



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais



DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FILOGENÉTICA DE FORMIGAS DO GÊNERO *PHEIDOLE* NA REGIÃO DO CERRADO

Karen Christina Ferreira Neves

2016

Karen Christina Ferreira Neves

**DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FILOGENÉTICA DE
FORMIGAS DO GÊNERO *PHEIDOLE* NA REGIÃO DO
CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos

UBERLÂNDIA - MG
Fevereiro – 2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

N518d Neves, Karen Christina Ferreira, 1988-
2020 Diversidade taxonômica e filogenética de formigas do gênero
pheidole na região do cerrado [recurso eletrônico] / Karen Christina
Ferreira Neves. - 2020.

Orientador: Heraldo Luís de Vasconcelos Vasconcelos.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia.
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Modo de acesso: Internet.
Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2020.3910>
Inclui bibliografia.
Inclui ilustrações.

1. Ecologia. I. Vasconcelos, Heraldo Luís de Vasconcelos, 1962-,
(Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU:574

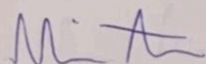
Glória Aparecida – CRB-6/2047

Karen Christina Ferreira Neves

**DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FILOGENÉTICA DE
FORMIGAS DO GÊNERO *PHEIDOLE* NA REGIÃO DO
CERRADO**

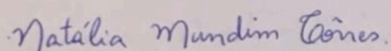
Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia como parte das
exigências para obtenção do título de
Mestre em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais.

APROVADA em 16 de fevereiro de 2016



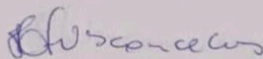
Prof. Dr. Rodrigo dos Santos Machado Feitosa

UFPR



Prof. Dr. Natália Mundim Tôres

UFU



Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos
UFU
(Orientador)

UBERLÂNDIA - MG
Fevereiro – 2016

ÍNDICE

RESUMO.....	vi
ABSTRAT.....	vii
1.INTRODUÇÃO.....	1
2.MATERIAL E MÉTODOS.....	5
2.1. Área de estudo.....	5
2.2. Dados Moleculares.....	6
2.2.1. Extração de DNA.....	6
2.2.2. Reação em Cadeia de Polimerase (PCR).....	6
2.2.3. Reação de Eletroforese e Purificação.....	7
2.2.4. Reação de Sequenciamento.....	7
2.3. Inferência Filogenética.....	8
2.3.1. Modelos de substituição e esquemas de partição.....	8
2.3.2. Máxima verossimilhança.....	8
2.4. Análises Estatísticas.....	9
2.4.1. Diversidade taxonômica.....	9
2.4.2. Diversidade filogenética.....	10
2.4.2.1. Modelos Nulos e aplicações da aleatorização.....	10
2.4.2.2. Índices filogenéticos.....	10
3.RESULTADOS.....	11
3.1. Riqueza de espécies.....	11
3.2. Composição de espécies.....	13
3.3. Métricas de diversidade filogenética.....	18
4.DISSCUSSÃO.....	23
4.1. Composição de espécies.....	23
4.2. Gradiente de riqueza de espécies.....	24
4.3. Diversidade filogenética.....	26

5.CONCLUSÃO.....	29
6.REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30
7. APENDICE.....	36

RESUMO

NEVES, K. Diversidade taxonômica e filogenética de formigas do gênero *Pheidole* na região do Cerrado. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. p. 36, 2016.

O gênero *Pheidole* é reconhecido por sua hiperdiversidade. No entanto, pouco se sabe sobre como essa diversidade é distribuída ao longo de gradientes geográficos e ambientais. Aqui são apresentados os resultados de um estudo para descrever os padrões de diversidade taxonômica e filogenética de *Pheidole* em todo o bioma Cerrado do Brasil central. Foi utilizado um protocolo de amostragem para coletar *Pheidole* em 26 locais do Cerrado. Em cada local foram instaladas 120 armadilhas em 30 pontos de amostragem diferentes. Foi coletado um total de 73 morfoespécies de *Pheidole* das quais apenas 17 puderam ser identificadas usando chaves taxonômicas (Wilson 2003). O número de espécies por local foi variável. As mais ricas em espécies tendem a serem localizadas nas regiões sul e sudeste do bioma. Utilizei análise de regressão múltipla para avaliar a influência de cinco variáveis bioclimáticas (altitude, temperatura média anual, amplitude anual da temperatura, precipitação anual e sazonalidade da precipitação) e duas variáveis geográficas (latitude e longitude) sobre a riqueza de espécies de *Pheidole*. O modelo completo explicou 67,4% da variação observada na riqueza de espécies, e as melhores variáveis preditivas foram temperatura média anual, amplitude anual da temperatura e precipitação anual e latitude. A análise da composição da comunidade em cada site indicou que os locais situados na região Nordeste são menos similares que os demais locais. As análises filogenéticas demonstraram que todas as comunidades apresentam uma estrutura filogenética agrupada, porém houve diferenças quanto ao grau de agrupamento. As comunidades localizadas em Mucugê (BA), Águas de Santa Bárbara (SP) e São Carlos (SP) se distinguiram das demais quanto a magnitude de relação filogenética entre as espécies. De acordo com o modelo de regressão múltipla, as variáveis bio-climáticas e geográficas explicaram 39,8% deste padrão, e a melhor variável preditora foi a precipitação anual.

Palavras-chave: Cerrado, Formigas, *Pheidole*, gradiente de diversidade, diversidade taxonômica, diversidade filogenética.

ABSTRACT

NEVES, K. Taxonomic and phylogenetic diversity of ants of the *Pheidole* genera in the Cerrado region. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. pp. 36, 2016.

The *Pheidole* genus is recognized for its hyperdiversity. However, little is known about how this diversity is distributed along geographical and environmental gradients. Here are presented the results of a study describing the taxonomic and phylogenetic diversity of *Pheidole* all over the Cerrado biome of central Brazil. It was used a sampling protocol to collect *Pheidole* in 26 Cerrado localities. In each place, 120 traps were installed in 30 different sampling points. It was collected a total of 73 morphospecies of *Pheidole* of which only 17 could be identified using taxonomic keys. The number of species per site was variable. The most species rich areas tend to be located in the southern and south-eastern regions of the biome. I used multiple regression analysis to assess the influence of five bioclimatic variables (altitude, mean annual temperature, annual temperature amplitude, annual precipitation and precipitation seasonality) and two geographical variables (latitude and longitude) on the *Pheidole* species richness. The complete model explained 67,4% of the observed *Pheidole* species richness variation, and the best predictive variables were mean annual temperature, mean annual temperature amplitude, and annual precipitation and latitude. The community composition analyses in each site indicated that the localities situated in the North-east region are less similar than the others. The phylogenetic analyses demonstrated that all communities have an aggregated phylogenetic structure; however there were differences in the degrees of aggregation. The communities located in Mucugê (BA), Águas de Santa Bárbara (SP) and São Carlos (SP) were distinguished from the others in relation to the magnitude of the phylogenetic relationship between the species. According to the multiple regression models, the bioclimatic and geographical variables explained 39,8% of this pattern, and the best predictor variable was the annual precipitation.

Key-words: Cerrado, Ants, *Pheidole*, diversity gradient, taxonomic diversity, phylogenetic diversity.

1. INTRODUÇÃO

Muitos dos trabalhos feitos dentro da ecologia de comunidades tentam responder uma das perguntas mais centrais, de como se dão os padrões de diversidade. Acredita-se que as variáveis ambientais são informações que mais contribuem com a forma em que as espécies estão dispersas no globo. Desta forma, com a inclusão de dados climático-ambientais, têm sido observados consideráveis avanços na compreensão destes padrões de diversidade. Por exemplo, Costa et al., (2007), demonstraram que características climáticas atuais (precipitação anual, range temperatura, sazonalidade de precipitação e temperatura) conjuntamente explicam boa parte variação na riqueza de *Squamata* no Cerrado. A variação na riqueza de outros grupos de espécies também pode ser explicada da mesma maneira. A riqueza de aves da América do Sul está associada com evapotranspiração, temperatura média anual, temperatura mínima e precipitação (Diniz-Filho & Bini, 2005). Da mesma forma, o gradiente climático relacionado com água e energia é um forte preditor da riqueza de espécies de várias ordens dentro do grupo de mamíferos (Hortal et al., 2008).

Modificações nas condições ambientais estão relacionadas com as variáveis geográficas, como por exemplo, a latitude e a longitude. Um número crescente de estudos tenta entender como a riqueza de espécies pode ser influenciada por variações geográficas e das condições ambientais. Muitos destes estudos têm focado em identificar padrões de riqueza ao longo dos gradientes latitudinais, que atualmente é um dos padrões mais bem explicado para muitos táxons (Hawkins et al., 2003) e em diferentes escalas espaciais (Gaston, 2000). A latitude é uma variável que integra diferentes fatores e desta forma diversas hipóteses foram formuladas para tentar explicar a variação na riqueza de espécies

O padrão de distribuição das espécies pode ser influenciado, por exemplo, pela disponibilidade de energia. A relação espécie-energia indica um aumento no número de espécies de acordo com a disponibilidade de energia (Wright, 1983). Para estimar a quantidade de energia presente no ambiente consideram-se variáveis ambientais, tais como, produtividade primária e evapotranspiração. Um outra hipótese considera que ambientes mais heterogêneos disponibilizam uma maior quantidade de recurso, gerando mais nichos, e consequentemente o ambiente tem maior capacidade de abrigar grande diversidade de espécies (MacArthur & MacArthur, 1961; Willig et al., 2003; Holt et al., 2004). A heterogeneidade do habitat pode ser medida através de variáveis climáticas, topográficas, entre outras e desta forma sabemos como a diferenciação de habitat e o particionamento de recursos facilitam a coexistência e consequentemente, aumenta riqueza de espécies (Richerson & Lum, 1980). A variação das condições do habitat também pode indicar a

quantidade de espécies que estarão presentes; a hipótese de estabilidade ambiental afirma que as condições ambientais podem influenciar o desempenho dos organismos e a maneira como a comunidade biológica se organiza (Tilman & Downing, 1994; Luo et al., 2012). Para sobreviver diante a essas variações, as espécies necessitam estar fisiologicamente adaptadas; no entanto, poucas espécies possuem tais requerimentos. Assim, de acordo com a hipótese de estabilidade ambiental, ambientes que sofrem poucas variações (mais estáveis) abrigam um número maior de espécies (Fraser & Currie, 1996).

A despeito do grande número de estudos que tentam documentar e explicar os padrões de diversidade têm-se buscado maneiras de complementar as informações que já conhecemos. Uma maneira é a incorporação de dados moleculares, já que as informações filogenéticas derivadas desses dados permitem o entendimento do processo evolutivo pelo qual as espécies passaram, e também fornecem uma percepção do porque encontrarmos os atuais padrões de diversidade.

Criar estratégias de conservação diante de uma disponibilidade mínima de recurso financeiro foi umas das primeiras justificativas para a incorporação de informações moleculares nos estudos de comunidades (Faith, 1991). Um dos estudos pioneiros nesta área utilizou uma métrica de diversidade filogenética obtida através da soma dos comprimentos dos braços para dar subsídio a decisões de conservação de diferentes grupos taxonômicos (Faith, 1992). Certamente, a inserção de dados filogenéticos foi um importante passo para aumentar o conhecimento sobre a organização das comunidades. Porém os primeiros estudos contavam com algumas dificuldades, por exemplo, obter as sequências de todos os táxons que compõem (Faith, 1992). Além disso, não havia garantias de que um único gene fosse suficiente para identificar as variações moleculares entre as espécies, passando a existir a necessidade de sequenciar vários genes por espécie (Webb, 2000). Em casos onde o sequenciamento de outros genes não for possível, utiliza-se um método alternativo que considera a topologia da árvore filogenética, ou seja, se analisa a posição existente entre os táxons. A relação filogenética entre as espécies é estimada através da quantidade de nós que as separam em uma árvore filogenética (Ricotta, 2004). Esta abordagem ainda é comumente utilizada para responder perguntas mais simples em estudos de comunidade.

Nos últimos anos, novas tecnologias de sequenciamento foram desenvolvidas, aumentando o potencial da pesquisa ecológica (Shokralla et al., 2014). Os dados moleculares se tornaram disponíveis para muitos grupos de espécies. Dessa forma os estudos em ecologia de comunidades passaram a ser complementados pelo conhecimento das relações evolutivas entre as espécies coexistentes. As relações filogenéticas podem ser usadas para investigar

diferentes abordagens: a estrutura de uma comunidade, a estrutura de nicho, os traços evolutivos e a biogeografia das espécies (Webb et al., 2002).

As comunidades podem estar estruturadas de diferentes formas e os métodos filogenéticos são usados para esclarecer esses padrões. Por exemplo, identificar agrupamento filogenético de comunidades ao longo de gradientes elevacionais é útil para inferir a influência da filtragem de hábitat para as espécies ali existentes (Smith et al., 2014). Há casos em que a estrutura da comunidade pode ser atribuída a mais de um fator (Duarte et al., 2012). Por exemplo, para as comunidades de pássaros distribuídas ao longo do Equador - na região dos Andes - além da elevação, os regimes climáticos e as barreiras de dispersão são os fatores de maior influência na diversidade de espécies (Graham et al., 2009). Locais de baixa elevação e maior umidade apresentaram espécies filogeneticamente distantes, enquanto que em grandes elevações as espécies se demonstraram ser filogeneticamente agrupadas (Graham et al., 2009). Comunidades localizadas na região ocidental dos Andes também apresentaram uma estrutura agrupada, sugerindo que os Andes podem funcionar como uma barreira de dispersão. Estudos nesta escala (regional) mostram que uma integração de fatores (geografia, condições ambientais e barreiras) é responsável pela estruturação da comunidade de espécies de beija-flor na região do Equador (Graham et al., 2009).

Além de complementar a compreensão sobre os padrões de diversidade, as informações filogenéticas podem ajudar a identificar quais mecanismos permitem que algumas região consigam manter uma alta diversidade. O Cerrado cobre 2 milhões de km² do Brasil central, representando cerca de 23% da superfície do país (Ratter et al., 1997), fazendo limite com dois grandes biomas de floresta (Amazônia e Atlântica) e duas grandes regiões secas (Caatinga e Chaco). É reconhecido mundialmente como um bioma que abriga uma elevada diversidade de espécies para diferentes grupos; cerca de 10.000 espécies plantas vasculares, 227 espécies de mamíferos, 837 espécies de pássaros, 120 espécies de répteis e 150 espécies de anfíbios (Myers et al., 2000; Ratter et al. 1997; Carmignotto et al., 2012; Nogueira et al., 2011) podem ser encontradas no bioma. Essa alta diversidade de espécies pode ser explicada pela heterogeneidade de habitat (Tews et al., 2004). Como em outras savanas tropicais, o Cerrado é caracterizado por um mosaico de tipos de vegetação que incluem desde vegetações campestres, savânicas até formações florestais.

Existem inúmeras hipóteses a respeito da origem do Cerrado. Evidências geológicas indicam que o Cerrado teve origem no Cretáceo, antes da separação da América do Sul e África (Ratter et al., 1997). Alguns autores, entretanto, indicam que o surgimento do Cerrado deu-se ao final do Mioceno e início do Plioceno coincidindo com o aparecimento das plantas

C4 (Simon et al., 2009). Por fim, discute-se que a formação do Cerrado aconteceu durante o Pleistoceno, havendo uma relação dinâmica entre esta savana e a Floresta Amazônica (Prado & Gibbs, 1993), que é baseada na premissa de que o regime climático deste período resultou na contração das florestas permitindo a expansão das savanas (Behling, 1998). A alta diversidade, o endemismo e uma origem relativamente recentemente são características que fazem do Cerrado um habitat interessante para os estudos sobre os padrões de estruturação das comunidades.

Pesquisadores têm dado atenção à conservação do Cerrado. Menos de 2% do bioma se encontra protegido, sendo que a maioria do território foi convertida em áreas de plantação ou pecuária. Sem medidas de preservação, a exploração de recursos tem gerado inúmeros problemas como a perda de hábitat, erosão, deterioração de córregos e rios (Silva & Bates, 2002). Essa conversão acelerada, o grande número de espécies endêmicas (animais e plantas) e a baixa disponibilidade de recursos destinados a conservação fizeram do Cerrado um ‘*Hotspot*’ de conservação (Myers et al., 2000), assim um melhor entendimento dos padrões de diversidade no Cerrado é fundamental para criação de medidas de conservação (Werneck et al., 2012).

O número de estudos com essa finalidade, especialmente com vertebrados e plantas, tem aumentado nos últimos anos. Entretanto, ainda há poucos trabalhos que utilizam os invertebrados como modelo de estudo, provavelmente em função das dificuldades taxonômicas e do baixo número de publicações com este grupo (Diniz-Filho et al., 2010). Entretanto, há alguns grupos de invertebrados, como é o caso das formigas, que possuem taxonomia relativamente bem resolvida e que são consideradas como bons modelos para testar as várias das teorias ecológicas existentes. As formigas possuem um papel muito importante na maioria dos ecossistemas terrestres (Wilson 1990, Lach et al., 2010) pois atuam como dispersoras de sementes (Levey & Byrne 1993, Lach et al., 2010), predadoras (Floren et al., 2002, Philpott & Armbrrecht 2006), engenheiras de ecossistemas e na ciclagem de nutrientes (Costa et al., 2008; Lach et al., 2010) além de estabelecer sistemas mutualistas com plantas e outros insetos (Wilson & Hölldobler 2005).

As formigas formam um grupo diverso, que corresponde a 1% das espécies de insetos conhecidas (Bolton et al. 2006). São aproximadamente 11.500 espécies descritas divididas em 288 gêneros. Dois destes gêneros se destacam por sua hiperdiversidade. Para a região do Velho Mundo, *Camponotus* é o gênero mais rico em espécies, enquanto para o Novo Mundo *Pheidole* é o gênero com maior número de espécies contando com mais de 1.100 espécies descritas. Um dos fósseis mais antigos do gênero *Pheidole* possui 34 milhões de anos (34

Mya), sugerindo que sua diversificação ocorreu em um espaço de tempo relativamente curto (Wilson, 2003). Entretanto, estudos mais recentes que utilizaram dados moleculares indicam que o gênero possui entre 58,4 a 61,2 milhões de anos (Moreau, 2008) o que ajuda a explicar a grande diversidade do grupo. Entretanto, grupos próximos, como *Myrmica* e *Proceratium*, são ainda mais velhos e mesmo assim não apresentam a mesma diversificação apresentada por *Pheidole*. Este gênero tem uma ampla distribuição no globo, sendo dominante no Novo Mundo (Zara & Fowler, 2005). No Brasil, a fauna de *Pheidole* é representada por 152 espécies, distribuídas em 15 dos 19 grupos da espécie reconhecidos por Wilson (2003). Isto coloca o Brasil como um dos países de maior diversidade de *Pheidole* (Wilson, 2003).

O Cerrado sofre influência de outros biomas (secos e úmidos) provocando um gradiente de condições ambientais ao longo de sua extensão e assim essas diferenças podem influenciar a forma em que as espécies do gênero *Pheidole* estão distribuídas no bioma. Entretanto, ainda são poucos os estudos em escalas macro-ecológicas a respeito dos padrões de organização das comunidade de *Pheidole*. Assim o objetivo deste estudo foi o de identificar descrever os padrões de diversidade taxonômica e filogenética de *Pheidole* no Cerrado e determinar quais variáveis climáticas e geográficas melhor se correlacionam com estes padrões.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

As formigas foram coletadas em 26 localidades durante o período de julho de 2011 até janeiro de 2015. Coletamos apenas em áreas de *cerrado sensu stricto* relativamente bem conservadas. Esta fisionomia é a dominante do bioma Cerrado e é caracterizado pela mistura de plantas de estratos distintos: uma camada lenhosa composta por árvores e arbustos de grande porte (3 - 8m), e outra composta por gramíneas, ervas e pequenos arbustos.

Para o protocolo de coleta, em cada local foram estabelecidos três transectos lineares, com um comprimento total de 380 metros e com distância ≥ 1 km um do outro. Ao longo destes transectos foram enterrados, a cada 40 metros, quatro armadilhas de queda dispostas em um gride de aproximadamente 2,5 x 2,5m e a cada 40 metros 4 armadilhas na vegetação arbórea (para maiores detalhes veja Vasconcelos et al., 2014). As armadilhas de queda são consideradas como mais eficientes na amostragem de formigas no cerrado do que outros métodos conhecidos (Almeida et al., 2003, Lopes & Vasconcelos 2008). Consistem em pequenos copos plásticos (250 ml; 8,5 cm de altura; 7,8 cm de diâmetro) parcialmente preenchidos com água e detergente. As armadilhas permaneceram expostas por 48 horas.

Consideramos cada conjunto de quatro armadilhas como uma única amostra. Desta forma, evitamos que indivíduos de uma mesma colônia coletados em diferentes armadilhas fossem considerados como pertencentes a colônias diferentes; assim a frequência absoluta de cada espécie não é superestimada.

Todas as formigas coletadas foram classificadas em morfoespécies e depois, sempre que possível, identificadas usando as chaves taxonômicas disponíveis (Wilson, 2003) ou através de comparação com amostras depositadas na coleção entomológica pertencente à Universidade Federal do Paraná. Os exemplares se encontram depositados na Coleção Zoológica da Universidade Federal de Uberlândia.

2.2. Dados moleculares

2.2.1. Extração de DNA

Foi extraído o DNA de todas as 73 espécies/morfoespécies coletadas. O material coletado foi conservado em etanol a 95% até o momento da extração. O DNA foi isolado a partir de duas operárias de cada espécie ou morfoespécie. Em caso de espécies raras, usamos apenas duas pernas de um único espécime.

Utilizamos uma técnica de extração automatizada de alto rendimento *Autogenprep 965* (AutoGen, Holliston, MA, USA). Foram sequenciados segmentos de DNA mitocondrial (mtDNA), especificamente, a região *Cytochrome Oxidase I* (COI). Estes genes são comumente utilizados para estudos filogenéticos em formigas (Moreau, 2006).

2.2.2. Reação em cadeia de Polimerase (PCR)

A reação em cadeia de polimerase (PCR) foi conduzida a partir de um *PCR Master Mix* contendo: DNA Taq Polimerase, dNTPs, MgCl₂ e reações de buffers (meio ótimo para enzima). Este reagente consiste em um pré-mix pronto para uso com concentrações ótimas para a amplificação da fita molde de DNA. Foram adicionados 0.4µl de cada primer em 10 µM de concentração de primer e água destilada para balancear o volume total da reação de 15 µl.

As condições das reações incluem: desnaturação inicial para que ocorra a abertura da fita molde de DNA à 94°C por 2 minutos; posteriormente foram feitos 35 ciclos compostos por três etapas: desnaturação à 94°C por 1 minuto, anelamento do primer à 52°C durante 1 minuto, extensão à 72°C por 1 minuto; e o alongamento final em 72°C por 10 minutos. O comprimento total das sequências foi amplificado usando fragmentos iniciadores (primers) padronizados de Folmer: LCO1490 – GGTCACAAATCAAAAGATATGG e HCO2198 –

TAAACTTTCAGGGTGACCAAAAAATCA (Folmer et al., 1994). As reações foram feitas utilizando termociclador.

2.2.3. Reações de Eletroforese e purificação

Os produtos do processo de amplificação foram visualizados através de uma reação de gel em eletroforese, técnica utilizada para separar e analisar biomoléculas. Adotamos a metodologia convencional (Wilson & Walker, 2010), na qual as proteínas migram em meio de 2% de gel de agarose.

Finalmente, os produtos da PCR passaram por uma reação de purificação. Utilizamos uma proporção de 1:9 da solução de ExoSAP-IT que foi adicionada diretamente no produto da PCR e incubado à 37°C por 15 minutos. Depois de tratar a PCR, a ExoSAP-IT foi inativada através de aquecimento (80°C) durante 15 minutos. A ExoSap utiliza duas enzimas hidrolíticas, Exonuclease I (Exo) e Shrimp Alkaline Phosphatase (SAP), que juntas formam um buffer para remover excessos de dNTPs (nucleotídeos) e primers (sequências iniciadoras) do produto da PCR. A Exonuclease I removeu resíduos de primers enquanto que a SAP removeu excessos de dNTPs.

2.2.4. Reação de Sequenciamento

Para a reação de sequenciamento, foi preparado um mix composto por 4 µL do reagente **Big DyeXterminator 3.1**, 40ng da fita molde de DNA, 3.2 pmol de primer (Forward/Reverse) que foram sequenciados separadamente, e para completar o volume total da reação (10 µl) foi adicionado água deionizada. Este mix de reagentes foi lavado ao termociclador onde ocorreram três estágios: 1) Desnaturação – 96°C por 1 minuto; 2) Amplificação em 25 ciclos – 96° C por 10 segundos, 50°C por 5 segundos, 60°C por 4 minutos; 3) Finalização – 4°C por tempo indeterminado.

Ao final, a reação passou por uma etapa de precipitação e purificação, pois foi consumida uma pequena quantidade de didesoxinucleotídeos (ddNTPs). O excesso de ddNTPs e sais da reação competem com o DNA durante a injeção no processo de sequenciamento. Este processo foi feito utilizando o Kit de purificação **Sephadex filtration column**. Após a precipitação das impurezas os fragmentos de sequenciamento permaneceram livres na solução para a eletroforese capilar. As sequências foram obtidas através do **Sequenciador ABI 3730 Sanger**.

Ao todo produzimos 146 sequências (Forward/Reverse), cada uma com comprimento aproximado de 800 pares de bases (800 bp). Perdemos 14 sequências totais, correspondendo a

19,17% do total das sequências. A verificação da qualidade e edição foi feita através da utilização do software GENEIOUS ver. 7.0 (Biomatters, Auckland, New Zealand), assim como para o alinhamento utilizamos o algoritmo GENEIOUS.

2.3. Inferência Filogenética

2.3.1. Modelos de substituição e esquemas de partição

Um dos primeiros passos antes de analisar o alinhamento dos nucleotídeos é a computação de uma matriz de distância genética entre todos os pares de sequências. Essa distância é importante, pois é ela que determinará o comprimento dos braços em uma árvore evolutiva. A substituição de nucleotídeos na sequência é usualmente modelada de forma randômica. Para calcular essa distância genética, antes é necessário especificar o modelo de substituição através de definições estatísticas.

Utilizamos o programa PartitionFinder (Lanfear et al., 2012) para simultaneamente escolher o melhor score dos esquemas de partição e selecionar o melhor modelo evolutivo de substituição de nucleotídeos para nosso conjunto de dados. Como primeiro passo, definimos o tipo de análise, o programa comparou 56 modelos diferentes de substituição para cada partição do conjunto de dados. Para definir o esquema de partição dos dados, inserimos como informação inicial a definição de um conjunto de dados para cada posição do códon no gene que acreditamos terem evoluído de forma similar. Como avaliação desta partição, verificamos a tradução dos aminoácidos para cada uma das sequências, certificando de que permaneceram no mesmo quadro e se foram traduzidas corretamente, livres de *stop códons*. Informação essa que foi adquirida através do software GENEIOUS.

Através do critério de Akaike (AIC), o melhor modelo de substituição de nucleotídeos para todas nossas partições das sequências foi o GTR+I+G. Este modelo nos indica que a frequência das bases ocorrem de forma desigual. Existe uma proporção significativa de sites invariáveis (indicado por +I), e uma grande taxa de heterogeneidade entre os sites (indicado por +G). *General Time Reversible* (GTR) considera seis possíveis tipos de substituição entre as diferentes bases. A substituição pode ocorrer entre os dois grandes grupos - purinas e pirimidinas - ou então, dentro deles.

2.3.2. Máxima Verossimilhança

Utilizamos o método de máxima verossimilhança para construir a árvore filogenética das espécies do gênero *Pheidole* com o uso do programa Garli ver. 2.0 (Zwickl, 2006).

Definimos, para todas as partições do conjunto de dados, o mesmo modelo de substituição escolhido através da análise feita pelo PartitionFinder. Optamos pelo uso de um *outgroup* como forma para enraizar (rooted) nossa árvore, e para isso selecionamos a espécie *Solenopsis invicta* como grupo externo. Como verificação do suporte dos nós, fizemos uma análise bootstrap, onde o programa Garli gerou 1000 reamostragens dos nossos dados, resultando em uma árvore após cada repetição. O resultado gerado após as reamostragens foi analisado pelo programa PAUP (Swofford et al 2002), e assim, obtivemos uma árvore consenso. Os valores de bootstrap foram incluídos, indicando o suporte dos nós. Esses valores e o do comprimento dos braços foram obtidos através do programa FigTree.

2.4. Análises Estatísticas

2.4.1. Diversidade taxonômica

Para determinar a influência relativa das variáveis espaciais e climáticas na riqueza das formigas do gênero *Pheidole* foram feitas análises de regressão múltipla. As variáveis ambientais utilizadas neste estudo incluem dados de precipitação e temperatura, as quais foram obtidas a partir da base de dados WorldClim (Hijmans et al., 2005) além de dados da altitude de cada sítio amostral. Para evitar problemas de multicolinearidade utilizamos em nossas análises apenas as variáveis climáticas pouco correlacionadas ($r < 0,6$) entre si, que foram a precipitação e a temperatura média anual, a amplitude da temperatura e a sazonalidade da precipitação. Utilizamos análise de regressão parcial para determinar a importância relativa das variáveis ambientais e geográficas (latitude e longitude) sobre a riqueza de espécies. Fizemos duas regressões múltiplas, uma incorporando apenas as variáveis ambientais, e outra com variáveis espaciais. Todas as variáveis incluídas atenderam as premissas do modelo. Os dados de riqueza passaram por uma transformação em raiz quadrada. Utilizamos os R^2 das duas regressões para calcular quatro componentes do particionamento de variação: o quanto da variação da riqueza de espécies é explicada somente pelas variáveis ambientais, somente pelas variáveis espaciais, por ambos grupos de variáveis e porcentagem não explicada. Todas as análises foram feitas através do programa SAM (Rangel et al., 2010).

Para analisar os padrões de similaridade na composição de espécies entre as localidades amostradas, utilizamos técnicas de agrupamento (*two-way cluster analysis*) e de ordenação (escalonamento multidimensional não-métrico, ou nMDS), utilizando o programa PC-ORD (McCune et al., 2011). Como medida de similaridade utilizamos índice de

similaridade de Bray-Curtis, calculado tendo como base a frequência de cada espécie em cada localidade. Os dados de frequência foram transformados em raiz quadrada.

2.4.2. Diversidade filogenética

Modelos Nulos e aplicações da aleatorização

Para determinar a estrutura (agrupada ou dispersa) filogenética de uma comunidade, os resultados observados foram comparados a um modelo nulo. Este teste estatístico aleatoriza os dados da comunidade para remover qualquer efeito da identidade das espécies sobre a composição e, portanto, das relações filogenéticas. A escolha do tipo de aleatorização reflete em diferentes hipóteses a respeito dos padrões de comunidade. Assim, nossa aleatorização foi feita utilizando o pacote Picante e a partir do algoritmo ‘taxa.label’ (Kembel et al., 2010), que aleatoriza as espécies entre os terminais da filogenia e desta forma temos a aleatorização da distância filogenética entre os táxons. Os modelos nulos foram feitos através do programa R ver. 3.2.3 (R Core Development Team).

Índices filogenéticos

Uma maneira de analisar a estrutura da comunidade é considerando as topologias de uma filogenia para medir a relação entre suas espécies. Essa estimativa é feita utilizando o número de nós existentes entre elas. Baseado nisso, calculamos três índices: (1) o comprimento total dos braços filogenéticos de todas as espécies que ocorreram nas comunidades (PD); (2) a média de distância filogenética par a par (MPD); (3) e a média de distância do táxon mais próximo (MNTD). Entretanto, existem alguns desafios neste método. A forma em que estão distribuídas as riquezas entre as comunidades estudadas, por exemplo, pode ter influência na interpretação dos resultados. Isto porque, a relação entre duas espécies pertencentes a uma comunidade de maior riqueza pode aparentar ser menor do que a relação entre outras duas espécies encontradas em uma comunidade pobre em espécies (Webb, 2000). Uma forma de contornar esse problema é a padronização da distância média entre os nós. Para padronizar essa distância dos nós, foram calculados outros dois índices: (1) *Índice de parentesco líquido* (NRI) e (2) *Índice de táxon mais próximo* (NTI). Ambos consideram o valor máximo de distância entre todos os possíveis pares de espécies na filogenia. Esses valores máximos de distâncias são adquiridos através da aleatorização das espécies pertencentes às comunidades estudadas. Todos os índices foram calculados através da utilização do pacote Picante (Kembel et al., 2010) no ambiente R (R Core Development Team).

Após o cálculo dos índices, como nos dados taxonômicos, utilizamos técnicas de regressão parcial para determinar a influência relativa das variáveis espaciais e ambientais na estrutura filogenética das comunidades de *Pheidole*.

3. RESULTADOS

3.1. Riqueza de Espécies

Foram coletadas ao todo 73 espécies ou morfo-espécies de formigas do gênero *Pheidole*. A riqueza estimada para todas as localidades amostradas é de 80 espécies (Figura 1). Utilizando o guia de identificação para este grupo (Wilson, 2003), a identificação no nível de espécie só foi possível para 17 delas, e o restante permaneceu como morfo-espécie. As espécies mais frequentes foram *P. fracticeps* e *P. triconstricta*; ambas presentes em todas as 26 localidades de estudo. Cerca de 27% delas ocorreram em apenas uma localidade, como foi o caso de *Pheidole cavifrons* que só foi coletada em Bonito (MT), além de outras nove morfo-espécies que foram coletadas exclusivamente em Jaguariaíva (PR).

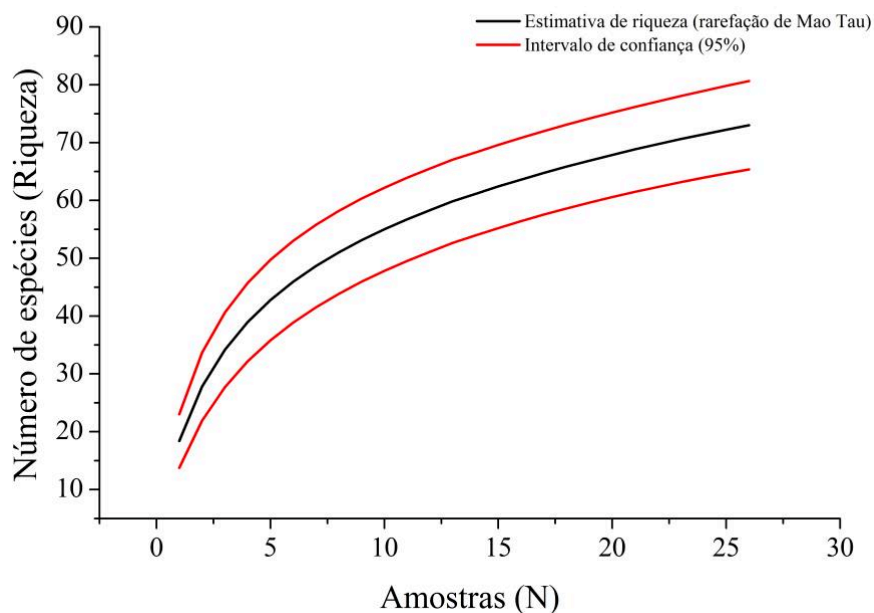


Figura 1: Curva de rarefação baseada no número de localidades amostradas em ambientes de cerrado sensu stricto.

O número de espécies foi bastante variável entre as 26 localidades amostradas. As localidades mais ricas em espécie foram Jaguariaíva e Nova Xavantina com 33 e 28 espécies de formigas, respectivamente. Barreiras (BA), Sete Cidades (PI) e Serra das Araras (MT) representam as localidades com menor riqueza de espécies de *Pheidole* abrigando apenas 7 a 9 espécies cada.

A riqueza de espécies de *Pheidole* foi negativamente correlacionada com a temperatura média anual e positivamente relacionada com a precipitação e com a sazonalidade da temperatura (Tabela 1). Não foi observada uma relação significativa com a sazonalidade da precipitação ou com a altitude (Tabela 1). A riqueza de espécies esteve correlacionada negativamente com a latitude (Figura 2 e 3) não havendo qualquer relação com a longitude.

A análise de regressão parcial indicou que os fatores climáticos (temperatura média, amplitude anual da temperatura e precipitação) e geográficos (latitude) juntos explicaram 67,4% da variação na riqueza de espécies de *Pheidole*, sendo que desta variação 16,2% é explicada apenas pelos fatores ambientais, 12% apenas pelos fatores geográficos e 71,8% pela variação compartilhada entre os fatores ambientais e geográficos.

Tabela 1. Resultados das regressões múltiplas entre a riqueza de espécies de *Pheidole* e as variáveis ambientais ou geográficas.

Variável	Coefficiente padronizado	T	P
AMBIENTAIS			
<i>Altitude</i>	0,010	0,047	0,963
<i>Temperatura média anual</i>	-0,553	2,372	0,028
<i>Amplitude anual da temperatura</i>	0,301	2,075	0,052
<i>Precipitação anual</i>	0,401	2,545	0,020
<i>Sazonalidade da precipitação</i>	-0,080	0,450	0,658
GEOGRÁFICAS			
<i>Latitude</i>	-0,747	5,136	<0,001
<i>Longitude</i>	-0,0016	0,107	0,916

A maior parte das localidades com baixa riqueza de espécies está localizada na região nordeste do bioma onde predomina um clima mais quente (Figura 2) e seco. Já as regiões de maior diversidade estão no sul e sudeste onde a temperatura média é menor, há maior precipitação e há maior sazonalidade da temperatura.

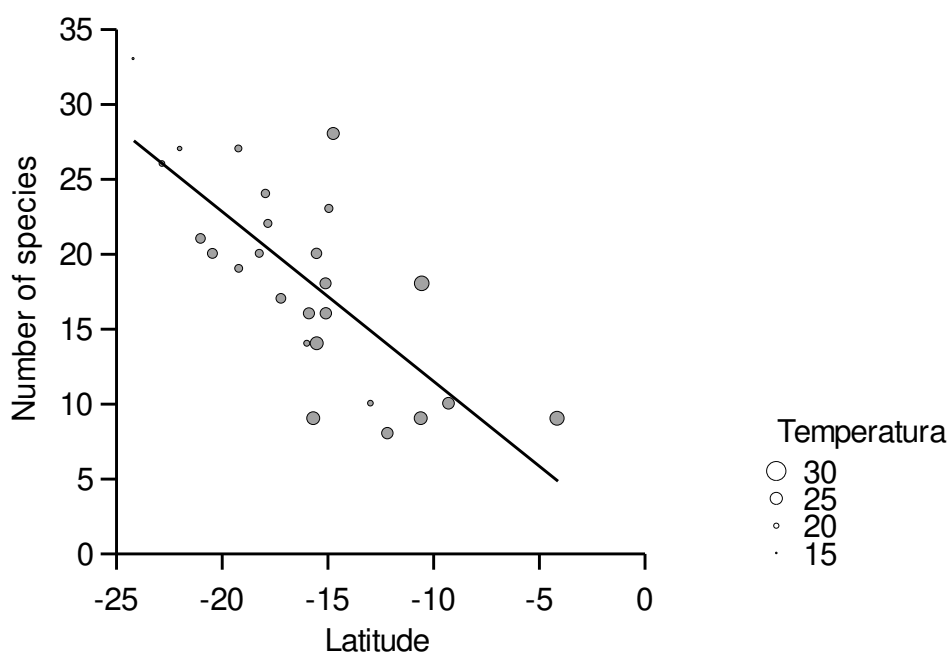


Figura 2. Relação entre a latitude e a riqueza de espécies de *Pheidole*. O tamanho dos símbolos é proporcional à temperatura média anual em cada uma das 26 localidades amostradas.

3.2. Composição de espécies

Através de uma comparação par-a-par, identificou-se uma dissimilaridade média de 52,6% quanto à composição de espécies entre as localidades. Caldas Novas (GO) apresentou menor dissimilaridade (43,7%) com as demais localidades, enquanto que Jalapão (TO) e Mucugê (BA) mostraram maior diferença (65,2 – 65,8%, respectivamente) na composição de espécies. Essa dissimilaridade na composição de espécies entre as localidades demonstrou ter 27,3% de contribuição de aninhamento, indicando que algumas localidades são representadas por um subconjunto de espécies das localidades mais ricas. Houve variação na contribuição do aninhamento para a dissimilaridade na composição de espécies entre as localidades. As localidades como Pandeiros (15,9%) e Caldas Novas (18,9%) tiveram menor contribuição, enquanto que Barreiras (46,3%) obteve maior contribuição do aninhamento (Tabela 2).

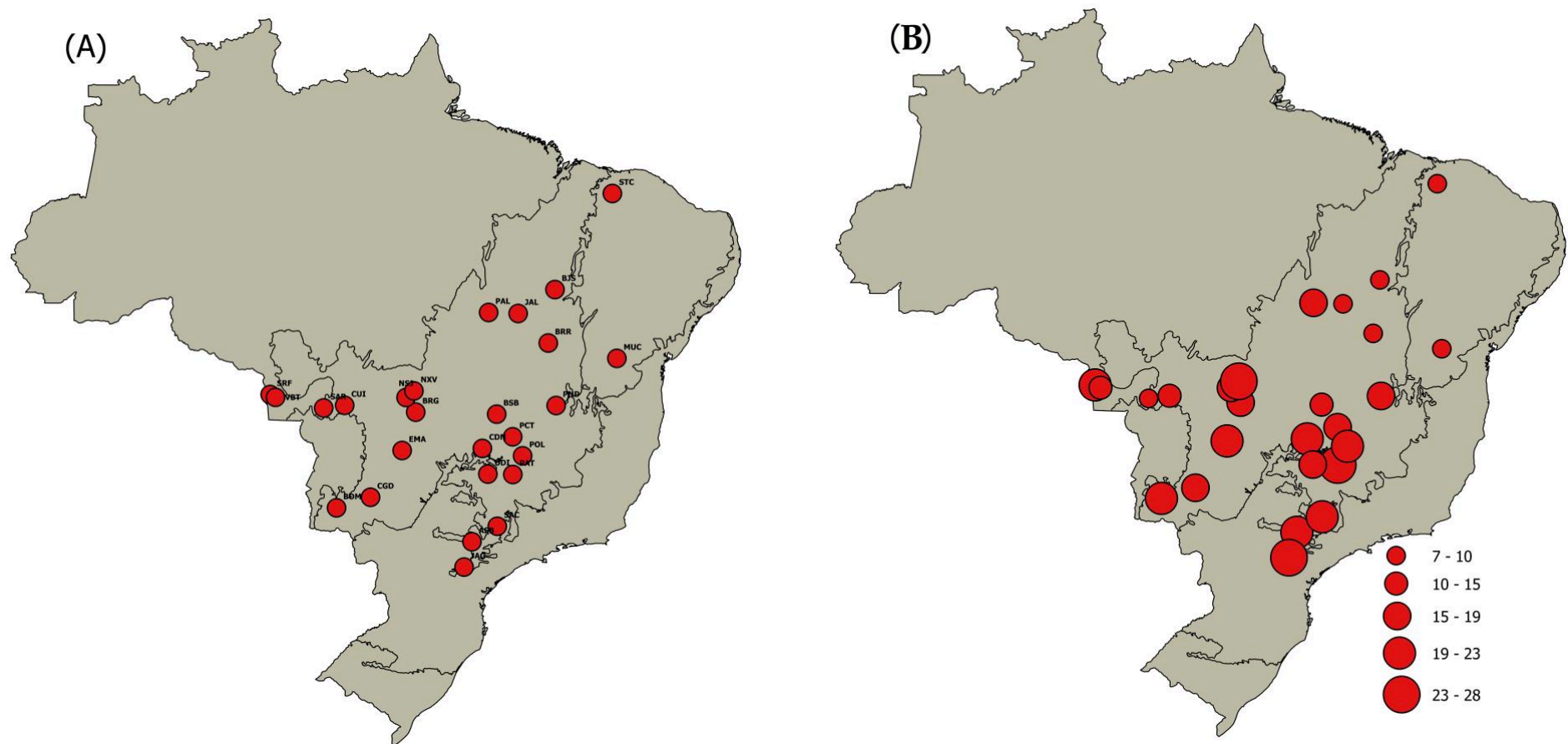


Figura 3. (A) Mapa mostrando a localização dos 26 locais de coleta e (B) número de espécies ou morfoespécies de *Pheidole* registrado em cada local. O tamanho dos símbolos é proporcional à riqueza de espécies encontrada em cada uma das 26 localidades.

Tabela 2: Porcentagens dos valores médios para o índice de dissimilaridade de Sorensen e a contribuição do aninhamento em relação às diferenças na composição de espécies entre as localidades.

Localidades	Códigos Localidades	Dissimilaridade Sorensen (%)	Contribuição Aninhamento (%)
Águas de Santa Bárbara (SP)	ASB	46,2	33,1
Bom Jesus (PI)	BJS	62,4	25,9
Bonito (MS)	BON	50,5	19,2
Barra do Garças (MT)	BRG	54,7	19,5
Barreiras (BA)	BRR	57,4	46,3
Brasília (DF)	BSB	49,0	28,1
Caldas Novas (GO)	CDN	43,7	28,2
Campo Grande (MS)	CGD	51,1	18,9
Cuiabá (MT)	CUI	48,7	30,1
Mineiros (GO)	EMA	45,7	27,0
Jaguariaíva (SP)	JAG	58,5	33,2
Jalapão (TO)	JAL	65,2	26,7
Mucugê (BA)	MUC	65,9	21,9
Novo São Joaquim (MT)	NSJ	48,6	22,5
Nova Xavantina (MT)	NXV	47,6	36,9
Palmas (TO)	PAL	51,8	19,9
Patrocínio (MG)	PAT	52,4	29,3
Paracatu (MG)	PCT	50,0	20,6
Pandeiros (MG)	PND	59,3	16,0
Presidente Olegário (MG)	POL	46,9	23,0
São Carlos (SP)	SAC	48,5	32,3
Serra das Araras (MT)	SAR	57,5	42,5
Serra de Ricardo Franco (MT)	SRF	46,1	26,7
Sete Cidades (PI)	STC	57,9	39,9
Uberlândia (MG)	UDI	48,4	21,0
Vila Bela (MT)	VBT	52,9	21,5
Média Total		52,6	27,3

A análise de ordenação mostrou que as variações na composição de espécies estiveram parcialmente correlacionadas com variações na latitude e na sazonalidade da precipitação (Fig. 4). Ao longo do Eixo 1 da ordenação nota-se uma certa separação das localidades situadas nas região nordeste (em especial Bom Jesus, Barreiras, Mucugê, Jalapão e Pandeiros) -- que também é a mais seca --, das demais localidades (Figura 4).

Resultados similares foram obtidos através da análise de cluster a qual demonstrou dois agrupamentos distintos, representados por localidades ricas em espécies, e por aquelas com menor número de espécies (Figura 5). Esta última inclui além das localidades identificadas na ordenação Bom Jesus, Barreiras, Mucugê, Jalapão e Pandeiros, outras duas também da região NE (Palmas e Sete Cidades) além de Brasília e Barra do Garças.

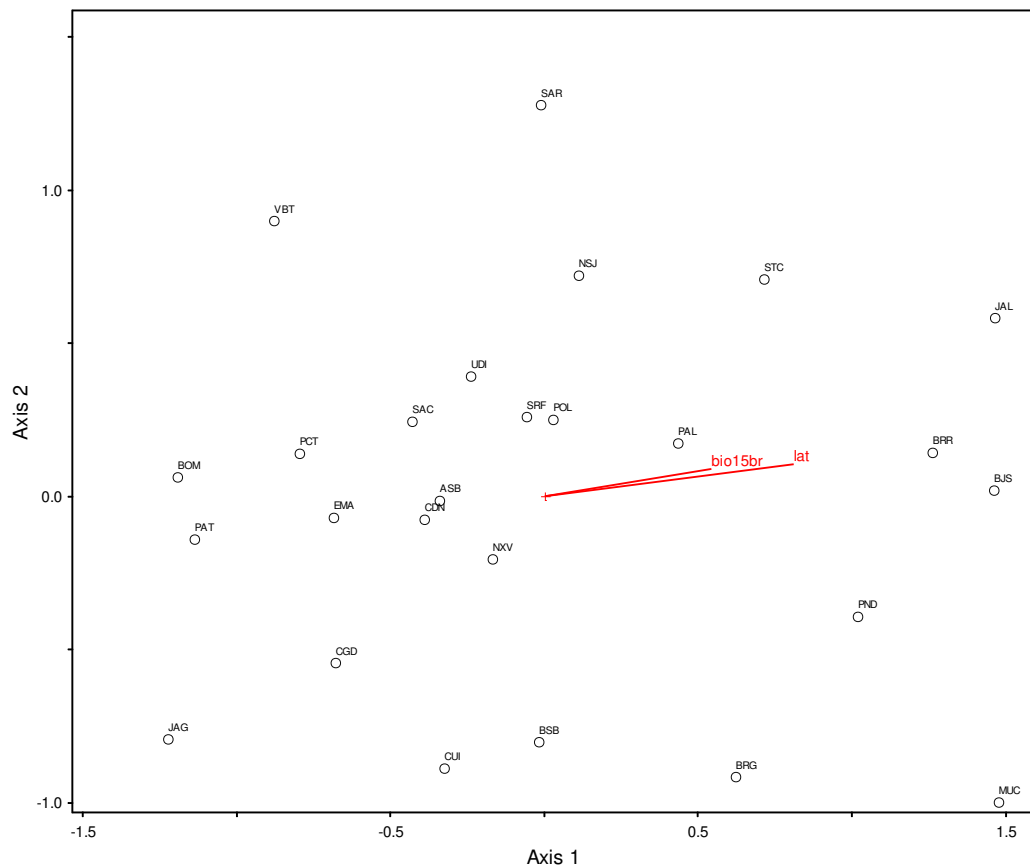


Figura 4: Ordenação nMDS (stress = 13.28) para as 26 localidades amostradas em função da composição de espécies de *Pheidole* com *joint plot* de variáveis ambientais significativas correlacionadas com os eixos da ordenação (Sazonalidade da precipitação = bio15: $r=0.360$; latitude: $r=0.538$).

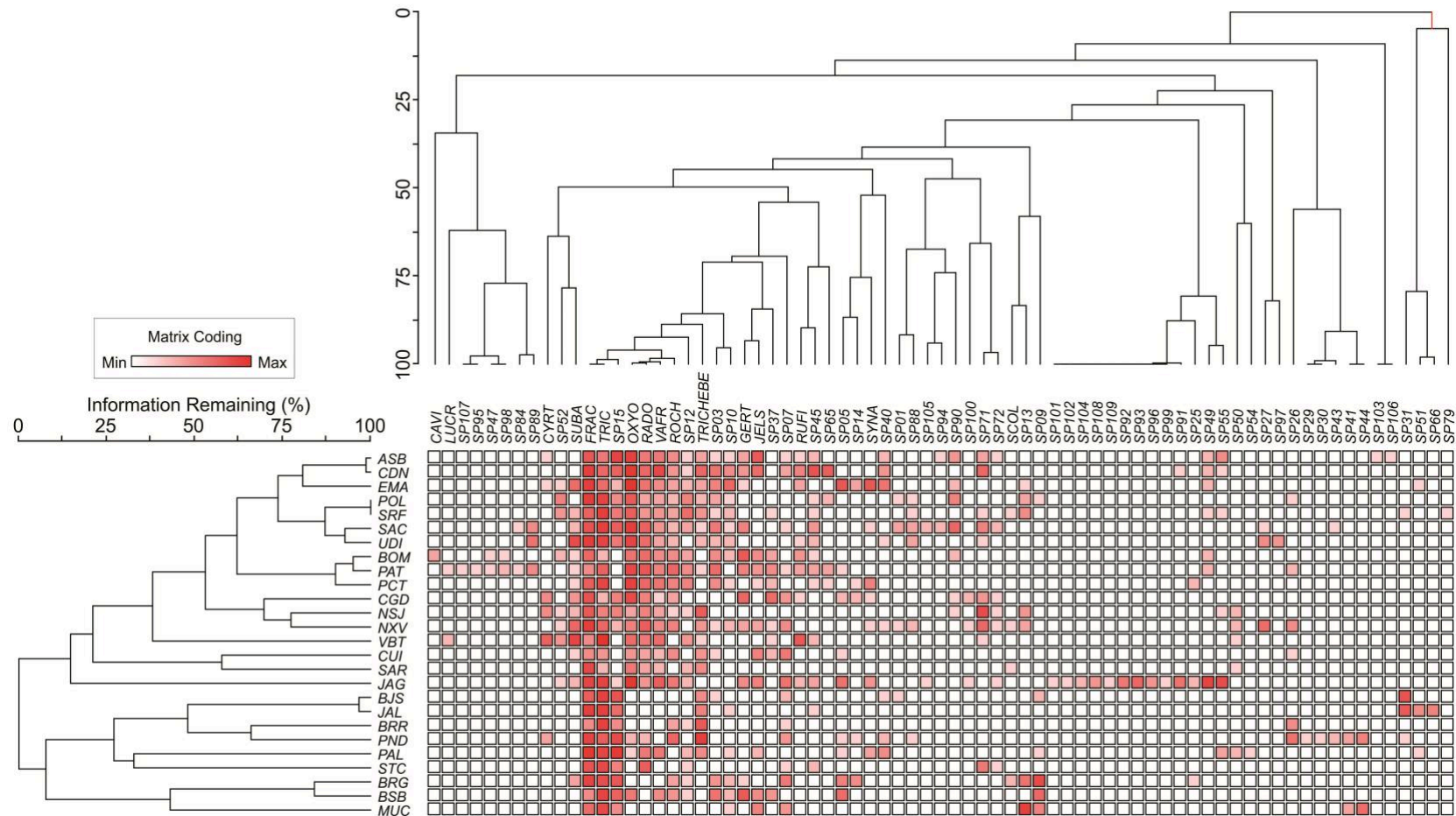


Figura 5: Dendrograma de frequência das espécies coletadas em 26 pontos amostrais ao longo do Cerrado. Demonstrando dois agrupamentos distintos, representados por localidades ricas e localidades com menor número em espécies. A intensidade da coloração dos símbolos é proporcional a frequência (número de registros) de cada espécie em cada ponto amostral.

3.3. Métricas de Diversidade Filogenética

Minhas análises tentaram determinar a estrutura filogenética das comunidades calculando os índices filogenéticos e suas versões padronizadas. A riqueza de espécies não apresentou correlação com o índice par-a-par (MPD; $r: 0,299$; $p: 0,138$), entretanto, quanto aos índices de diversidade filogenética (PD; $r: 0,965$; $p < 0,001$) e o índice de relação entre o táxon mais próximo (MNTD; $r: -0,794$; $p < 0,001$) identificamos uma forte correlação (Figura 6). Já para as versões padronizadas destes índices (ses.PD, NRI e NTI), não foi observada relação com a riqueza (Figura 6).

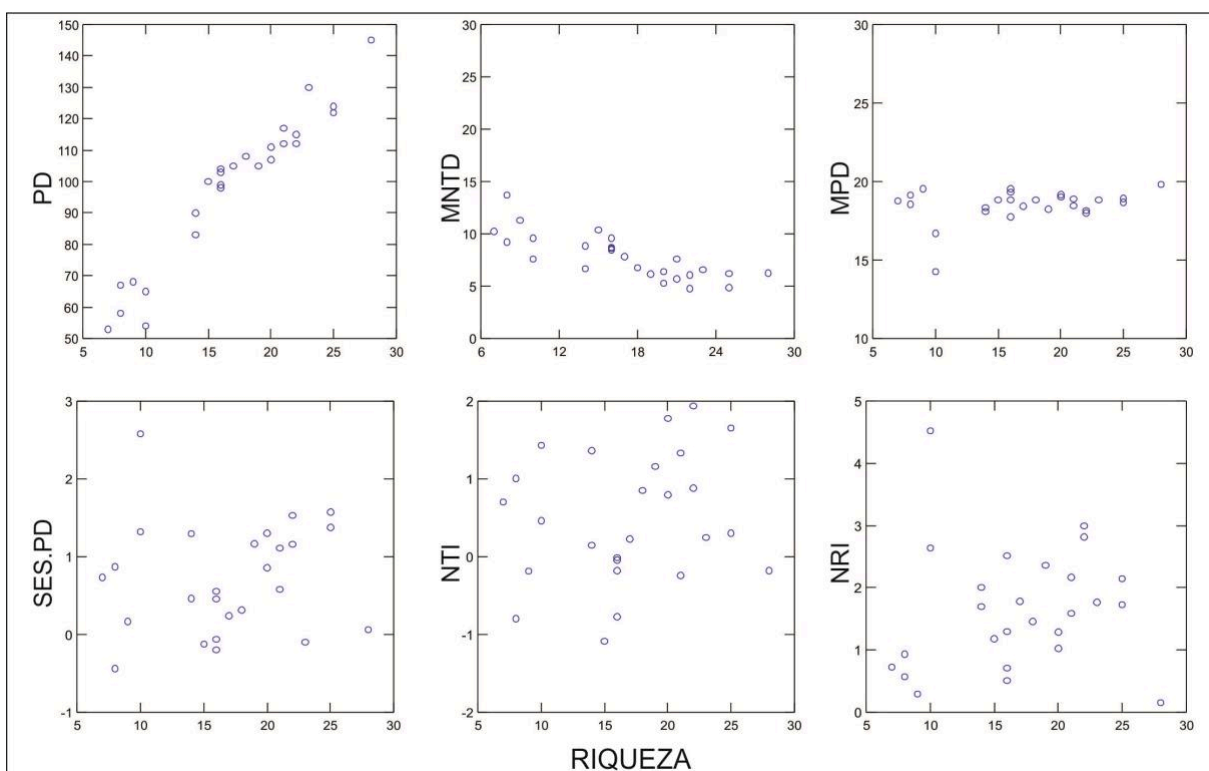


Figura 6: A riqueza de espécies apresentou forte correlação com o índice de diversidade (PD: $R=0,965$; $P<0,001$) e com o índice de relação entre o táxon mais próximo (MNTD: $R: -0,794$; $p<0,001$). Entretanto, não identificamos correlação entre a riqueza de espécies com o índice par-a-par (MPD: $R=0,299$; $P=0,138$) e com as versões padronizadas dos índices (ses.PD: $R=-0,086$; $P=0,675$; NTI: $R=0,196$; $P=0,337$; NRI: $R=0,085$; $P=0,681$).

A versão padronizada do índice de diversidade filogenética (ses.PD) foi positivamente e significativamente correlacionada com NRI ($r: 0,707$; $p<0,001$) e NTI ($r: 0,805$; $p<0,001$). Entre os índices de NRI e NTI é que observamos menor correlação ($R<0,5$; $P>0,04$; Figura 7).

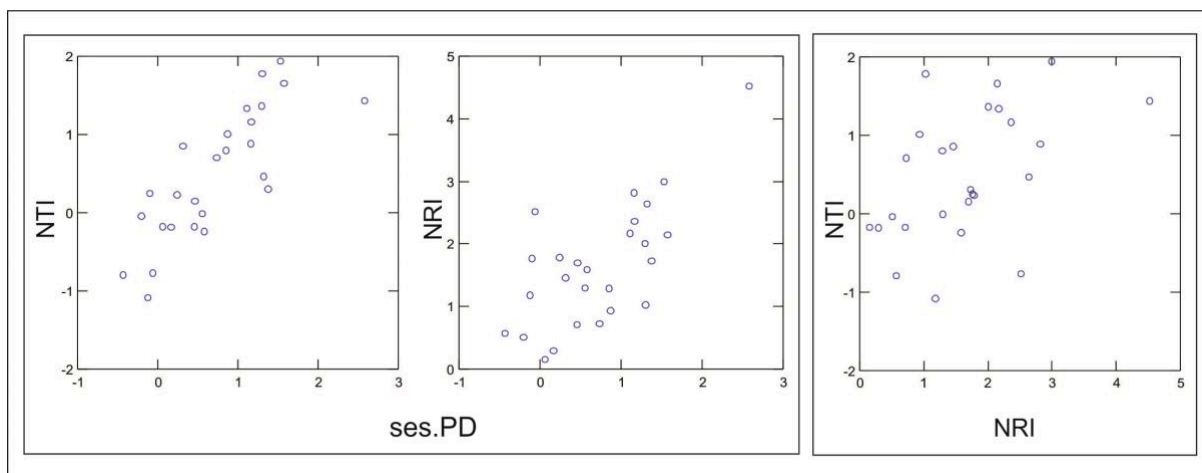


Figura 7: Versão padronizada do índice de diversidade filogenética (ses.PD) foi positivamente e significativamente correlacionada com NRI ($r=0,707$; $P<0,001$) e NTI ($r=0,805$; $P<0,001$). Entre os índices de NRI e NTI a correlação foi menor ($r<0,5$; $P=0,04$).

A estruturação filogenética das comunidades de formigas do gênero *Pheidole* variou de acordo com o índice calculado. Para o índice ses.PD, 21 localidades apresentaram valores positivos indicando uma estruturação agrupada, enquanto as outras cinco comunidades apresentaram valores negativos indicando estruturação dispersa. Entretanto, apenas Mucugê (BA) e Nova Xavantiva (MT) obtiveram um agrupamento filogenético significativo (Tabela 3). Para NTI, 17 localidades apresentaram valores positivos indicando uma estruturação agrupada, enquanto as outras nove comunidades apresentaram valores negativos indicando uma estruturação filogeneticamente dispersa. Entretanto, apenas São Carlos (SP), Bom Jesus (PI) e Nova Xavantiva (MT) obtiveram um agrupamento filogenético significativo (Tabela 3; Figura 8).

Já para o índice NRI, todas as 26 localidades estudadas apresentaram valores positivos, indicando que as comunidades se encontram estruturalmente agrupadas. Dentre essas comunidades relacionadas, apenas 13 delas apresentaram um agrupamento significativo ($P<0,05$; Tabela 3), enquanto que para as demais, os valores dos índices não se diferiram do esperado ao acaso.

Devido ao fato dos três índices apresentarem correlação entre si, optei por utilizar nas análises estatísticas apenas os índices NRI (Net Relatedness Index) e NTI (Nearest Taxon Index), pois como dito anteriormente, foram medidas que apresentaram menor correlação entre si ($R<0,5$). A métrica NRI é baseada na distância média do comprimento dos braços entre os táxons amostrados, fornecendo um valor geral para a estrutura filogenética da comunidade; e para NTI, considera-se a distância filogenética média do táxon mais próximo de todas as espécies.

Tabela 3: Valores do índice de diversidade filogenética (PD) e as versões padronizadas (ses.PD, NTI e NRI) para 26 locais de estudos ao longo do Cerrado. Usando 'taxa.label' como modelo nulo. Valores significativos *=0,05.

Localidades	Índices Diversidade Filogenética			
	PD	ses.PD	NTI	NRI
Águas de Santa Bárbara (SP)	115	1.16	0.88	2.82*
Bom Jesus (PI)	65	1.32	0.46*	2.64*
Bonito (MS)	107	1.30	1.78	1.03
Barra do Garças (MT)	98	0.56	-0.01	1.29
Barreiras (BA)	58	0.87	1.00	0.93
Brasília (DF)	90	0.46	0.15	1.69*
Caldas Novas (GO)	117	0.58	-0.24	1.59
Campo Grande (MS)	105	0.24	0.23	1.78*
Cuiabá (MT)	83	1.30	1.36	2.01*
Mineiros (GO)	130	-0.10	0.25	1.76*
Jaguariaíva (SP)	145	0.06	-0.18	0.15
Jalapão (TO)	67	-0.44	-0.80	0.57
Mucugê (BA)	54	2.58*	1.43	4.52*
Novo São Joaquim (MT)	103	-0.06	-0.77	2.51*
Nova Xavantina (MT)	122	1.57*	1.66*	2.14*
Palmas (TO)	104	-0.20	-0.04	0.51
Patrocínio (MG)	124	1.38	0.30	1.73*
Paracatu (MG)	99	0.46	-0.18	0.71
Pandeiros (MG)	105	1.17	1.16	2.36*
Presidente Olegário (MG)	111	0.85	0.80	1.29
São Carlos (SP)	112	1.53	1.94*	2.99*
Serra das Araras (MT)	68	0.16	-0.19	0.29
Serra de Ricardo Franco (MT)	112	1.11	1.33	2.17*
Sete Cidades (PI)	53	0.74	0.71	0.73
Uberlândia (MG)	108	0.31	0.85	1.46
Vila Bela (MT)	100	-0.12	-1.09	1.18

O índice de relação par-a-par (NRI) entre as espécies de *Pheidole* que compõe as comunidades estudadas foi negativamente correlacionado com a precipitação anual (Tabela 4). Não foi observada uma relação significativa com as demais variáveis ambientais ou com a altitude (Tabela 4). O índice NRI também não apresentou relação significativa com as variáveis geográficas, latitude e longitude. A análise de regressão parcial indicou que o grupo de variáveis ambientais (precipitação anual) e geográficas juntos explicaram 39,8% da variação no índice NRI para as comunidades de *Pheidole*, sendo que desta variação 34,7% é explicada apenas por fatores ambientais, 5,5% apenas por fatores geográficos e 0,3% pela variação compartilhada entre os fatores ambientais e geográficos.

Tabela 4. Resultados das regressões múltiplas entre o índice de relação par-a-par (NRI) de espécies de *Pheidole* e as variáveis ambientais ou geográficas.

Variável	Coefficiente padronizado	T	P
AMBIENTAIS			
<i>Altitude</i>	0,001	-0,441	0,664
<i>Temperatura média anual</i>	-0,035	-1,578	0,133
<i>Amplitude anual da temperatura</i>	-0,014	-1,095	0,289
<i>Precipitação anual</i>	-0,003	-2,34	0,032
<i>Sazonalidade da precipitação</i>	-0,031	1,516	0,148
GEOGRÁFICAS			
<i>Latitude</i>	0,021	0,26	0,798
<i>Longitude</i>	-0,071	-1,241	0,231

O índice de relação entre o táxon mais próximo (NTI) para as espécies de *Pheidole* apresentou uma relação negativa marginalmente significativa com a precipitação anual (Tabela 5). Não foi observada uma relação significativa com as demais variáveis ambientais ou com a altitude (Tabela 5). O índice NTI também não apresentou relação significativa com as variáveis geográficas, latitude e longitude. A análise de regressão parcial indicou que o grupo de variáveis ambientais e geográficas juntos explicaram 28,5% da variação no índice NTI para as comunidades de *Pheidole*, sendo que desta variação 24,2% é explicada apenas por fatores ambientais, 4,9% apenas por fatores geográficos e 0,6% pela variação compartilhada entre os fatores ambientais e geográficos.

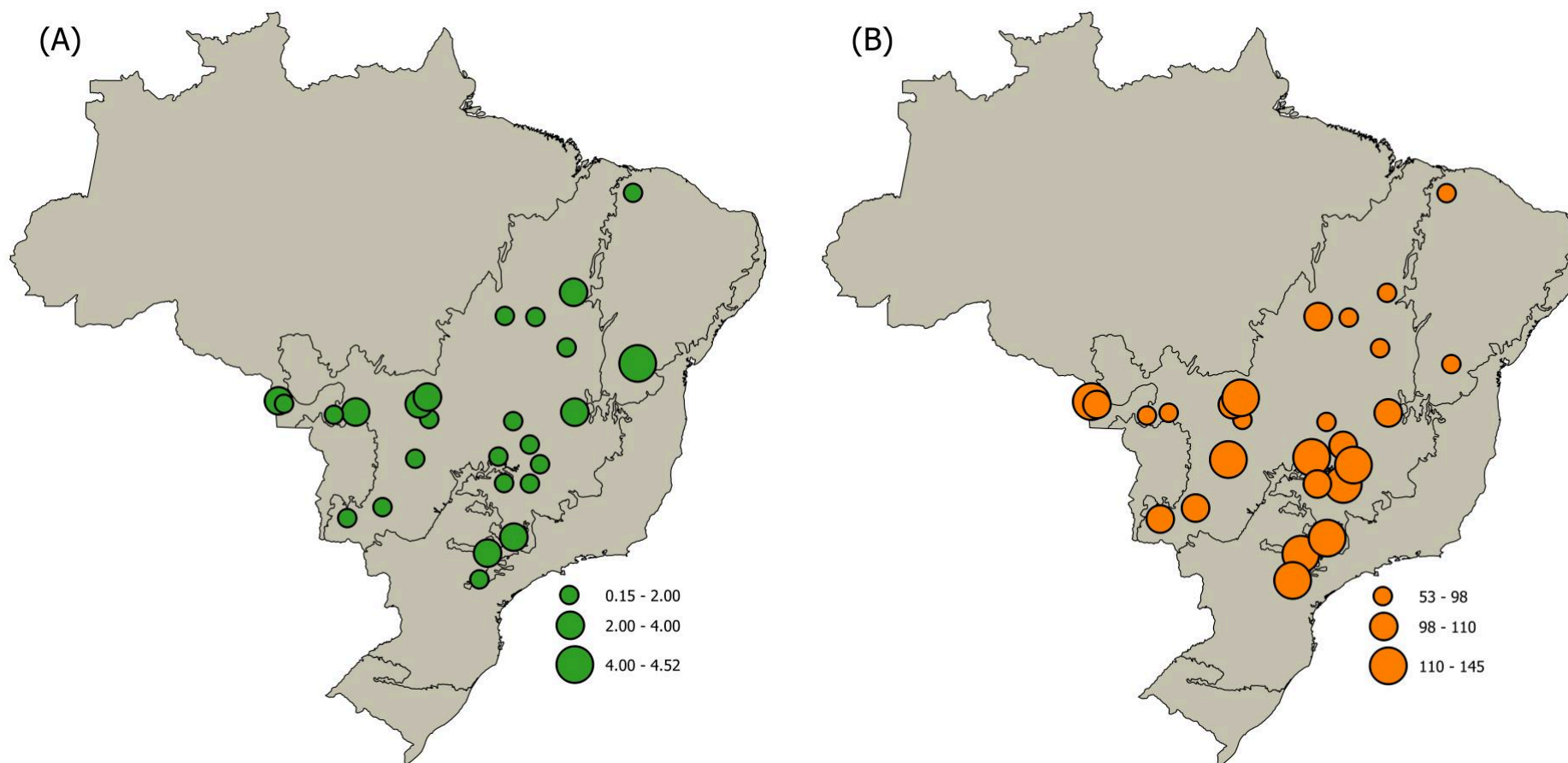


Figura 8: (A) Mapa mostrando a estruturação das 26 localidades quanto ao índice de distância média par-a-par (NRI) e (B) o índice de diversidade filogenética (PD) para as comunidades de *Pheidole*. Os símbolos são proporcionais aos valores dos índices encontrados em cada uma das 26 localidades.

Tabela 5. Resultados das regressões múltiplas entre o índice de relação entre o táxon mais próximo (NTI) de espécies de *Pheidole* e as variáveis ambientais ou geográficas.

Variável	Coefficiente padronizado	T	P
AMBIENTAIS			
<i>Altitude</i>	-0,001	-0,861	0,356
<i>Temperatura média anual</i>	-0,018	-0,871	0,396
<i>Amplitude anual da temperatura</i>	-0,02	-1,699	0,108
<i>Precipitação anual</i>	-0,002	-1,846	0,082
<i>Sazonalidade da precipitação</i>	-0,021	1,118	0,279
GEOGRÁFICAS			
<i>Latitude</i>	0,064	-0,861	0,401
<i>Longitude</i>	-0,019	-0,358	0,725

4. DISCUSSÃO

4.1. Composição de espécies

Através da análise de ordenação (nMDS) identificamos a separação entre localidades próximas à região nordeste das demais. A latitude e a sazonalidade da precipitação foram as variáveis que mais contribuíram com esta separação das localidades indicando a diminuição da riqueza de espécies em regiões de clima mais quente e seco. Isto sugere que em latitudes mais altas do Cerrado as condições são mais restritas ao estabelecimento de espécies.

Nossos dados apresentaram em média 57% de dissimilaridade entre as localidades estudadas, e essa diferença na composição tem 27% de contribuição do aninhamento, ou seja, algumas localidades pobres em espécies são caracterizadas por um subconjunto de espécies de localidades mais ricas. Devido a variações na temperatura e altitude, comunidades de formigas na floresta Atlântica demonstraram uma diminuição na similaridade taxonômica e funcional de acordo com gradiente latitudinal (Silva & Brandão, 2014). De forma similar, a composição da comunidade de cupins da região NE da Floresta Atlântica, mostrou-se distinta das demais de forma que as espécies em grandes latitudes não foram amostradas em baixas latitudes (Cancello et al., 2014).

A importância do aninhamento pode ser atribuída ao fato das espécies do gênero *Pheidole* serem capazes de resistir a um amplo gradiente de condições ambientais, permitindo que a maioria das espécies apresentem ampla distribuição ao longo do bioma Cerrado. Independente da escala, *Pheidole* apresenta uma dominância ecológica, e analisando as características morfológicas das espécies que compõe o gênero, viu-se que a sua variedade de formas e tamanhos permitem que esteja inserida em diferentes nichos e condições climático-ambientais (Economo et al., 2015). Como nossos dados indicam que as comunidades foram estruturadas principalmente por diferenças climáticas (temperatura e precipitação), é possível

que algumas espécies tenham capacidade em tolerar uma amplitude maior de condições do que outras espécies.

4.2. Gradiente de riqueza de espécies

De 73 espécies ou morfo-espécies apenas duas, *P. fracticeps* e *P. trisconstricta*, foram coletadas em todas as 26 localidades amostradas. Na literatura, além do Brasil têm-se registro para *P. fracticeps* em Trinidad, Equador e Paraguai (Wilson, 2003). Já para *P. trisconstricta* sua distribuição concentra-se na Bolívia, Argentina e Paraguai. *Pheidole cavifrons*, em contraste, apresentou uma distribuição restrita, aparecendo somente em Bonito (MT), sendo que Wilson (2003) apresenta registros para esta espécie na Argentina, Uruguai, e no Brasil nos estados do Rio Grande do Sul e Paraná.

Jaguariaíva (PR) e Nova Xavantina (MT) foram as localidades com maior riqueza de espécies de *Pheidole*. Ambas localidades são encontradas em zona de ecótonos. Jaguariaíva está entre o limite de distribuição dos campos sulinos, florestas estacionais do sudeste e o Cerrado do Brasil central (Linsingen et al., 2006), enquanto que Nova Xavantina (MT) é localizada em uma região entre os principais biomas brasileiros, Cerrado e a Floresta Amazônica (Marimon et al., 2006). Esta é uma possível explicação para a alta riqueza de espécies observada nestas regiões de transição já que reúnem características de todos os biomas próximos. Outra possível explicação para a maior riqueza de espécies são as condições ambientais da região em que estão inseridas. Regiões que possuem temperaturas amenas e maior precipitação tendem a abrigar maior diversidade de espécies (Sanders et al., 2003). Já a razão para a baixa riqueza de espécies em Sete Cidades (PI) e Barreiras (BA), pode estar associada às condições restritas que a região exibe, com estações secas são mais intensas e duradoras do que em demais regiões do Cerrado.

Nossos resultados mostra a existência de um gradiente latitudinal de riqueza para espécies do gênero *Pheidole* no Cerrado. O gradiente latitudinal normalmente indica um aumento na riqueza de espécies a partir de altas para baixas latitudes, sendo este um padrão bastante conhecido na literatura (Hawkins et al., 2003) e documentado para um grande número de grupos taxonômicos, incluindo mamíferos (Kaufman & Willig, 1998; Stevens & Willig, 2002), plantas (Kerkhoff et al., 2014), aves (Hawkins & Porter, 2001). Entretanto, nossos dados demonstraram que espécies do gênero *Pheidole* respondem de forma diferente no Cerrado já que a riqueza demonstrou uma relação negativa com a latitude, sendo que esta é uma variável que integra fatores diferentes, principalmente gradientes de temperatura e

precipitação, que são preditores frequentemente usados para determinar padrões de riqueza de espécies (Hawkins et al., 2007).

Como dito anteriormente, o padrão de riqueza de espécies pode ser bem determinado por um conjunto de variáveis. As diferenças na riqueza de espécies de *Pheidole* foram explicadas principalmente por variações na precipitação anual, temperatura média e sazonalidade da temperatura. A precipitação foi a principal variável preditora, estando positivamente relacionada com a riqueza. Outros trabalhos também demonstraram a precipitação como uma das mais importantes variáveis preditora de riqueza para plantas, anfíbios, pássaros, formigas e borboletas (Boggs & Murphy, 1997; O'Brien et al., 2000; Majer et al., 2001; Hawkins et al., 2003; Qian, 2010; Vasconcelos et al., 2010). Variações quanto à precipitação, podem ajudar a explicar a baixa riqueza de *Pheidole* observada nas localidades de Bom Jesus, Barreiras, Mucugê, Jalapão e Pandeiros. A região nordeste apresenta clima mais seco em comparação a outras regiões do Cerrado, provavelmente é devido à alta entrada de luminosidade e baixa disponibilidade de água.

No Cerrado, a riqueza de espécies para mamíferos, aves, anfíbios e reptéis está concentrada nas regiões central, sul e sudoeste (Costa et al., 2007; Diniz-Filho et al., 2008; Vieira et al., 2008). Padrão de riqueza similar ao que encontramos, as espécies de *Pheidole* tiveram riqueza concentrada nas regiões sul e sudeste do bioma. Considerando as variáveis ambientais, identificamos uma relação negativa entre a riqueza e a temperatura, o que é incomum para padrões globais de riqueza. Estudos em escala global demonstram que regiões com temperaturas mais altas possuem habitats heterogêneos, maior disponibilidade de recursos, e outras características que favorecem a riqueza de espécies (Sanders et al., 2007). Enquanto, que a relação positiva entre a precipitação e a riqueza de *Pheidole* é condizente com outros estudos de comunidades de formigas (Majer et al., 2001). Outros autores sugerem uma relação negativa, porém fraca, entre a precipitação e a riqueza de formigas. Essa relação é atribuída ao padrão de riqueza global de formigas de solo, sugerindo que possuem riqueza relativamente maior em regiões secas e quentes (Dunn et al., 2009). Entretanto, grande parte dos estudos (e grupos taxonômicos) tem alta riqueza de espécies localizada em regiões com elevada pluviosidade (Hawkins et al. 2003). Outros biomas brasileiros também mostram relação positiva entre riqueza e precipitação. Na Mata Atlântica, a riqueza de espécies de formigas e cupins foi principalmente explicada por variações na produtividade primária, heterogeneidade de habitat, temperatura e precipitação. As frequentes chuvas na porção sul, garantem a alta diversidade de formigas nesta floresta tropical (Silva & Brandão, 2014). Cancellato et al., (2014), identificou que a alta pluviosidade contribuiu com aumentos na

produtividade primária, porém diferente do que encontramos, a temperatura foi a principal variável preditora para riqueza destas espécies de cupim no bioma. Na Amazônia, a distribuição de espécies de formigas ao longo de regiões alagadas parece ser controlada pela intensidade das inundações, tornando a precipitação como a variável que mais influência o padrão de riqueza nestas áreas inundadas (Vasconcelos et al., 2010).

Globalmente, as espécies de *Pheidole* podem ser encontradas em uma amplitude de condições ambientais. No Cerrado, identificamos uma correlação entre a riqueza com precipitação e temperatura, indicando que as espécies estão concentradas em ambientes com temperaturas amenas e alta pluviosidade. Este padrão é similar ao que é encontrado para outros grupos taxonômicos do Cerrado. Utilizar o grupo dos invertebrados como organismo de estudo, como feito em nosso trabalho, pode auxiliar no entendimento dos mecanismos que estruturam as comunidades.

4.3. Diversidade filogenética

A maioria dos estudos de comunidade que utilizam métodos filogenéticos reforça a importância do sequenciamento de multi-genes para a construção da árvore filogenética, resultando em uma alta congruência das topologias e suporte aos nós (Lemey et al., 2009). Entretanto, existem alguns estudos que demonstram a suficiência do uso de um único gene, incluindo estudos com formigas através de *DNA Barcode* (Machac et al., 2011), plantas através do uso de *loci-Barcode* (Forest et al., 2007) e Squamata do Cerrado, para os quais o uso de um único gene permitiu investigar a estrutura genética espacial de espécies do grupo (Santos et al., 2014). Smith et al. (2014) comparou resultados de diversidade filogenética calculados a partir de *DNA Barcode* com resultados obtidos a partir de uma filogenia multi-gene e não encontrou divergência na estrutura filogenética da comunidade usando cada um desses métodos. Os resultados de Smith et al. (2014) sugerem que o uso do *DNA Barcode* é suficiente realizar análises filogenéticas que tem o intuito de avaliar a estrutura filogenética de comunidade. Como em outros estudos, a árvore filogenética utilizada em nosso estudo foi construída a partir de sequências do gene mitocondrial (cytochrome c oxidase I), e mesmo utilizando um único gene a árvore filogenética (apêndice 1) demonstrou sustentabilidade dos nós (*bootstrap* > 70%) sendo suficiente para analisar a estrutura filogenética das comunidades de *Pheidole* do Cerrado.

As métricas filogenéticas procuram captar o máximo da relação entre as espécies que compõe a comunidades. O índice de diversidade filogenética (PD), por exemplo, analisa a relação filogenética através da soma total do comprimento dos braços que conectam as

espécies da comunidade em uma árvore filogenética. Entretanto, como vários autores têm demonstrado, o índice PD está fortemente correlacionado com a riqueza de espécies (Rodrigues & Gaston, 2002; Cadotte et al., 2012). De forma similar, os resultados aqui obtidos mostram que as comunidades mais ricas em espécies também apresentaram maior PD. O modelo nulo é uma abordagem que têm sido comumente empregada para remover a relação entre os índices filogenéticos e a riqueza de espécies (Kembel et al., 2010), resultando em métricas padronizadas como NRI (distância par-a-par) e NTI (distância entre o vizinho mais próximo). Além disso, em estudos de ecologia de comunidades, esses índices são úteis em detectar se a comunidade é composta por espécies dispersas ou estreitamente relacionadas. De acordo com o índice de NRI encontramos padrão de diversidade agrupado para as comunidades de 13 dos 26 locais amostrados, enquanto as demais exibiram um padrão aleatório de estruturação. Já para NTI obteve-se agrupamento significativo para apenas três localidades. Padrões aleatórios já foram identificados em gradientes elevacionais e em estudos de pequena escala (Donoso, 2013; Smith et al., 2014). Na maioria dos casos, este padrão é atribuído a processos de dispersão, ou indica que as espécies são ecologicamente equivalentes podendo ocupar qualquer nicho disponível (Blaimer et al., 2015).

A maioria dos estudos de comunidades que incluem dados filogenéticos demonstra que o agrupamento filogenético é o padrão mais comumente encontrado (Vamosi et al., 2009). Alguns autores afirmam que a detecção de comunidades filogeneticamente agrupadas pode ser resultado do nível taxonômico do estudo. Por exemplo, em uma comunidade de plantas da América do Norte, quanto mais refinada a escala taxonômica menor a evidência de agrupamento filogenético (Cavender-Bares et al., 2006; Swenson et al., 2006). Os resultados aqui obtidos, entretanto, não dão apoio a esta ideia já que mesmo usando uma resolução taxonômica refinada (a nível de espécie ou morfoespécie) observou-se agrupamento filogenético. Similarmente, comunidades de formigas da América do Norte demonstraram uma tendência geral para o agrupamento filogenético (Lessard et al., 2012). Esses padrões agrupados podem também ser explicados por uma variedade de mecanismos ecológicos, dentre os quais, um dos mais importantes é a filtragem de habitat (Webb, 2000).

De acordo com resultado da regressão múltipla, a distância par-a-par (NRI) está negativamente relacionada com a precipitação, sugerindo um aumento no grau de agrupamento em localidades com baixa precipitação. Esta relação fica evidente para a localidade de Mucugê (BA), onde a comunidade de *Pheidole* apresentou menor diversidade e maior agrupamento filogenético. Levando em consideração as características climáticas da região de Mucugê podemos sugerir que a filtragem de habitat é o principal mecanismo

ecológico de estruturação desta comunidade. Inserida na região nordeste, Mucugê apresenta condições climáticas caracterizadas por uma intensa estação seca devido a alta temperatura e os curtos regimes de chuva (Giulietti et al., 2004), características que podem restringir o estabelecimento de espécies. Assim, aquelas espécies que conseguem ocupar tais habitats podem estar compartilhando alguns traços (morfológicos, fisiológicos e comportamentais) de forma que em uma árvore filogenética essas espécies estão dispostas em posições próximas (Webb, 2000).

As comunidades encontradas em Águas de Santa Bárbara (SP) e São Carlos (SP) também apresentaram alto grau de agrupamento filogenético entre as espécies, contudo ao contrário de Mucugê, ambas comunidades possuem alta diversidade taxonômica e filogenética (Figura 8). Quanto à diversidade taxonômica e filogenética, é possível que este resultado também seja explicado através das condições climáticas. Localizadas próximo ao limite sudeste do Cerrado, Águas de Santa Bárbara e São Carlos apresentam maior precipitação e temperaturas menores em comparação a localidade de Mucugê. Provavelmente, estas comunidades sofrem influência quanto proximidade a Floresta Atlântica (Durigan, 2011), as condições climáticas amenas podem facilitar o estabelecimento de mais espécies e assim, gerando maior diversidade filogenética já que o índice é fortemente correlacionado a riqueza (Rodrigues & Gaston, 2002). Entretanto, mesmo com alta diversidade filogenética as comunidades de Águas de Santa Bárbara e São Carlos contêm espécies estritamente relacionadas. Este padrão agrupado pode estar correlacionado às baixas temperaturas (variando entre 13°C e 23°C) que ocorrem nesta região. Porém essa explicação pode ser aplicada apenas para essas localidades, pois o modelo de regressão múltipla demonstrou que a temperatura não foi uma variável importante. As baixas temperaturas destas duas localidades são condizentes com a predição de que a filtragem de habitat influência a estrutura das comunidades, potencialmente devido ao fato das espécies necessitarem de um metabolismo capaz de adequar em temperaturas mais baixas (Graham et al., 2009; Smith et al., 2014).

Como dito anteriormente, nossas análises de comunidades de *Pheidole* demonstraram uma estrutura filogeneticamente agrupada em metade das localidades distribuídas ao longo do Cerrado, e resultados similares a este já foram apresentados em estudos feitos em escalas globais. Economo et al., (2015) sugerem que a estrutura agrupada das comunidades de *Pheidole* pode ser um indicativo de que o gênero irradia em cada bioma em que está inserido de forma independente. Estes autores sugerem ainda que a estrutura da comunidade de *Pheidole* é determinada por interações interespecíficas e características ambientais, inferindo que o gênero possui características singulares capazes de facilitar a ocupação de diferentes

biomas. Em adição, o fato de que as linhagens de *Pheidole* não são compartilhadas entre os biomas globais, como por exemplo, a ausência de compartilhamento de linhagens entre o Novo e Velho mundo, reforça a ideia de que o gênero se dispersa independentemente em cada região (Moreau, 2008). Sabendo disto, é possível que as comunidades de *Pheidole* se estruturam conforme às condições ambientais que caracterizam cada região onde foram encontradas, e por isso estão filogeneticamente agrupadas.

De forma geral, os resultados obtidos neste estudo, sugerem que há diferenças geográficas na estruturação das comunidades de *Pheidole* do Cerrado, já que o padrão de agrupamento filogenético só foi observado em parte das comunidades estudadas. Nestas comunidades a filtragem de habitat parece ser um mecanismo fundamental para a estruturação da comunidade, enquanto nas demais as interações bióticas (principalmente competição) talvez tenham maior importância. A abordagem filogenética é mais uma forma de contribuição para distinguir quais mecanismos são responsáveis por alguns padrões de comunidades, permitindo que façamos uma interpretação destes mecanismos de acordo com o que sabemos a respeito da ecologia do gênero *Pheidole*.

5. CONCLUSÃO

Nossos estudos sugerem forte relação entre temperatura e precipitação e a riqueza de espécies do gênero *Pheidole*. As comunidades mais ricas em espécies estão localizadas principalmente ao sul e sudeste do Cerrado, as quais possuem temperaturas mais amenas e maior pluviosidade em comparação a outras regiões do bioma. Em adição, utilizamos a abordagem filogenética para analisar como as comunidades estão estruturadas. Identificamos comunidades filogeneticamente agrupadas e com padrão aleatório de estruturação, indicando que a filtragem de habitat, e potencialmente as interações competitivas, podem ser responsáveis pela estruturação das comunidades. O padrão de distribuição que encontramos para espécies de *Pheidole* é similar ao que foi encontrado para outros grupos taxonômicos do Cerrado como, mamíferos, aves, répteis e anfíbios. Estudos que utilizam artrópodes hiperdiversos, como o que foi aqui realizado, podem auxiliar no entendimento dos processos de estruturação das comunidades. Portanto, a análise de padrões taxonômicos e filogenéticos das comunidades é uma forma de reunir mais informações que ajudam a compreender os mecanismos que geram diversidade de espécies ao longo de gradientes ambientais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Behling H. (1998) Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **99**, 143–156. doi.org/10.1016/S0034-6667(97)00044-4
- Blaimer B.B., Brady S.G., Schultz T.R., & Fisher B.L. (2015) Functional and phylogenetic approaches reveal the evolution of diversity in a hyper diverse biota. *Ecography*, **38**, 901–912. doi.org/10.1111/ecog.01370
- Boggs C.L. & Murphy D.D. (1997) Community composition in mountain ecosystems: climatic determinants of montane butterfly distribution. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **6**, 39–48. doi.org/10.2307/2997525
- Cadotte M.W., Dinnage R., & Tilman D. (2012) Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, **93**, S223–S233. doi.org/10.1890/11-0426.1
- Cancello E.M., Silva R.R., Vasconcellos A., Reis Y.T., & Oliveira L.M. (2014) Latitudinal Variation in Termite Species Richness and Abundance along the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Biotropica*, **46**, 441–450. doi.org/10.1111/btp.12120
- Cavender-Bares J., Keen A., & Miles B. (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**, 109–122. doi.org/10.1890/0012-9658
- Diniz-Filho J.A.F. & Bini L.M. (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 177–185. doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00147.x
- Diniz-Filho J.A.F., De Marco P., & Hawkins B.A. (2010) Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity*, 172–179. doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00091.x
- Donoso D.A. (2013) Assembly mechanisms shaping tropical litter ant communities. *Ecography*, 490–499. doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00253.x
- Duarte L.D.S., Prieto P. V., & Pillar V.D. (2012) Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian Araucaria forests. *Ecography*, **35**, 952–960. doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07193.x
- Durigan G. (2011) *Estação Ecológica de Santa Bárbara Plano de Manejo*. Secretaria do Meio Ambiente - Instituto Florestal, Santa Bárbara - São Paulo.
- Economo E.P., Klimov P., Sarnat E.M., Guenard B., Weiser M.D., Lecroq B., & Knowles L.L. (2015) Global phylogenetic structure of the hyperdiverse ant genus *Pheidole* reveals the repeated evolution of macroecological patterns. *Royal Society Publishing*, 2289–2301. doi.org/10.1098/rspb.2014.1416

- Faith D.P. (1991) Permutation Tests for Monophyly and Nonmonophyly. *Society of Systematic Biologists*, **40**, 366–375. doi.org/10.1093/sysbio/40.3.366
- Faith D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1–10. doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., & Vrijenhoek R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3**, 294–299.
- Forest F., Grenyer R., Rouget M., Davies T.J., Cowling R.M., Faith D.P., Balmford A., Manning J.C., Procheş Ş., van der Bank M., Reeves G., Hedderson T.A.J., & Savolainen V. (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, **445**, 757–760. doi.org/10.1038/nature05587
- Fraser R.H. & Currie D.J. (1996) The Species Richness-Energy Hypothesis in a System Where Historical Factors Are Thought to Prevail: Coral Reefs. *The American Naturalist*, **148**, 138. doi.org/10.1086/285915
- Gaston K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–7. doi.org/10.1038/35012228
- Giulietti A.A.M., Neta A.L.D.B., Antônio Alberto J. F. Castro, Gamarra-Rojas C.F.L., Sampaio E.V.S.B., Virgínio J.F., Queiroz L.P. De, Figueiredo M.A., Rodal M.D.J.N., Barbosa M.R.D.V., Harley R.M., & Castro A.A.J.F. (2004) *Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga*.
- Graham C.H., Parra J.L., Rahbek C., & McGuire J. a (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19673–19678. doi.org/10.1073/pnas.0901649106
- Hawkins B. a, Field R., Cornell H. V, Currie D.J., Guegan J.F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Porter E.E., & Turner J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117. doi.org/10.1890/03-8006
- Hawkins B. a. & Porter E.E. (2001) Area and the latitudinal diversity gradient for terrestrial birds. *Ecology Letters*, **4**, 595–601. doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00271.x
- Hawkins B.A., Diniz-Filho J.A.F., Jaramillo C.A., & Soeller S.A. (2007) Climate, Niche Conservatism, and the Global Bird Diversity Gradient. *The American Naturalist*, **0**, 16–27. doi.org/10.1086/519009
- Holt A.R., Warren P.H., & Gaston K.J. (2004) The Importance of Habitat Heterogeneity, Biotic Interactions and Dispersal in Abundance-Occupancy Relationships. *Journal of*

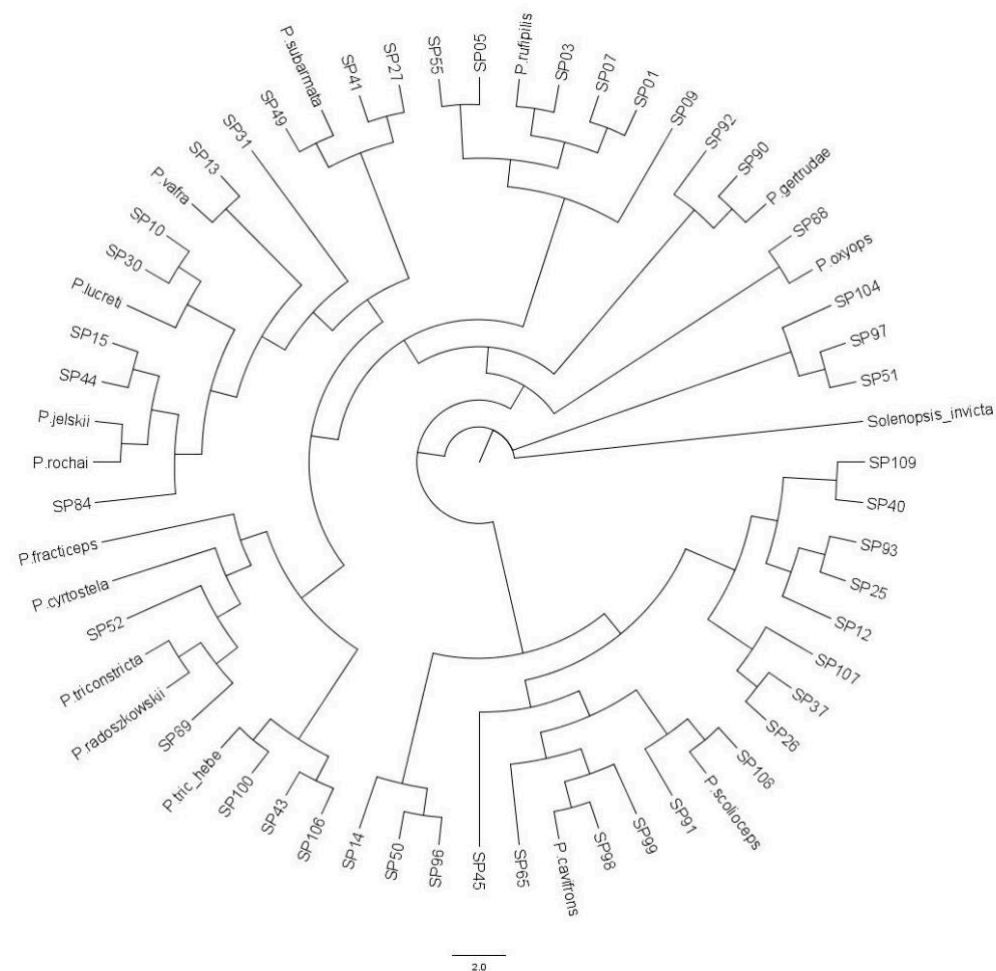
- Animal Ecology*, **73**, 841–851. doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00862.x
- Hortal J., Rodriguez J., Nieto-Diaz M., & Lobo J.M. (2008) Regional and environmental effects on the species richness of mammal assemblages. *Journal of Biogeography*, **0**, 1202–1214. doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01850.x
- Kaufman D.M. & Willig M.R. (1998) Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group. *Journal of Biogeography*, **25**, 795–805. doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.2540795.x
- Kembel S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Cornwell W.K., Morlon H., Ackerly D.D., Blomberg S.P., & Webb C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464. doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166
- Kerkhoff a. J., Moriarty P.E., & Weiser M.D. (2014) The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 8125–8130. doi.org/10.1073/pnas.1308932111
- Lanfear R., Calcott B., Ho S.Y.W., & Guindon S. (2012) PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, **29**, 1695–1701. doi.org/10.1093/molbev/mss020
- Lemey P., Salemi M., & Vandamme A.-M. (2009) *The Phylogenetic Handbook*. doi.org/10.1017/CBO9780511819049
- Lessard J.-P., Borregaard M.K., Fordyce J. a, Rahbek C., Weiser M.D., Dunn R.R., & Sanders N.J. (2012) Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 266–74. doi.org/10.1098/rspb.2011.0552
- Luo Z., Tang S., Li C., Fang H., Hu H., Yang J., Ding J., & Jiang Z. (2012) Environmental effects on vertebrate species richness: Testing the energy, environmental stability and habitat heterogeneity hypotheses. *PLoS ONE*, **7**, 23–26. doi.org/10.1371/journal.pone.0035514
- MacArthur R.H. & MacArthur J.W. (1961) On Bird Species Diversity. *Ecological Society of America*, **42**, 594–598. doi.org/10.2307/1932254
- Machac A., Janda M., Dunn R.R., & Sanders N.J. (2011) Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, **34**, 364–371. doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06629.x
- Majer J.D., Kitching R.L., Heterick B.E., Hurley K., & Brennan K.E.C. (2001) North-south

- patterns within arboreal ant assemblages from rain forests in eastern Australia. *Biotropica*, **33**, 643–661. doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00222.x
- Marimon B.S., Lima E.S., Duarte T.G., Chieregatto L.C., & Ratter J.A. (2006) Observations on the Vegetation of Northeastern Mato Grosso, Brazil. Iv. an Analysis of the Cerrado–Amazonian Forest Ecotone. *Edinburgh Journal of Botany*, **63**, 323. doi.org/10.1017/S0960428606000576
- Moreau C.S. (2006) Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. *Science*, **312**, 101–104. doi.org/10.1126/science.1124891
- Moreau C.S. (2008) Unraveling the evolutionary history of the hyperdiverse ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**, 224–239. doi.org/10.1016/j.ympev.2008.02.020
- Myers N., Mittermeier R. a, Mittermeier C.G., B. D.F.G. a, & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853 – 858. doi.org/10.1038/35002501
- O’Brien E.M., Field R., & Whittaker R.J. (2000) Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, **89**, 588–600. doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890319.x
- Prado D.E. & Gibbs P.E. (1993) Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**, 902–927. doi.org/10.2307/2399937
- Qian H. (2010) Environment-richness relationships for mammals, birds, reptiles, and amphibians at global and regional scales. *Ecological Research*, **25**, 629–637. doi.org/10.1007/s11284-010-0695-1
- Ratter J. a., Ribeiro J.F., & S. B. (1997) The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany*, **80**, 223–230. doi.org/10.1006/anbo.1997.0469
- Richerson P.J. & Lum K. (1980) Patterns of Plant Species Diversity in California: Relation to Weather and Topography. *The American naturalist*, **116**, 504–536. doi.org/10.1086/283645
- Ricotta C. (2004) A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. *Diversity and Distributions*, 143–146. doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00069.x
- Rodrigues A.S.L. & Gaston K.J. (2002) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation*, **105**, 103–111. doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00208-7
- Sanders N.J., Lessard J.-P., Fitzpatrick M.C., & Dunn R.R. (2007) Temperature, but not

- productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 640–649. doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00316.x
- Sanders N.J., Moss J., & Wagner D. (2003) Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 93–102. doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00324.x
- Santos M.G., Nogueira C., Giugliano L.G., & Colli G.R. (2014) Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*, **41**, 1506–1519. doi.org/10.1111/jbi.12291
- Shokralla S., Gibson J.F., Nikbakht H., Janzen D.H., Hallwachs W., & Hajibabaei M. (2014) Next-generation DNA barcoding: using next-generation sequencing to enhance and accelerate DNA barcode capture from single specimens. *Molecular Ecology Resources*, **14**, 892–901. doi.org/10.1111/1755-0998.12236
- Silva J.M.C. & Bates J. (2002) Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience*, **52**, 225. doi.org/10.1641/0006-3568
- Silva R.R. & Brandão C.R.F. (2014) Ecosystem-Wide Morphological Structure of Leaf-Litter Ant Communities along a Tropical Latitudinal Gradient. *PLoS ONE*, **9**, e93049. doi.org/10.1371/journal.pone.0093049
- Simon M.F., Grether R., de Queiroz L.P., Skema C., Pennington R.T., & Hughes C.E. (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 20359–20364. doi.org/10.1073/pnas.0903410106
- Smith M.A., Hallwachs W., & Janzen D.H. (2014) Diversity and phylogenetic community structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, **37**, 720–731. doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00631.x
- Stevens R.D. & Willig M. (2002) Geographical Ecology at the Community Level: Perspectives on the Diversity of New World Bats. *Ecology*, **83**, 545–560. doi.org/10.1890/0012-9658
- Swenson N.G., Enquist B.J., Pither J., Thompson J., & Zimmerman J.K. (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, **87**, 2418–24. doi.org/10.1890/0012-9658
- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M.C., Schwager M., & Jeltsch F.

- (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79–92. doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Tilman D. & Downing J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**, 363–365. doi.org/10.1038/367363a0
- Vamosi S.M., Heard S.B., Vamosi J.C., & Webb C.O. (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, **18**, 572–592. doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x
- Vasconcelos H.L., Frizzo T.L.M., Pacheco R., Maravalhas J.B., Camacho G.P., Carvalho K.S., Koch E.B.A., & Pujol-Luz J.R. (2014) Evaluating sampling sufficiency and the use of surrogates for assessing ant diversity in a Neotropical biodiversity hotspot. *Ecological Indicators*, 286–292. doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.06.036
- Vasconcelos H.L., Vilhena J.M.S., Facure K.G., & Albernaz A.L.K.M. (2010) Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography*, **37**, 432–440. doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02230.x
- Webb C.O. (2000) Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities : An Example for Rain Forest Trees. **156**, 145–155. doi.org/10.1086/303378
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M. a., & Donoghue M.J. (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Werneck F.P., Nogueira C., Colli G.R., Sites J.W., & Costa G.C. (2012) Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, **39**, 1695–1706. doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02715.x
- Willig M.R., Kaufman D.M., & Stevens R.D. (2003) Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 273–309. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032
- Wright D.H. (1983) Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, **41**, 496–506. doi.org/10.2307/3544109
- Zara F.J. & Fowler H.G. (2005) Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus. *Rev. Biol. Trop.*, **53**, 297–304.

APÊNDICE1



Apêndice 1: Árvore obtida a partir do consenso de uma amostra de árvores geradas pela análise de máxima verossimilhança no programa Garli. O suporte dos nós foi verificado pelo método de aleatorização *bootstrap*.