par de espinhos pronotais ausente. - Gáster liso, sem tubérculos, muitas vezes brilhante.		<i>Atta saltensis</i> Forel
<i>Acromyrmex</i> - Quatro ou cinco pares de espinhos no dorso do mesossoma. Primeiro par de espinhos pronotais presente ou reduzido a tubérculos. - Gáster com presença de tubérculos, proeminentes ou reduzidos.		<i>Acromyrmex</i> <i>lundii</i> Guérin
<i>Amoimyrmex</i> - Quatro ou cinco pares de espinhos no dorso do mesossoma. Primeiro par de espinhos pronotais presente ou reduzido a tubérculos. - Gáster liso sem tubérculos, brilhante e em alguns casos com pequenas estrias.		<i>Amoimyrmex</i> <i>striatus</i> Roger

Fonte das fotos: AntWeb.org

Atta é um gênero de formigas de ampla distribuição geográfica no continente americano (BORGMEIER, 1959; GONÇALVES, 1960; JANICKI *et al.*, 2016). Apesar disso, só algumas das espécies se distribuem abrangendo grande parte da distribuição geográfica total do gênero. Por exemplo, enquanto espécies como *A. laevigata* e *Atta sexdens* Linnaeus se encontram amplamente distribuídas ao longo das Américas, principalmente América Central e do Sul (Figura 2a), outras possuem distribuição mais restrita, ocorrendo em alguns países dos extremos da distribuição geográfica do gênero, como *Atta texana* (Buckley, 1860) e *A. vollenweideri* (Figura 2b) ou apenas no Brasil, como é o caso de *Atta opaciceps* Borgmeier e *Atta robusta* Borgmeier (Figura 2c) (FORTI *et al.*, 2020; GONÇALVES, 1960).

Figura 2. Mapas da distribuição geográfica das espécies de *Atta*.



Fonte: Elaborado pela autora a partir dos dados obtidos para o presente estudo. Programa: Qgis v2.18.14.

Atualmente, o gênero *Atta* é composto por 15 espécies existentes (Tabela 3). São considerados outros dois táxons adicionais, *Atta pilosa* Buckley e *Atta tardigrada* Buckley (BOLTON, 2021); no entanto, estes são *incertae sedis*, ou seja, se encontram sem referência a espécimes depositados em coleções (o espécimen-tipo) e suas descrições são inadequadas. Quaisquer que sejam as verdadeiras identidades das duas espécies, certamente não correspondem a espécies de *Atta* como o gênero é atualmente conhecido.

Tabela 3. Caracterização das espécies de *Atta*: nome científico e autor, nome comum (quando conhecido), tipo de planta que consomem e distribuição geográfica.

Espécies	Nome comum	Substrato	Distribuição (países)
<i>A. bisphaerica</i> Forel, 1908	Saúva mata pasto	Monocotiledôneas	Brasil
<i>A. capiguara</i> Gonçalves, 1944	Saúva parda	Monocotiledôneas	Paraguai, Brasil
<i>A. cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)	Saúva da mata	Dicotiledôneas	México, Belize, Honduras, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Ilha de Cocos, Panamá, Trinidad e Tobago, Antilhas Menores, Barbados, Guiana, Guiana Francesa, Suriname, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia
<i>A. colombica</i> Guérin, 1844	-	Dicotiledôneas	Guatemala, Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Colômbia
<i>A. cubana</i> Fontela Rizo, 1995	-	Dicotiledôneas	Cuba
<i>A. goiana</i> Gonçalves, 1942	Saúva	Monocotiledôneas	Brasil
<i>A. insularis</i> Guérin, 1844	Bibijagua	Dicotiledôneas	Cuba
<i>A. laevigata</i> (Smith, 1858)	Saúva cabeça de vidro	Ambos, principalmente dicotiledôneas	Colômbia, Venezuela, Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Brasil, Bolívia, Paraguai
<i>A. mexicana</i> (Smith, 1858)	-	Dicotiledôneas	Sul EUA, México, Guatemala, Belize, Honduras, El Salvador, Nicarágua
<i>A. opaciceps</i> Borgmeier, 1939	Saúva do sertão do nordeste	Dicotiledôneas	Nordeste do Brasil
<i>A. robusta</i> Borgmeier, 1939	Saúva preta	Dicotiledôneas	Sudeste do Brasil

<i>A. saltensis</i> Forel, 1913	-	Dicotiledôneas	Bolívia, Centro-Oeste e Norte da Argentina, Paraguai, Oeste do Brasil
<i>A. sexdens</i> (Linnaeus, 1758)	Saúva limão, Formiga da mandioca	Ambos, principalmente dicotiledôneas	Costa Rica, Panamá, Venezuela, Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Equador, Peru, Brasil Bolívia, Paraguai, noroeste Argentina, Uruguai
<i>A. texana</i> (Buckley, 1860)	-	Dicotiledôneas	Sul dos EUA
<i>A. vollenweideri</i> Forel, 1893	-	Ambos, principalmente monocotiledôneas	Bolívia, Centro-Oeste do Paraguai, Oeste do Brasil, Centro-Norte e Nordeste da Argentina, Oeste do Uruguai
<i>A. pilosa</i> (Buckley, 1866) [unidentifiable taxa - <i>incertae sedis</i>]	-	-	EUA
<i>A. tardigrada</i> (Buckley, 1867) [unidentifiable taxa - <i>incertae sedis</i>]	-	-	EUA
<i>A. praecursor</i> Frič & Bayer, 1901 [<i>ichnotaxon</i>]	-	-	-

As espécies de *Atta* são polimórficas e o tamanho do corpo das operárias está diretamente relacionado com a função que cada uma desempenha. As de maior tamanho são especializadas na proteção da colônia e, por este motivo, são comumente chamadas de soldados. Operárias de tamanho médio, geralmente, realizam o forrageio e colheita do material vegetal e as menores desenvolvem tarefas, principalmente, dentro do ninho, como a manutenção do jardim de fungos e cuidado da rainha e da prole. Além disso, as dimensões que as colônias de *Atta* alcançam são gigantescas; os ninhos adultos podem viver em média 15 anos, atingir milhões de operárias e criar centenas de jardins de fungos simbiotes (FERNÁNDEZ;

CASTRO-HUERTAS; SERNA, 2015; FERNÁNDEZ; SERNA, 2019; HÖLLDOBLER; WILSON, 2011).

Na construção do seu ninho, as formigas cortadeiras do gênero *Atta* atuam como verdadeiras arquitetas. Um bom exemplo disso é o fantástico experimento que fizeram o professor Luiz Carlos Forti e a sua equipe de pesquisa da Universidade Estadual Paulista (UNESP-Botucatu). Durante três dias, os pesquisadores preencheram uma colônia adulta de *A. laevigata* com aproximadamente dez toneladas de cimento. Após um mês, procederam à escavação e obtiveram como resultado a estrutura representativa de uma colônia de oito metros de profundidade e mais de 300 metros de diâmetro, com até 8.000 câmaras internas e inúmeros túneis. A partir deste estudo, estimou-se que, para a construção de um formigueiro de dimensão e arquitetura semelhantes, as operárias precisam remover 40 toneladas de terra e andar uma distância equivalente a um quilômetro até a superfície do solo com cada uma das cargas (L. C. FORTI *et al.*, dados não publicados; MOREIRA *et al.*, 2004).

Como podemos perceber, este gênero de formigas alcança um nível de importância muito grande por várias razões. Por um lado, é um grupo bem destacado dentro de Formicidae no geral e, particularmente, dentro do grupo das formigas cultivadoras de fungos como um dos gêneros mais recentes e especializados. Além disso, essas formigas desempenham papéis fundamentais nos ecossistemas com a sua participação nas diversas interações simbióticas, como herbívoros dominantes, engenheiros de ecossistemas e de importância econômica como pragas agrícolas no Brasil e diversos outros países da Região Neotropical (BACCI *et al.*, 1995; CORRÊA *et al.*, 2016; HERZ; BEYSCHLAG; HÖLLDOBLER, 2007; LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2014; MOUTINHO; NEPSTAD; DAVIDSON, 2003; OLIVEIRA *et al.*, 2018; STERNBERG *et al.*, 2007).

Apesar de *Atta* ser um gênero muito bem estudado na sua biologia e ecologia, vários aspectos na sua evolução, biogeografia e taxonomia ainda permanecem sem resolução. Estudos que abordem estes assuntos são relevantes no preenchimento de lacunas no conhecimento sobre este tão característico e importante grupo.

1.6 A filogenômica como ferramenta para estudos em sistemática e evolução de formigas

Na ciência moderna, os estudos filogenéticos nos grupos de formigas têm avançado muito graças às técnicas que utilizam dados genômicos (BLAIMER *et al.*, 2015; NYGAARD *et al.*, 2016; WARD *et al.*, 2016). Durante a última década, a captura e sequenciamento de Elementos Ultra-conservados ou UCEs, tem sido um dos recursos mais eficientes nos estudos

de sistemática animal e biogeografia (DO AMARAL *et al.*, 2015; FAIRCLOTH *et al.*, 2015; GUEUNING; FREY; PRAZ, 2020; MCCORMACK *et al.*, 2012).

Os UCEs são regiões genômicas fortemente conservadas ao longo da evolução (BEJERANO *et al.*, 2004) que, juntamente com suas regiões vizinhas variáveis, são usados como marcadores moleculares para estudos filogenéticos e análises de datação por divergência (CRAWFORD *et al.*, 2012; FAIRCLOTH *et al.*, 2012; SMITH *et al.*, 2014). Na mirmecologia, a utilização de UCEs permitiu a obtenção de evidências com alto suporte sobre as relações filogenéticas em vários níveis. Por um lado, aquelas entre as formigas e seus grupos irmãos mais recentes, vespas (Apoidea) e abelhas (BRANSTETTER *et al.*, 2017a; FAIRCLOTH *et al.*, 2015). Por outro lado, permitiu elucidar diversificações em subfamílias e tribos de Formicidae (BOROWIEC, 2019; PREBUS, 2017, 2020; WILLIAMS *et al.*, 2020), até com uma resolução superior à fornecida por dados de sequência multilocus tradicionalmente usados em reconstruções filogenéticas (BLAIMER *et al.*, 2015). Dentro do grupo de formigas cultivadoras de fungos, graças aos UCEs, também houve progresso no conhecimento de relações filogenéticas que eram consideradas taxonomicamente conflitantes (gênero *Sericomyrmex*, JEŠOVNIK *et al.*, 2017).

Assim, consideramos que gerar dados de UCEs é uma estratégia muito promissora para caracterizar a biogeografia de *Atta* e estudar a história evolutiva do gênero. Além disso, baseado no estudo destes marcadores moleculares, também está em andamento a revisão filogenética de outros dois gêneros de formigas cultivadoras de fungos, *Cyphomyrmex* (por E. Z. ALBUQUERQUE *et al.*) e *Acromyrmex* (por C. RABELING *et al.*). Estas serão, sem dúvida, peças chaves do quebra-cabeça nos estudos filogenéticos do grupo de formigas attíneas que, em conjunto com os resultados obtidos a partir do presente estudo, nos permitirão fortalecer o conhecimento sobre o grupo Attina.

1.7 Objetivo Geral

A partir do presente estudo filogenético molecular, nos propomos gerar um grande conjunto de dados genômicos de *Atta* que permita resolver as relações filogenéticas ainda indeterminadas de seus clados e reconstruir a história evolutiva do gênero fornecendo novas evidências sobre sua origem, datas de divergência e padrões biogeográficos. Esperamos que nossos resultados forneçam informações adicionais que possam contribuir nos estudos evolutivos e taxonômicos de formigas cortadeiras e outras formigas attíneas.

COLABORAÇÃO EXTERNA

Para a execução desta pesquisa de doutorado contamos com a colaboração do Dr. Christian Rabeling, como co-orientador do estudo, e da sua equipe de pesquisa na *School of Life Sciences* da *Arizona State University* (ASU) em Tempe, AZ, EUA. No *Rabeling Lab*, os estudos são especializados em mecanismos de especiação e diversidade biológica de formigas, bem como na ecologia evolutiva de interações simbióticas entre formigas e outros organismos. As pesquisas do Dr. Rabeling envolvem história natural, comportamento, taxonomia, bem como filogenética, genética populacional e genômica de formigas. Esta colaboração e compromisso com nosso estudo envolveu assistência nos trabalhos de campo, financiamento econômico, fornecimento de infraestrutura, materiais e insumos de laboratório, assim como o acesso e utilização da própria coleção entomológica que faz parte do laboratório do Dr. Rabeling na ASU.

Além disso, contamos com a colaboração do Dr. Jeffrey Sosa-Calvo no treinamento da aluna nos métodos de laboratório (procedimentos de coleta e tratamento de UCEs) e nas análises dos dados; e do Dr. Ted R. Schultz no planejamento e organização do projeto, assim como também com contribuição acadêmica na elaboração do manuscrito produzido para sua publicação científica. Os Drs. Sosa-Calvo e Schultz são pesquisadores do *National Museum of Natural History, Smithsonian Institution*, em Washington, DC, EUA e, assim como também o Dr. Rabeling, há vários anos formam parte de uma equipe de trabalho em parceria e colaboração com o diretor e orientador deste estudo. No *Smithsonian Institution*, estes cientistas, dirigem e acompanham importantes projetos de pesquisa sobre evolução e sistemática de formigas, especialmente as formigas cultivadoras de fungos, ecologia histórica e evolução do comportamento de cultivo de fungos, teoria e método de análise filogenética, métodos quantitativos para avaliar a biodiversidade de formigas, entre outros.

REFERÊNCIAS

- ARMBRECHT, P. *et al.* Ecologia. In: FERNÁNDEZ, F.; GUERRERO, R. J.; DELSINNE, T. (eds.). **Hormigas de Colombia**. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales, 2019. p. 175–201.
- ANTWEB. **Versão 8.56. California Academy of Science**. 2021. Disponível em: <https://www.antweb.org>. Acesso em: 27 jan. 2021.
- BACCARO, F. B. *et al.* **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Manaus: Editora INPA, 2015.
- BACCI, M. *et al.* Biopolymer-degrading bacteria from nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 28, n. 1, p. 79–82, 1995.
- BACCI, M. *et al.* Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta* Fabricius (Formicidae: Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 51, n. 3, p. 427–437, 2009.
- BARONI URBANI, C. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 1, n. 2, p. 137–168, 1989.
- BARONI URBANI, C.; BOLTON, B.; WARD, P. S. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, v. 17, n. 4, p. 301–329, 1992.
- BLAIMER, B. B. *et al.* Phylogenomic methods outperform traditional multi-locus approaches in resolving deep evolutionary history: a case study of formicine ants. **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, n. 1, p. 1, 2015. DOI: 10.1186/s12862-015-0552-5
- BOLTON, B. **An online catalog of the ants of the world**. 2021. Disponível em: <https://antcat.org>. Acesso em: 15 fev. 2021.
- BOLTON, B.; PALACIO, E. E.; FERNÁNDEZ, F. Morfología y glosario. In: FERNÁNDEZ, F. (ed.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p. 221–231.
- BORGMEIER, T. Estudos sobre *Atta* (Hym. Formicidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 48, p. 239–263, 1950.
- BORGMEIER, T. Nova contribuição para o conhecimento das formigas neotropicas (Hym. Formicidae). **Revista de Entomologia (Rio de Janeiro)**, v. 10, p. 403–428, 1939.
- BORGMEIER, T. Revision der Gattung *Atta* Fabricius (Hymenoptera, Formicidae). **Studia**, v. 2, n. 1–4, p. 321–390, 1959.
- BOROWIEC, M. L. Convergent evolution of the army ant syndrome and congruence in big-data phylogenetics. **Systematic Biology**, v. 68, n. 4, p. 642–656, 2019.

BOROWIEC, M. L. *et al.* Compositional heterogeneity and outgroup choice influence the internal phylogeny of the ants. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 134, p. 111–121, 2019.

BRADY, S. G. *et al.* Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 48, p. 18172–18177, 2006.

BRANDÃO, C. R. F. Reino Animalia: Formicidae. In: JOLY, C. A.; CANCELLO, E. M. (eds.). **Invertebrados terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo: síntese do conhecimento ao final do século XX**. São Paulo: FAPESP, 1999. p. 58–63.

BRANDÃO, C. R. F.; MAYHÉ-NUNES, A. J. A new fungus-growing ant genus, *Mycetagroicus* gen. with the description of three new species and comment on the monophyly of the Attini (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 38, n. 3B, 2001.

BRANDAO, C. R. F.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; SANHUDO, C. E. D. Taxonomia e filogenia das formigas-cortadeiras. In: DELLA LUCIA, T. M. C. (ed.). **Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2011. p. 27–48.

BRANSTETTER, M. G. *et al.* Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology**, v. 27, n. 7, p. 1019–1025, 2017. a.

BRANSTETTER, M. G. *et al.* Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1852, p. 20170095, 2017. b. DOI: 10.1098/rspb.2017.0095

BUCKLEY, S. B. Descriptions of new species of North American Formicidae (continued from page 172.). **Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia**, v. 6, p. 335–350, 1867.

BUCKLEY, S. B. The cutting ant of Texas. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 12, p. 233–236, 1860.

CHERRETT, J. M. The biology, pest status and control of leaf-cutting ants. **Agricultural Zoology Reviews**, v. 1, p. 1–37, 1986.

CORNER, E. J. H. **A monograph of Clavaria and allied genera**. Oxford University Press. 1950.

CORREIA, M. M. *et al.* Foraging activity of leaf-cutting ants changes light availability and plant assemblage in Atlantic forest. **Ecological Entomology**, v. 41, n. 4, p. 442–450, 2016.

CRAWFORD, N. G. *et al.* More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. **Biology Letters**, v. 8, n. 5, p. 783–786, 2012.

CRISTIANO, M. P. *et al.* *Amoimymex* Cristiano, Cardoso & Sandoval, gen. nov. (Hymenoptera: Formicidae): a new genus of leaf-cutting ants revealed by multilocus molecular phylogenetic and morphological analyses. **Austral Entomology**, v. 59, n. 4, p. 643–676, 2020.

CRISTIANO, M. P.; CARDOSO, D. C.; FERNANDES-SALOMÃO, T. M. Cytogenetic and molecular analyses reveal a divergence between *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) and other congeneric species: taxonomic implications. **PLoS One**, v. 8, n. 3, 2013.

DELLA LUCIA, T. M. C. Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. In: FERNÁNDEZ, F. (ed.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p. 337–349.

DELLA LUCIA, T. M. C.; SOUZA, D. J. Importância e história de vida das formigas-cortadeiras. In: DELLA LUCIA, T. M. C. (ed.). **Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2011. p. 13–26.

DO AMARAL, F. R. *et al.* Ultraconserved elements sequencing as a low-cost source of complete mitochondrial genomes and microsatellite markers in non-model amniotes. **PLoS One**, v. 10, n. 9, p. e0138446, 2015.

EGGLETON, P. The state of the world's insects. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 5, p. 61–82, 2020.

EMERY, C. Études sur les Myrmicinae. [V-VII.]. **Annales de la Société Entomologique de Belgique**, v. 57, p. 250–262, 1913.

FABRICIUS, J. C. **Systema Piezatorum secundum ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus**. Brunswick: C. Reichard, 1804.

FAIRCLOTH, B. C. *et al.* Target enrichment of ultraconserved elements from arthropods provides a genomic perspective on relationships among Hymenoptera. **Molecular Ecology Resources**, v. 15, n. 3, p. 489–501, 2015.

FAIRCLOTH, B. C. *et al.* Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary timescales. **Systematic Biology**, v. 61, p. 717–726, 2012.

FARJI-BRENER, A. G. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. **Oikos**, v. 92, n. 1, p. 169–177, 2001.

FARJI-BRENER, A. G.; PROTOMASTRO, J. J. Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (Attini, *Acromyrmex*) en un bosque subtropical seco. **Ecotrópicos**, v. 5, n. 1, p. 32–43, 1992.

FERNÁNDEZ, F.; CASTRO-HUERTAS, V.; SERNA, F. **Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* & *Atta* (Hymenoptera: Formicidae)**. Fauna de Colombia, Monografía No. 5, Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 2015.

FERNÁNDEZ, F.; GUERRERO, R. J.; DELSINNE, T. Filogenia y sistemática de las hormigas neotropicales. *In*: FERNÁNDEZ, F.; GUERRERO, R. J.; DELSINNE, T. (eds.). **Hormigas de Colombia**. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales, 2019. p. 57–89.

FERNÁNDEZ, F.; SENDOYA, S. Synonymic list of neotropical ants (Hymenoptera: Formicidae). **Biota Colombiana**, v. 5, n. 1, 2004.

FERNÁNDEZ, F.; SERNA, F. J. Subfamilia Myrmicinae. *In*: FERNÁNDEZ, F.; GUERRERO, R. J.; DELSINNE, T. (eds.). **Hormigas de Colombia**. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales, 2019. p. 791–888.

FOLGARAIT, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity & Conservation**, v. 7, n. 9, p. 1221–1244, 1998.

FONTENLA RIZO, J. L. Nueva especie de *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) del archipiélago cubano. **Avicennia**, v. 3, p. 77–86, 1995.

FOREL, A. Ameisen aus Guatemala usw., Paraguay und Argentinien (Hym.). **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, p. 239–269, 1909.

FOREL, A. Ameisen aus Sao Paulo (Brasilien), Paraguay etc. gesammelt von Prof. Herm. v. Ihering, Dr. Lutz, Dr. Fiebrig, etc. **Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, v. 58, p. 340–418, 1908.

FOREL, A. Études myrmécologiques en 1884 avec une description des organes sensoriels des antennes. **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**, v. 20, p. 316–380, 1885 ("1884").

FOREL, A. Formicides de l'Antille St. Vincent, récoltées par Mons. H. H. Smith. **Transactions of the Entomological Society of London**, p. 333–418, 1893.

FOREL, A. Fourmis d'Argentine, du Brésil, du Guatemala & de Cuba reçues de M. M. Bruch, Prof. v. Ihering, Mlle Baez, M. Peper et M. Rovereto. **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**, v. 49, p. 203–250, 1913.

FOREL, A. Note sur les Attini. **Annales de la Société Entomologique de Belgique**, v. 37, p. 586–607, 1893.

FORTI, L. C. *et al.* Occurrence of Leaf-Cutting and Grass-Cutting Ants of the Genus *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Geographic Regions of Brazil. **Sociobiology**, v. 67, n. 4, p. 514–525, 2020.

FOWLER, H. G. Latitudinal gradients and diversity of the leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Hymenoptera: Formicidae). **Revista de Biología Tropical**, v. 31, n. 2, p. 213–216, 1983.

FOWLER, H. G. *et al.* Economics of grass-cutting ants. *In*: LOFGREN, C. S.; VANDERMEER, R. K. (eds.). **Fire ants and leaf-cutting ants**. Boulder: Westview Press, 1986. p.18–35.

FRIES, E. **Systema orbis vegetabilis**. Lunde, e Typographia academica, 1825.

GONÇALVES, C. R. Contribuição para o conhecimento do gênero *Atta* Fabr., das formigas saúvas. **Boletim da Sociedade Brasileira de Agronomia**, v. 5, p. 333–358, 1942.

GONÇALVES, C. R. Descrição de uma nova saúva brasileira (Hym., Form.). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 4, p. 233–238, 1944.

GONÇALVES, C. R. Distribuição, biologia e ecologia das saúvas. **Divulgação Agrônômica**, v. 1, p. 2–10, 1960.

GONÇALVES, C. R. Filogenia do gênero *Atta* Fabricius (Hymenoptera, Formicidae). Anais do VI Congresso Brasileiro de Zoologia. **Publicações Avulsas do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, v. 65, p. 13–17, 1986.

GONÇALVES, C. R. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 4, n. 1-4, p. 113–180, 1961.

GUÉRIN-MÉNEVILLE, F. E. **Iconographie du règne animal de G. Cuvier, ou représentation d'après nature de l'une des espèces les plus remarquables, et souvent non encore figurées, de chaque genre d'animaux**. Insectes. Paris: J. B. Baillière, 1844.

GUEUNING, M.; FREY, J. E.; PRAZ, C. Ultraconserved yet informative for species delimitation: Ultraconserved elements resolve long-standing systematic enigma in Central European bees. **Molecular Ecology**, v. 29, n. 21, p. 4203–4220, 2020.

HERZ, H.; BEYSCHLAG, W.; HÖLLDOBLER, B. Herbivory rate of leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. **Biotropica**, v. 39, n. 4, p. 482–488, 2007.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge,: Harvard University Press, 1990.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The leafcutter ants: civilization by instinct**. London and New York: W. W. Norton & Company, 2011.

JANICKI, J. *et al.* Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. **Ecological Informatics**, v. 32, 185–193. 2016.

JEŠOVNIK, A. *et al.* Phylogenomic species delimitation and host-symbiont coevolution in the fungus-farming ant genus *Sericomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae): ultraconserved elements (UCEs) resolve a recent radiation. **Systematic Entomology**, v. 42, n. 3, p. 523–542, 2017.

JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. In: SAMSON, F. B.; KNOPE, F. L. (eds.). **Ecosystem management**. New York: Springer, 1994. p. 130–147.

- KASPARI, M. Introducción a la ecología de las hormigas. *In*: FERNÁNDEZ, F. (ed.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p. 97–112.
- KEMPF, W. W. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. **Studia Entomologica**, v. 15, p. 3–344, 1972.
- KUSNEZOV, N. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. **Acta Zoologica Lilloana**, v. 19, p. 25–186, 1963.
- LATREILLE, P. A. **Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes**, v. 3, Paris: F. Dufart, 1802.
- LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified Neotropical forests. **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 516–528, 2014.
- LI, H. *et al.* Convergent evolution of complex structures for ant–bacterial defensive symbiosis in fungus-farming ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 42, p. 10720–10725, 2018.
- LINNAEUS, C. **Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis**. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae [= Stockholm]: L. Salvii, 1758.
- MANN, W. M. The Stanford Expedition to Brazil, 1911, John C. Branner, Director. The ants of Brazil. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 60, p. 399–490, 1916.
- MAYR, G. **Myrmecologische Studien**. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, v. 12, p. 649–776, 1862.
- MAYR, G. Formicidae. *In*: **Novara Expedition 1865**. Reise der Österreichischen Fregatte "Novara" um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859. Zoologischer Theil. Bd. II. Abt. 1. Wien: K. Gerold's Sohn, 1865.
- MCCORMACK, J. E. *et al.* Ultraconserved elements are novel phylogenomic markers that resolve placental mammal phylogeny when combined with species-tree analysis. **Genome Research**, v. 22, n. 4, p. 746–754, 2012.
- MEHDIABADI, N. J.; SCHULTZ, T. R. Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). **Myrmecological News**, v. 13, p. 37–55, 2010.
- MIKHEYEV, A. S.; MUELLER, U. G.; ABBOT, P. Cryptic sex and many-to-one coevolution in the fungus-growing ant symbiosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 28, p. 10702–10706, 2006.
- MIKHEYEV, A. S.; MUELLER, U. G.; BOOMSMA, J. J. Population genetic signatures of diffuse co-evolution between leaf-cutting ants and their cultivar fungi. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 1, p. 209–216, 2007.

- MONTOYA-LERMA, J. *et al.* Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. **International Journal of Pest Management**, v. 58, n. 3, p. 225–247, 2012.
- MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C.; DAVIDSON, E. A. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1265–1276, 2003.
- MOREAU, C. S. *et al.* Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science**, v. 312, n. 5770, p. 101–104, 2006.
- MOREAU, C. S.; BELL, C. D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2240–2257, 2013.
- MOREIRA, A. *et al.* Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 39, n. 2, p. 109–116, 2004.
- MUELLER, U. G. *et al.* Biogeography of mutualistic fungi cultivated by leafcutter ants. **Molecular Ecology**, v. 26, n. 24, p. 6921–6937, 2017.
- MUELLER, U. G. *et al.* The evolution of agriculture in insects. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, p. 563–595, 2005.
- MUELLER, U. G.; RABELING, C. A breakthrough innovation in animal evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 14, p. 5287–5288, 2008.
- MUELLER, U. G.; REHNER, S. A.; SCHULTZ, T. R. The evolution of agriculture in ants. **Science**, v. 281, n. 5385, p. 2034–2038, 1998.
- MUNKACSI, A. B. *et al.* Convergent coevolution in the domestication of coral mushrooms by fungus-growing ants. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 271, n. 1550, p. 1777–1782, 2004.
- NESS, J.; MOONEY, K.; LACH, L. Ants as mutualists. *In*: LACH, L., PARR, C. L.; ABBOTT, K. L. (eds.). **Ant ecology**. New York: Oxford University Press Inc., 2010. p. 97–114.
- NYGAARD, S. *et al.* Reciprocal genomic evolution in the ant–fungus agricultural symbiosis. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 1–9, 2016.
- OLIVEIRA, M. V. *et al.* Ninhos de *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) podem afetar a estrutura da assembleia de artrópodes do solo na Mata Atlântica? **Iheringia. Série Zoologia**, v. 108, 2018.
- PERTY, M. **Delectus animalium articulorum, quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis augustissimi peracto, collegerunt Dr. J. B. Spix et Dr. C. F. Ph. de Martius. Fasc. 3. Monachii** [= Munich]: published by the author, p. 125–224, 1833.

PHILPOTT, S. M.; ARMBRECHT, I. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 4, p. 369–377, 2006.

PREBUS, M. M. Insights into the evolution, biogeography and natural history of the acorn ants, genus *Temnothorax* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **BMC Evolutionary Biology**, v. 17, n. 1, p. 1–22, 2017.

PREBUS, M. M. Phylogenomic species delimitation in the ants of the *Temnothorax salvini* group (Hymenoptera: Formicidae): an integrative approach. **Systematic Entomology**, 2020. DOI: 10.1111/syen.12463

RABELING, C. *et al.* Reconstructing the evolutionary history of leaf-cutting ants reveal multiple origins of inquiline social parasitism via sympatric speciation. *In*: INTERNATIONAL CONFERENCE OF THE UNION FOR THE STUDY OF SOCIAL INSECTS, 18., 2018, Guarujá. **Anais [...]**. Guarujá, São Paulo, Brasil: IUSSI, 2018.

RABELING, C.; BACCI, M. A new workerless inquiline in the Lower Attini (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion of social parasitism in fungus-growing ants. **Systematic Entomology**, v. 35, n. 3, p. 379–392, 2010.

SÁNCHEZ-RESTREPO, A. F. *et al.* Distribution and diversity of leaf-cutting ants in Northeastern Argentina: species most associated with forest plantations. **International Journal of Pest Management**, v. 65, n. 3, p. 244–257, 2019.

SCHULTZ, T. R. In search of ant ancestors. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 26, p. 14028–14029, 2000.

SCHULTZ, T. R. *et al.* Reciprocal illumination: a comparison of agriculture in humans. *In*: VEGA, F.; BLACKWELL, M. (eds.). **Ecological and evolutionary advances in insect-fungal associations**. New York: Oxford University Press, 2005. p 149–190.

SCHULTZ, T. R.; BRADY, S. G. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 14, p. 5435–5440, 2008.

SCHULTZ T. R.; MCGLYNN, T. P. The interactions of ants with other organisms. *In*: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. (eds.). **Ants: measuring and monitoring biological diversity**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 2000. p. 35–44.

SILVA-PINHATI, A. C. O. *et al.* Low variation in ribosomal DNA and internal transcribed spacers of the symbiotic fungi of leaf-cutting ants (Attini: Formicidae). **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 37, n. 10, p. 1463–1472, 2004.

SINGER, R. The Agaricales in modern taxonomy 4th edn. **Dehradun: Bishen Singh and Mahendra Pal Singh**, p. 477, 1986.

SIQUEIRA, F. F. S. *et al.* Human disturbance promotes herbivory by leaf-cutting ants in the Caatinga dry forest. **Biotropica**, v. 50, n. 5, p. 779–788, 2018.

SMITH, B. T. *et al.* Target capture and massively parallel sequencing of ultraconserved elements for comparative studies at shallow evolutionary time scales. **Systematic Biology**, v. 63, n. 1, p. 83–95, 2014.

SMITH, F. **Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum.** Part VI. Formicidae. London: British Museum, 1858.

SOLOMON, S. E. *et al.* The molecular phylogenetics of *Trachymyrmex* Forel ants and their fungal cultivars provide insights into the origin and coevolutionary history of ‘higher-attine’ ant agriculture. **Systematic Entomology**, v. 44, n. 4, p. 939–956, 2019.

STERNBERG, L. D. *et al.* Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1608, p. 315–321, 2007.

URBAS, P. **Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cuttings ants.** 2005. Tese (Doutorado em Ciências) - Department of Biology Technical University of Kaiserslautern, Kaiserslautern, 2005.

VILLESEN, P. *et al.* Evolution of ant-cultivar specialization and cultivar switching in *Apterostigma* fungus-growing ants. **Evolution**, v. 58, n. 10, p. 2252–2265, 2004.

VO, T. L.; MUELLER, U. G.; MIKHEYEV, A. S. Free-living fungal symbionts (Lepiotaceae) of fungus-growing ants (Attini: Formicidae). **Mycologia**, v. 101, n. 2, p. 206–210, 2009.

WARD, P. S. Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 1668, n. 1, p. 549–563, 2007.

WARD, P. S. The phylogeny and evolution of ants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, p. 23–43, 2014.

WARD, P. S. *et al.* Phylogenetic classifications are informative, stable, and pragmatic: the case for monophyletic taxa. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 4, p. 489–492, 2016.

WARD, P. S. *et al.* The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, v. 40, n. 1, p. 61–81, 2015.

WEBER, N. A. **Gardening ants, the Attines.** Philadelphia: The American Philosophical Society, 1972.

WESTWOOD, J. O. **An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families.** v. 2. Part XI. London: Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, p. 193–224, 1839.

WHEELER, W. M. Two new genera of myrmicine ants from Brazil. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 59, p. 483–491, 1915.

WILLIAMS, J. L. *et al.* Global domination by crazy ants: phylogenomics reveals biogeographical history and invasive species relationships in the genus *Nylanderia* (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, v. 45, n. 4, p. 730–744, 2020.

WILSON, E. O. **Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects**. Germany: Oldendorf/Luhe, Ecology Institute, 1990.

WILSON, E. O. The defining traits of fire ants and leaf-cutting ants. *In*: LOFGREN, C. S., VANDER MEER, R. K. (eds.). **Fire ants and leaf-cutting ants**. Boulder: Westview Press, 1986. p. 1–9.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1971.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 38, p. 13367–13371, 2005. a.

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

WIRTH, R. *et al.* **Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama**. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2003.

3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Pela sua grande importância ecológica e econômica, o gênero *Atta* é um dos grupos de formigas protagonistas em diversos tipos de estudos envolvendo biologia, comportamento, ecologia, controle e as interações entre elas, outros organismos e o meio ambiente. No entanto, este gênero era considerado um dos grupos de formigas mais carentes de uma melhor compreensão da filogenia e da evolução das espécies.

Realizamos um estudo das relações filogenéticas, datação de divergência e biogeográfica do gênero *Atta* usando Elementos Ultra-conservados (UCEs). Nossos resultados representam a filogenia e o estudo sobre a evolução de *Atta* mais completo até o momento, com implicações para a história evolutiva e filogenia das formigas cultivadoras de fungos no geral e para as formigas cortadeiras em particular. Proporcionamos um estudo mais robusto que os estudos anteriores na mesma área devido a que envolvemos um maior número de espécies de *Atta* e abrangemos em grande proporção a área geográfica de cada uma delas, particularmente espécies de ampla distribuição, incluindo uma quantidade superior de espécimes. Além disso, recuperamos uma maior quantidade de loci de UCE como marcadores filogenéticos e as 14 espécies estudadas com o maior suporte. Assim, nossa ampla amostragem de táxons e os métodos filogenéticos aplicados permitem uma maior resolução na história evolutiva dessas espécies e um melhor conhecimento da sistemática, biogeografia e evolução de *Atta* fornecendo, ademais, uma sólida base para futuros estudos taxonômicos.

A partir da definição das relações filogenéticas entre as espécies e uma combinação entre as estimativas das datas de divergência e o cenário biogeográfico envolvido ao longo da evolução, o nosso estudo revela importante informação que permite reconstruir a história evolutiva de *Atta*. A recente e rápida radiação das espécies de *Atta* é uma das conclusões mais interessantes, e quiçá a mais importante, deste trabalho. Estamos na presença de um grupo de formigas muito jovem que tem abarcado uma enorme distribuição e conquistando os diversos ambientes com muito sucesso, tendo começado sua diversificação há pouco tempo (8.5 milhões de anos) e alcançando o máximo da sua especiação em apenas os últimos 2.0 milhões de anos. Além disso, embora o gênero *Atta* tenha uma origem norte-americana, sua expansão pelo resto do continente foi muito rápida e é na América Central e do Sul onde atualmente sua distribuição e diversidade de espécies predominam. Desta forma, resulta muito previsível pensar que a adaptação ao clima tropical e aos ambientes abertos que essas formigas possuem contribuíram ao sucesso de colonização, obtendo posteriormente uma maior diversificação na América do Sul, e principalmente no Brasil, como consequência da expansão dos Cerrados. Por fim, que

espécies de *Atta* amplamente distribuídas tenham condicionado a reconstrução biogeográfica do gênero, sugere que essas espécies podem reter informações históricas sobre as distribuições ancestrais. Este é um ponto muito interessante ao observar que cada uma destas espécies forma parte de um subgrupo filogeneticamente semelhante junto a espécies de distribuição restrita.

Considerando as novas evidências levantadas acima sobre este grupo de formigas tão importante e popular, acreditamos que nossa investigação será de interesse não apenas para cientistas interessados em sistemática, filogenética molecular e biogeografia, senão também para aqueles interessados em ecologia, controle de pragas e entomologia aplicada no geral, incluindo, especificamente, aqueles interessados em mirmecologia aplicada, ou seja, o estudo das formigas de alta importância biológica e econômica.