



WELLINGTON DONIZET FERREIRA

**BIOGEOGRAFIA DE VESPAS SOLITÁRIAS
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE) DAS REGIÕES
NEOTROPICAL E ANDINA**

LAVRAS – MG

2022

WELLINGTON DONIZET FERREIRA

**BIOGEOGRAFIA DE VESPAS SOLITÁRIAS (HYMENOPTERA, VESPIDAE,
EUMENINAE) DAS REGIÕES NEOTROPICAL E ANDINA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração Entomologia para obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes
Orientador

Prof. Dr. Augusto Ferrari
Coorientador

**LAVRAS – MG
2022**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Ferreira, Wellington Donizet.

Biogeografia de vespas solitárias (Hymenoptera, Vespidae,
Eumeninae) das regiões Neotropical e Andina / Wellington Donizet
Ferreira. - 2022.

135 p. : il.

Orientador(a): Marcel Gustavo Hermes.

Coorientador(a): Augusto Ferrari.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2022.

Bibliografia.

1. biogeografia. 2. filogeografia. 3. vespas. I. Hermes, Marcel
Gustavo. II. Ferrari, Augusto. III. Título.

WELLINGTON DONIZET FERREIRA

**BIOGEOGRAFIA DE VESPAS SOLITÁRIAS (HYMENOPTERA, VESPIDAE,
EUMENINAE) DAS REGIÕES NEOTROPICAL E ANDINA**

**BIOGEOGRAPHY OF THE POTTER WASPS (HYMENOPTERA, VESPIDAE,
EUMENINAE) FROM NEOTROPICAL AND ANDEAN REGIONS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração Entomologia, para obtenção do título de Doutor.

Aprovada, em 28 de novembro de 2022.

Dr. Marcel Gustavo Hermes – UFLA

Dra. Letícia Maria Vieira – UFLA

Dr. Renato Gregorin – UFLA

Dr. Rodolpho Santos Telles de Menezes – UFSM

Dr. Bolívar Rafael Garcete-Barrett – UNA/MNHNPY

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes
Orientador

Prof. Dr. Augusto Ferrari
Coorientador

**LAVRAS – MG
2022**

AGRADECIMENTOS

- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa durante a realização do doutorado (processo 141168/2018-8) e financiamento do projeto que resultou em um dos capítulos desta tese (processo 408782/2018-8 – capítulo II).
- À Universidade Federal de Lavras (UFLA) pela infraestrutura, suporte logístico e recursos humanos essenciais para a realização das pesquisas conduzidas durante o período do meu doutoramento.
- Ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da UFLA, incluindo coordenação, professores e técnicos administrativos por todo o suporte prestado e auxílio nas mais diversas situações – em especial, durante o período da pandemia de Covid-19.
- Ao meu orientador Marcel Gustavo Hermes que contribuiu significativamente para minha formação enquanto pesquisador desde os primeiros anos da graduação, fornecendo treinamento básico e avançado nas áreas de Sistemática/Taxonomia, Filogenética e Entomologia.
- Ao meu coorientador Augusto Ferrari, que me auxiliou na construção do projeto inicial de doutorado; me introduziu ao campo da Biogeografia; e forneceu discussões valiosas para a construção do primeiro capítulo da tese.
- Ao comitê de orientação formado pelos professores Geraldo Andrade de Carvalho e Lucas del Bianco Faria, que durante nossos encontros anuais direcionaram o encaminhamento do projeto e decisões importantes quanto a estrutura e finalização da tese.
- Aos componentes da banca examinadora: Dra. Letícia Maria Vieira (UFLA); Dr. Renato Gregorin (UFLA); Dr. Rodolpho Santos Telles de Menezes (UFMS); Dr. Bolívar Rafael Garcete-Barrett (UNA/MNHNPY); Dr. Rogério Botion Lopes (USP/suplente) e Dr. Khalid Haddi (UFLA/suplente).

Meus sinceros agradecimentos.

O presente trabalho foi realizado com apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

RESUMO

Biogeografia é o estudo dos padrões distribucionais dos seres vivos e dos processos que determinam esses padrões. Para grande maioria dos táxons existe um déficit de conhecimento biogeográfico que se traduz na ausência de registros de ocorrência catalogados para a maioria das espécies e também na inexistência de estudos formais descrevendo padrões biogeográficos gerais para vários grupos de organismos. Nesse sentido, a presente tese apresenta, em dois capítulos, estudos biogeográficos envolvendo um grupo de insetos ainda não investigado com cuidado pelas lentes da Biogeografia: as vespas solitárias construtoras de ninho de barro (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) que ocorrem nas regiões Neotropical e Andina. No primeiro capítulo da tese, propõe-se identificar as áreas de endemismo (AoE) dos Eumeninae nas regiões Neotropical/Andina, utilizando como método a análise de endemidade (EA), em diferentes escalas geográficas e com duas abordagens analíticas (utilizando ou não registros de ocorrência assumidos). A partir das AoE identificadas foram inferidas áreas consenso e a sobreposição dessas áreas em diferentes escalas resultou na determinação de componentes biogeográficos generalizados para os Eumeninae neotropicais/andinos. Os seguintes componentes foram delimitados: (i) Antilhas (Ant); (ii) Mesoamérica (MsA); (iii) Istmo Panamenho (IstPn); (iv) Guianas (Guy); (v) Amazônia Central (AmC); (vi) Andes Norte (AnN); Andes Central (AnC); Andes Sul (AnS); e (vii) região Chaco-Paranaense (ChPa). Os componentes identificados foram discutidos e comparados com biorregionalizações propostas para outros grupos, ressaltando padrões congruentes. No segundo capítulo da tese, foi utilizada uma abordagem filogeográfica para determinar os padrões distribucionais da espécie *Pachymenes ater* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) na Floresta Atlântica. Foi extraído DNA genômico de amostras de *P. ater* coletadas ao longo da distribuição da espécie. As amostras foram sequenciadas, buscando obter *loci* que correspondem a elementos ultraconservados do genoma (UCEs). Os *loci* capturados foram concatenados em uma única matriz; alinhados; e submetidos a uma análise filogenética utilizando como critério de otimalidade a máxima verossimilhança. A distribuição potencial de *P. ater* foi estimada por meio de modelagem de nicho ecológico (ENM) a partir dos registros de ocorrência da espécie obtidos da literatura. A partir da árvore recuperada foi possível inferir o rio Doce como uma provável barreira geográfica dividindo duas populações de *P. ater* em sua distribuição na FA. Uma população foi identificada a norte do rio Doce, na região central da FA (CAF), e outra população ao sul do rio Doce (SAF). A população SAF não demonstrou estruturação geográfica e não verificamos evidências de barreiras geográficas que possam limitar a distribuição de *P. ater* abaixo do rio Doce tanto pela análise filogenética quanto pela ENM. Para o avanço nos estudos biogeográficos de Eumeninae, um maior esforço amostral é necessário em áreas como o nordeste e centro do Brasil. Além disso, estudos futuros devem buscar por uma integração dos dados geográficos com análises que garantam a datação de eventos de divergência das principais linhagens de Eumeninae, e a correlação entre esses eventos e processos biogeográficos.

Palavras-chave: Áreas de endemismo. Análise de endemidade. Dados genômicos. Filogeografia. Vespas.

ABSTRACT

Biogeography is the study of the distributional patterns of the life's diversity on Earth and the processes that determine these patterns. There is a large shortfall of biogeographic knowledge for the vast majority of taxa and this can be demonstrated by the absence of distributional records for most of the world species and also by the scarce formal and explicit methodological studies describing the biogeography of groups of organisms. Therefore, this PhD dissertation presents, in two chapters, biogeographic studies involving a group of insects not yet carefully investigated through the lens of Biogeography: the potter wasps (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) that occur in the Neotropical and Andean regions. In the first chapter, it is proposed to identify Areas of Endemism (AoE) of the Eumeninae in the Neotropical/Andean regions, using as a method the Endemicity Analysis (EA), at different geographic scales and with two analytical approaches. From the identified AoE, consensus areas were inferred and the overlapping of these, at different scales, resulted in generalized biogeographic components for the Eumeninae in the Neotropical/Andean regions. The following generalized biogeographic components were defined: (i) Antilles (Ant); (ii) Mesoamerica (MsA); (iii) Panamanian Isthmus (IstPn); (iv) Guyanas (Guy); (v) Central Amazon (AmC); (vi) Northern Andes (AnN); Central Andes (AnC); Southern Andes (AnS); and (vii) Chaco-Paranaense region (ChPa). The identified components were discussed and compared with proposed bioregionalizations for other groups, highlighting congruent patterns. In the second chapter, a phylogeographic approach was used to determine the distribution patterns of the potter wasp species *Pachymenes ater* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) in the Brazilian Atlantic Forest (AF). Genomic DNA was extracted and sequenced by New Generation Sequencing (NGS) from samples of *P. ater*, collected along the range of the species, obtaining loci that correspond to ultra-conserved elements (UCEs). Captured loci were concatenated into a matrix; aligned; and submitted to a phylogenetic analysis using maximum likelihood as an optimality criteria. The potential distribution of *P. ater* was estimated through Ecological Niche Modeling (ENM) based on the occurrence records of the species present in the literature. From the inferred phylogenetic tree, it was possible to infer the Doce River as a probable geographic barrier dividing two populations of *P. ater*: one population was identified northern of the Doce river, in the central region of FA (CAF), and another population southern of the Doce river (SAF). The SAF population did not show geographic structure and we did not find evidence of geographic barriers that could limit the distribution of *P. ater* below the Doce river. A greater sampling effort is necessary in areas such as northeast and central Brazil for supply the biogeographical shortfall for Neotropical potter wasps. In addition, future studies should look for an integration of geographic data with the divergence times of the main Eumeninae Neotropical and Andean lineages, and a correlation between these and major biogeographic events.

Keywords: Areas of Endemism. Endemicity Analysis. Genomic data. Phylogeography. Wasps.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE: INTRODUÇÃO GERAL	7
1 INTRODUÇÃO	8
2 REFERENCIAL TEÓRICO	10
2.1 Biogeografia: uma breve introdução ao tema	10
2.2 Grupo de estudo: Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae	12
3 CONSIDERAÇÕES GERAIS	15
REFERÊNCIAS	16
SEGUNDA PARTE: ARTIGOS	23
CAPÍTULO 1 – ARTIGO I	24
Título	25
Resumo	25
1 Introdução	26
2 Metodologia	28
2.1 Área de estudo	28
2.2 Dados de distribuição das espécies	29
2.3 Análise de endemidade	32
3 Resultados	34
3.1 Identificação das áreas de endemismo	34
3.2 Principais componentes biogeográficos	62
4 Discussão	66
4.1 Escalas espaciais e extrapolação de ocorrências	66
4.2 Padrões generalizados e congruência	68
5 Considerações finais	74
Agradecimentos	74
Referências bibliográficas	75
CAPÍTULO 2 – ARTIGO II	80
Título	81
Resumo	81
1 Introdução	82
2 Metodologia	85
2.1 Amostragem e extração do DNA	85
2.2 Captura dos UCEs	87

2.3 Bioinformática e análise filogenômica	87
2.4 Análises de diversidade genética	88
2.5 Modelagem de nicho ecológico (ENM)	89
3 Resultados	90
3.1 Caracterização dos dados genômicos	90
3.2 Análise filogenética	91
3.3 Diversidade genética	94
3.4 Modelagem de nicho ecológico	94
4 Discussão	96
4.1 Expandindo nosso conhecimento sobre genomas de Vespidae	96
4.2 Filogeografia da espécie <i>Pachymenes ater</i> de Saussure na FA	97
4.3 Amostragem de Eumeninae	99
5 Conclusões	100
Agradecimentos	101
Referências bibliográficas	102
ANEXO I	110
ANEXO II	131

PRIMEIRA PARTE: INTRODUÇÃO GERAL

1 INTRODUÇÃO

A biodiversidade está distribuída de modo desigual entre as várias linhagens evolutivas e entre as diferentes regiões geográficas do planeta (GASTON; SPICER, 2004; MACLAURIN; STERELNY, 2008; MARCHESE, 2015; MYERS et al., 2000). Nos insetos, por exemplo, há linhagens extremamente diversas em relação ao número de espécies descritas, como os besouros (Coleoptera: cerca de 350 mil espécies), enquanto que outras linhagens são pouco diversas, como a ordem Zoraptera (cerca de 40 espécies descritas) (BEUTEL et al., 2014; GRIMALDI; ENGEL, 2005). Em relação a distribuição geográfica, encontramos mega-diversidade em algumas regiões da Terra, como as florestas tropicais, e relativamente poucas espécies em outras regiões, como as regiões temperadas e polos (ANTONELLI et al., 2018; BROWN, 2014; MORITZ et al., 2000).

Entender esses padrões assimétricos de diversidade, nas perspectivas taxonômica e espacial, depende da integração de conhecimentos básicos sobre quem são as espécies, onde elas são encontradas e quais são suas histórias evolutivas (HORTAL et al., 2015). Infelizmente, nossos conhecimentos básicos para responder essas três questões são incompletos e repletos de lacunas, constituindo déficits de conhecimento sobre a identidade das espécies (déficit linneano; BROWN; LOMOLINO, 1998; HORTAL et al., 2015); suas distribuições geográficas (déficit wallaceano; LOMOLINO, 2004; WHITTAKER et al., 2005) e seus percursos evolutivos (déficit darwiniano; DINIZ-FILHO et al., 2013).

Do mesmo modo que a biodiversidade está distribuída desigualmente, nossos déficits de conhecimentos também estão (HORTAL et al., 2015; OLIVEIRA et al., 2015). Alguns grupos taxonômicos são historicamente bem estudados, como os vertebrados e plantas com flores, possuindo atualmente banco de dados mais completos (FUNK, 2018; WEN et al., 2015) e que são explorados em investigações em larga escala (p. ex. GASTAUER; MEIRA-NETO, 2017; HAWKINS et al., 2012). Em contrapartida, outros grupos menos carismáticos para a comunidade não científica, como muitos dos “invertebrados” (AUDISIO, 2017; CARDOSO et al., 2011) e micro-organismos (WHITMAN; COLEMAN; WIEBE, 1998), apresentam déficits de conhecimentos mais graves.

No que se refere aos nossos conhecimentos em uma dimensão geográfica, sabemos que temos maiores déficits concentrados, em geral, nas regiões do planeta com índices mais elevados de diversidade (ANTONELLI et al., 2018; HORTAL et al., 2015). O estudo das biotas

das regiões tropicais, como exemplo, ainda está em sua infância em termos do que podemos descobrir (ANTONELLI et al., 2018), e as lacunas de conhecimentos básicos são expressivas mesmo para grupos tradicionalmente bem estudados. Para se ter uma ideia, em 2017, cerca de 380 espécies novas de vertebrados e angiospermas foram reportadas para Floresta Amazônica (HILAIRE, 2017).

Considerando os insetos, táxon com maior número de espécies descritas (cerca de um milhão; BEUTEL et al., 2014; ENGEL, 2015; GRIMALDI; ENGEL, 2005), entender os padrões da diversidade e suprir os déficits de conhecimentos são tarefas desafiadoras (DINIZ-FILHO; DE MARCO JR.; HAWKINS, 2010; MAYHEW, 2007). Insecta, além de ser a linhagem evolutiva com maior riqueza de espécies descritas, tem ampla distribuição geográfica no ambiente terrestre e uma história evolutiva de mais de 400 milhões de anos (BEUTEL et al., 2014; ENGEL, 2015; GRIMALDI; ENGEL, 2005; MISOF et al., 2014). Entretanto, mesmo que espécies de importância agrícola ou médica sejam bem estudadas, a maior parte da diversidade do grupo permanece ainda pouco explorada em estudos integrativos, multidisciplinares e de amplo escopo taxonômico e espacial (DINIZ-FILHO; DE MARCO JR.; HAWKINS, 2010; DUNN, 2005; SAMWAYS, 2015).

Buscamos na presente tese apresentar, na forma de dois capítulos, dois estudos que integrem as dimensões: identidade, distribuição e história evolutiva de um grupo específico de insetos: as vespas solitárias Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae). No primeiro capítulo, buscamos investigar os padrões gerais de distribuição dos Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina, por meio da identificação de áreas de endemismo. Já no segundo capítulo, foi utilizada uma abordagem filogeográfica para compreendermos os padrões distribucionais da espécie *Pachymenes ater* de Saussure na Floresta Atlântica.

Nos dois capítulos recorreremos a Biogeografia, um campo de estudo que permite a integração de dados de múltiplas áreas de pesquisa como meio de reconstruir a evolução da diversidade biológica no espaço e no tempo (ANTONELLI et al., 2018; MORRONE, 2009).

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Biogeografia: uma breve introdução ao tema

Biogeografia é um campo de estudo integrante da Teoria Evolutiva e um dos alicerces da Biologia Comparada, em conjunto com a Sistemática, a Paleontologia e a Embriologia (CRISCI; KATINAS; POSADAS, 2003; CROIZAT, 1964; DARWIN, 1859). Tem como objetivo o estudo dos padrões de distribuição geográfica dos organismos e dos processos que geraram esses padrões no espaço e tempo (CRISCI; KATINAS; POSADAS, 2003; NELSON; PLATNICK, 1981; SANMARTÍN, 2012; WILEY; LIEBERMAN, 2011). As bases da investigação biogeográfica foram estabelecidos com os estudos de fauna e flora dos exploradores-naturalistas dos séculos XVIII e XIX (EBACH, 2015; FUNK, 2018; MORRONE, 2009; NELSON, 1978), como Alexander von Humboldt (1769–1859), Augustin P. de Candolle (1778–1841), Joseph D. Hooker (1817–1911), Alfred R. Wallace (1823-1913) e o próprio Charles Darwin (1809-1882).

Durante a segunda metade do século XX, a Biogeografia passou por um período revolucionário (*sensu* KUHN, 1978), caracterizado por um pluralismo metodológico, discussões filosóficas sobre seus fundamentos, disputas teóricas acirradas e diálogo/intercâmbio com outras disciplinas (CRISCI, 2001; CRISCI; KATINAS; POSADAS, 2003; MORRONE, 2009; POSADAS; CRISCI; KATINAS, 2006). Duas das maiores influências para essa revolução foram a emergência da Teoria da Tectônica de Placas, no campo da Geologia, e a Sistemática Filogenética, no campo da Biologia Comparada (CRISCI, 2001; FUNK, 2018; POSADAS; CRISCI; KATINAS, 2006). Como resultado, abordagens que mesclam a história evolutiva dos organismos (filogenia) com a distribuição geográfica dos mesmos passaram a ter relevância fundamental em estudos de Biogeografia (SANTOS; AMORIM, 2007; WILEY; LIEBERMAN, 2011).

A interface entre as dimensões geográfica (Tectônica de Placas) e biológica (Sistemática Filogenética), sedimentando os fundamentos teóricos e metodológicos da Biogeografia, só tornou-se mais clara com a (re)interpretação das ideias do botânico italiano Léon Croizat (1894–1982) por sistematas cladistas nas décadas de 1970–90 (CRISCI; KATINAS; POSADAS, 2003; HULL, 1988; MORRONE, 2009). Croizat foi pioneiro ao propor que para se entender a história da vida na Terra, devemos entender também a história da própria Terra, isto é, as mudanças dinâmicas do planeta, geológicas ou climáticas, afetam diretamente a

evolução dos organismos (CRAW; GREHAN; HEADS, 1999; CROIZAT, 1964; WILEY; LIEBERMAN, 2011). Croizat sublinhou a importância do espaço no estudo da diversidade (CRAW; GREHAN; HEADS, 1999), de modo que para ele, a história da vida, seus padrões de diversificação, estase e extinção, se correlacionam intimamente com a história da Terra (CROIZAT, 1964).

Gareth Nelson, Norman Platnick e Donn Rosen, todos sistematas cladistas, adaptaram as ideias de Croizat propondo métodos analíticos para se estabelecer e testar hipóteses biogeográficas com o uso de filogenias, valendo-se para isso dos princípios da Sistemática Cladística (HUMPHRIES; ESCUDERO; MARTÍN-BRAVO, 2016; NELSON; PLATNICK, 1981). A Biogeografia, em uma perspectiva cladística, passa a ser interpretada em uma dimensão histórica com o intuito de responder a uma única questão: “Por que os organismos estão distribuídos onde eles estão atualmente?” (CRISCI; KATINAS; POSADAS, 2003; MORRONE, 2009; 2005; NELSON; PLATNICK, 1981). O passo inicial para responder essa questão seria a identificação de unidades biogeográficas básicas de análise: as áreas de endemismo (MORRONE, 2017; 2009).

Áreas de endemismo podem ser definidas como áreas de congruência distribucional não aleatória entre diferentes táxons (MORRONE, 2017; 2009). Há algumas proposições metodológicas para a identificação dessas áreas (p. ex. MORRONE, 1994; SZUMIK et al., 2002; OLIVEIRA; BRESCOVIT; SANTOS, 2015), utilizando-se diretamente os pontos de ocorrência das espécies em estudo. Após a obtenção das áreas de endemismo, o relacionamento entre elas e a inferência dos processos (p. ex. vicariância, dispersão ou extinção) que determinaram a distribuição observada dos organismos constituem o segundo passo de um estudo biogeográfico (MORRONE, 2017; 2009).

Atualmente, os possíveis processos que influenciaram a distribuição geográfica de determinado grupo de seres vivos também podem ser inferidos pelos chamados “métodos baseados em eventos” ou métodos paramétricos (RECORDER, 2011). Nesses casos, por meio das filogenias associadas aos pontos de ocorrência das espécies é possível estimar quais eventos foram mais prováveis de gerar a distribuição observada (ALMEIDA, 2011; SANMARTÍN, 2007). A análise estatística de vicariância e dispersão (S-DIVA) (RONQUIST, 1997; YU; HARRIS; HE, 2010) é um exemplo desse tipo de método.

Estudos biogeográficos, portanto, são de suma importância por integrarem dados distribucionais e filogenéticos para se entender a evolução dos organismos no tempo e espaço, podendo ser utilizados em diferentes escalas e com diferentes objetivos. Enquanto alguns focam em regiões e táxons específicos (p. ex. opiliões na Floresta Atlântica: DASILVA; PINTO-DA-ROCHA; DESOUZA, 2015), outros são de amplo escopo (p. ex. distribuição de mamíferos na região Neártica: ESCALANTE et al., 2010). Enquanto há estudos voltados para identificação das áreas de endemismo (p. ex. HOFFMEISTER; FERRARI, 2016; SIGRIST; CARVALHO, 2009), outros buscam estabelecer relacionamento entre as áreas e testar hipóteses históricas sobre esse relacionamento (p. ex. DAGOSTA; DE PINNA, 2017).

A presente tese apresenta diferentes abordagens em Biogeografia para ao se debruçar sobre os padrões de distribuição das vespas solitárias (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) que ocorrem nas regiões Neotropical e Andina. Em linhas gerais buscaremos: (1) identificar as áreas de endemismo de Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina; (2) aplicar uma abordagem filogeográfica para entender a distribuição de uma espécie de Eumeninae com distribuição na Floresta Atlântica: *Pachymenes ater* Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae).

2.2 Grupo de estudo: Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae

Hymenoptera é uma ordem de insetos popularmente conhecida por representantes como abelhas (Apidae), formigas (Formicidae) e marimbondos (Vespidae: Vespinae; Polistinae) (GRIMALDI; ENGEL, 2005; DANFORTH, 2013). Trata-se de um grupo diverso e globalmente distribuído, com cerca de 153000 espécies descritas, sendo a maioria delas de tamanho minúsculo e hábito parasitário (AGUIAR et al., 2013; SHARKEY, 2007; TANG; VOGLER, 2017). A história evolutiva dos himenópteros vem sendo recentemente revisitada por meio de estudos filogenômicos/transcriptômicos explorando aspectos como a evolução da eussocialidade, transição de hábitos alimentares e surgimento do parasitoidismo (BANK et al., 2017; JONHSON et al., 2013; BRANSTETTER et al., 2017; PETERS et al., 2017; PIEKARSKI et al., 2018).

Dentre os Hymenoptera, a família Vespidae tem destaque, assim como Formicidae e Apidae, devido a presença de representantes eussociais e alta riqueza de espécies (cerca de 5300 espécies descritas) (BANK et al., 2017; DANFORTH, 2013; GRIMALDI; ENGEL, 2005; PERRARD, GRIMALDI; CARPENTER, 2017; PIEKARSKI et al., 2018). Compreende nove

subfamílias atuais, sendo que apenas três delas (Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae) possuem representantes eussociais (BANK et al., 2017; PIEKARSKI et al., 2018). Em razão da importância em investigações sobre a evolução do comportamento social e em estudos aplicados, como no controle biológico de pragas e indústria farmacêutica (p. ex. JÚNIOR et al., 2012; LEITE et al., 2015), as subfamílias eussociais são historicamente mais bem estudadas. Isso ocorre, inclusive, para as abordagens biogeográficas existentes para Vespidae, sendo grande parte delas focadas em linhagens eussociais (p. ex. CARVALHO et al., 2015; MENEZES et al., 2017; 2015; SILVA; NOLL, 2015; SILVA; NOLL; CASTRO, 2018).

A maior riqueza de espécies entre os vespídeos encontra-se em uma subfamília cujos representantes são predominantemente solitários: Eumeninae (3404 spp.) (BANK et al., 2017; PERRARD et al., 2017; PIEKARSKI et al., 2018). As fêmeas nesta subfamília, no geral, constroem individualmente ninhos de barro onde são provisionadas presas para a prole (CARPENTER; MARQUES, 2001; HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; PERRARD et al., 2017; PIEKARSKI et al., 2018). Compartilhamento de ninhos e uso de material vegetal na construção dos ninhos já foram registrados (HERMES; SOMAVILLA; GARCECETE-BARRETT, 2013; LOPES; NOLL, 2018), mas são comportamentos ainda pouco relatados para a subfamília.

Eumeninae representa um táxon interessante para estudos de cunho evolutivo e ecológico devido à complexidade morfológica destas vespas (um exemplo é a variação do formato do primeiro tergo metassomal, HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; CARPENTER; GARCETE-BARRETT, 2003); variedade de comportamentos de nidificação (AUKO; TRAD; SILVESTRE, 2015; HERMES; ARAÚJO; ANTONINI, 2015; HERMES; SOMAVILLA; GARCETE-BARRETT, 2013); interações ecológicas com outros artrópodes, como ácaros foréticos (PEREIRA et al., 2016); e posicionamento filogenético incerto em Vespidae – discutido em Bank et al. (2017) e Pickett & Carpenter (2010).

Recentemente, vários tratamentos taxonômicos vêm sendo publicados para Eumeninae, com a revisão de gêneros, descrição de novas espécies e catalogação de registros de coleta inéditos principalmente para os neotrópicos (p. ex. FERREIRA et al., 2018; 2017; 2015; GRANDINETE; NOLL; CARPENTER, 2018; HERMES; FERREIRA, 2016; OLIVEIRA et al., 2017; FERREIRA et al., 2015). Além disso, a publicação de estudos filogenéticos de alguns elementos de distribuição no Novo Mundo (p. ex. GRANDINETE; HERMES; NOLL, 2015; HERMES; CARPENTER, 2012; HERMES; MELO, 2008; HERMES; OLIVEIRA, 2016) e

filogenias de escopo mais amplo (p. ex. BANK et al., 2017; HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; PIEKARSKI et al., 2018) abriram caminho para estudos que integrem informações filogenéticas aos dados taxonômicos e distribucionais disponíveis.

O cenário atual é de uma expansão nos conhecimentos básicos sobre os Eumeninae, tanto em termos de descrição de novas espécies quanto do entendimento das relações evolutivas entre as várias linhagens da subfamília. Todavia, um estudo de ampla escala, que sintetize os conhecimentos taxonômicos, geográficos e filogenéticos sobre esse grupo de vespas ainda se faz necessário. A presente tese vai de encontro a essa necessidade, e surge como uma possível contribuição para se entender a diversidade dos Eumeninae das regiões Neotropical e Andina valendo-se de abordagens biogeográficas.

Um estudo desse escopo tem relevância também para não especialistas no grupo, uma vez que os padrões relacionados a distribuição dos Eumeninae podem ser comparados com padrões de outros táxons. Entender a congruência ou incongruência entre esses padrões, e os processos subjacentes a eles, são de importância para compreendermos a evolução da biota em uma dada região biogeográfica, identificarmos componentes bióticos com histórias compartilhadas e estabelecermos *hotspots* de riqueza de espécies e endemismo (MORRONE, 2009). Assim, ao desvendar os padrões relacionados a distribuição geográfica dos Eumeninae compreenderemos um pouco mais sobre a própria história das regiões Neotropical e Andina.

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Nos últimos anos, estudos sobre a taxonomia, filogenia e ecologia dos Eumeninae focados nas regiões Neotropical/Andina estão crescendo em uma taxa acelerada. Todavia, investigações sobre os padrões distribucionais deste grupo de vespas ainda são incipientes. Por meio dessa contribuição, apresentamos um primeiro esquema generalizado sobre os padrões distribucionais dos Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina utilizando uma abordagem biogeográfica e um método explícito.

Além disso, investigamos pela primeira vez a filogeografia de uma espécie de vespa solitária que ocorre na Floresta Atlântica. Apresentando uma hipótese que pode corroborar o modelo de barreiras riverinas, colocando o Rio Doce como uma importante barreira biogeográfica entre o centro e o sul da Floresta Atlântica.

Estudos futuros podem focar no estabelecimento dos tempos de divergência das principais linhagens de Eumeninae neotropicais e andinos, de modo que os padrões biogeográficos encontrados possam ser correlacionados e confrontados com eventos geológicos ou climáticos pretéritos que influenciaram a distribuição desses vespídeos.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. P. et al. Order Hymenoptera*. In: ZHANG, Z. Q. (Ed.) Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). **Zootaxa**, 3703, 51–62, 2013.
- ALMEIDA, E. A. B. Modelos de eventos para reconstrução biogeográfica. In.: **Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos**. CARVALHO, J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Orgs.). Roca, São Paulo, 2011. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.12>
- ANTONELLI, A. et al. Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. **PeerJ**, 1–53, 2018. <https://doi.org/10.7717/peerj.5644>
- AUDISIO, P. Insect taxonomy, biodiversity research and the new taxonomic impediments. **Fragmenta entomologica**, 49, 121–124, 2017. <https://doi.org/10.4081/fe.2017.252>
- AUKO, T. H.; TRAD, B. M.; SILVESTRE, R. Bird dropping masquerading of the nest by the potter wasp *Minixi suffusum* (Fox, 1899) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). **Tropical Zoology**, 28, 56–65, 2015. <https://doi.org/10.1080/03946975.2015.1027103>
- BANK, S. et al. Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespoid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 116, 213–226, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.08.020>
- BEUTEL, R. G.; FRIEDRICH, F.; GE, S-Q.; YANG, X-K. **Insect Morphology and Phylogeny - A textbook for students of entomology**. De Gruyter, 1ª Ed., Berlin/Boston, 2014.
- BRANSTETTER, M. G. et al. Phylogenomic Insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology**, 27, 1019–1025, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.027>
- BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of Biogeography**, 41, 8–22, 2014. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>
- BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeography**. Sinauer, 2ª Ed, Sunderland, 1998.
- CARDOSO, P.; ERWIN, T. L.; BORGES, P. A. V.; NEW, T. R. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. **Biological Conservation**, 144, 2647–2655, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>
- CARPENTER, J. M.; GARCETE-BARRETT, B. R. A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, 14, 52–73, 2003.
- CARPENTER, J. M.; MARQUES, O. M. Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). [CD – ROM]. Cruz das Almas – BA, Brasil. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia. **Série Publicações Digitais**, 2001.
- CARVALHO, A. F.; MENEZES, R. S. T.; SOMAVILLA, A.; COSTA, M. A.; DEL LAMA, M. A. Polistinae biogeography in the Neotropics: history and prospects. **Journal of Hymenoptera Research**, 42, 93-105, 2015. <https://doi.org/10.3897/JHR.42.8754>

CRAW, R. C.; GREHAN, J. R.; HEADS, M. J. **Panbiogeography: tracking the history of life**. Oxford University Press, 1ª Ed., Oxford/New York, 1999.

CRISCI, J. V. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, 28, 157–168, 2001. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00523.x>

CRISCI, J. V.; KATINAS, L.; POSADAS, P. **Historical biogeography: an introduction**. Harvard University Press, 1ª Ed., London/England, 2003.

CROIZAT, L. **Space, time, form: The biological synthesis**. Do autor, 1ª Ed., Caracas, 1964.

DAGOSTA, F. C. P.; DE PINNA, M. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, 15, e170034, 2017. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170034>

DANFORTH, B. N. Social Insects: Are Ants Just Wingless Bees? **Current Biology**, 23, R1012, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.026>

DARWIN, C. R. **The origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favored races in the struggle for life**. John Murray, 1ª Ed., London, 1859.

DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; DESOUZA, A. M. A protocol for the delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic Rain Forest using harvestmen distribution data. **Cladistics**, 31, 692–705, 2015. <https://doi.org/10.1111/cla.12121>

DINIZ-FILHO, J. A. F.; DE MARCO JR., P.; HAWKINS, B. A. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. **Insect Conservation and Diversity**, 3, 172–179, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00091.x>

DINIZ-FILHO, J. A. F.; LOYOLA, R. D.; RAIÁ, P.; MOOERS, A. O.; BINI, L. M. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, 28, 12, 689–695, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.003>

DUNN, R. R. Modern Insect Extinctions, the Neglected Majority. **Conservation Biology**, 19, 1030–1036, 2005. <https://www.jstor.org/stable/3591288>

EBACH, M. C. **Origins of Biogeography: the Role of Biological Classification in Early Plant and Animal Geography**. Springer, 1ª Ed., Dordrecht, 2015.

ENGEL, M. S. Insect evolution. **Current Biology**, 25, R845–R875, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.059>

ESCALANTE, T.; RODRÍGUEZ-TAPIA, G.; SZUMIK, C.; MORRONE, J. J.; RIVAS, M. Delimitation of the Nearctic region according to mammalian distributional patterns. **Journal of Mammalogy**, 91, 1381–1388, 2010. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-136.1>

FERREIRA, W. D.; GRANDINETE, Y. C.; LOPES, R. B.; HERMES, M. G. A new contribution to the knowledge of Neotropical Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae). **Zootaxa**, 3981, 117–124, 2015. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3981.1.6>

FERREIRA, W. D.; OLIVEIRA, L. A.; HERMES, M. G. A revision of the Neotropical eumenine wasp genus *Stenosigma* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae). **Zootaxa**, 4455, 499–512, 2018. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4455.3.6>

- FERREIRA, W. D.; OLIVEIRA, L. A.; INEZ, T. G.; HERMES, M. G. A new species of *Pirhosigma* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae), with additional notes and a key to the species in the genus. **Zootaxa**, 4300, 269–278, 2017. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4300.2.8>
- FUNK, V. A. Collections-based science in the 21st Century. **Journal of Systematics and Evolution**, 56, 175–193, 2018. <https://doi.org/10.1111/jse.12315>
- GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. **Acta Botanica Brasilica**, 31, 191–198, 2017. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0306>
- GASTON, K. J.; SPICER, J. I. **Biodiversity – an Introduction**. Blackwell Publishing, 2^a Ed., Cornwall, 2004.
- GRANDINETE, Y. C.; HERMES, M. G.; NOLL, F. B. Systematics and phylogeny of the Neotropical *Pachymenes* de Saussure and *Santamenes* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**, 40, 365–384, 2015. <https://doi.org/10.1111/syen.12105>
- GRANDINETE, Y. C.; NOLL, F. B.; CARPENTER, J. Taxonomic review of *Eumenes* Latreille, 1802 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) from the New World. **Zootaxa**, 4459, 001–052, 2018. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4459.1.1>
- GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. **Evolution of the Insects**. Cambridge University Press, 1^a Ed., Cambridge, 2005.
- HAWKINS, B. A. et al. Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradients of birds and mammals. **Journal of Biogeography**, 39, 825–841, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02655.x>
- HERMES, M. G.; ARAÚJO, G.; ANTONINI, Y. On the nesting biology of eumenine wasps yet again: *Minixi brasilianum* (de Saussure) is a builder and a renter... at the same time! (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 59, 141–142, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.03.011>
- HERMES, M. G.; CARPENTER, J. M. Are *Monobia* and *Montezumia* monophyletic? A cladistics analysis of their species groups based on morphological data (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **American Museum Novitates**, 3733, 1–23, 2012. <http://hdl.handle.net/2246/6156>
- HERMES, M. G.; FERREIRA, W. D. On the type series of *Stenosigma humerale* Giordani Soika with the description of a new species (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 60, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.01.003>
- HERMES, M. G.; MELO, G. A. R. Revision and cladistic analysis of the eumenine wasp genus *Pseudodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**, 33, 361–394, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.00421.x>
- HERMES, M. G.; MELO, G. A. R.; CARPENTER, J. M. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. **Cladistics**, 30, 453–484, 2014. <https://doi.org/10.1111/cla.12059>
- HERMES, M. G.; OLIVEIRA, L. A. Morphological cladistics analysis resolves the generic limits of the Neotropical potter wasp genera *Minixi* Giordani Soika and *Pachyminixi* Giordani Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). **Invertebrate Systematics**, 30, 187–200, 2016.

<https://doi.org/10.1071/IS15031>

HERMES, M. G.; SOMAVILLA, A.; GARCETE-BARRETT, B. On the Nesting biology of *Pirhosigma* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with special reference to the use of vegetable matter. **Revista Brasileira de Entomologia**, 54, 433–436, 2013.

<https://doi.org/10.1590/S0085-56262013005000044>

HOFFMEISTER, C. H.; FERRARI, A. Areas of endemism of arthropods in the Atlantic Forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemicity analysis. **Biological Journal of Linnean Society**, 119, 126–144, 2016. <https://doi.org/10.1111/bij.12802>

HORTAL, J.; BELLO, F.; DINIZ-FILHO, J. A.; LEWINSOHN, T. M.; LOBO, J. M.; LADLE, R. J. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, 46, 523–549, 2015. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>

HULL, D. L. **Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science**. University of Chicago Press, 1^a Ed., Chicago, 1988.

HUMPHRIES, C. J.; ESCUDERO, M.; MARTÍN-BRAVO, S. Vicariance Biogeography. **Reference Module in Life Sciences**, 2017.

JOHNSON, B. R. et al. Phylogenomics Resolves Evolutionary Relationships among Ants, Bees, and Wasps. **Current Biology**, 23, 2058–2062, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.050>

JÚNIOR, P. A. S. et al. Natural biological control of *Diaphania* spp. (Lepdoptera: Crambidae) by social wasps. **Sociobiology**, 59, 561–571, 2012. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v59i2.618>

KUHN, T. S. **A estrutura das revoluções científicas**. Perspectiva, 1^a Ed., São Paulo, 1978.

LEITE, N. B., et al. PE and PS Lipids Synergistically Enhance Membrane Poration by a Peptide with Anticancer Properties. **Biophysical Journal**, 109, 936–947, 2015.

<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2015.07.033>

LOMOLINO, M. V. Conservation biogeography. In.: **Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature**, Eds. MV Lomolino, LR Heaney, Sinauer, 2^a Ed., Sunderland, 2004.

LOPES, R. B.; NOLL, F. B. First records of presocial behavior of *Montezumia brethesi* Bertoni, 1918 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Insects Sociaux**, 66, 171–173, 2018.

<https://doi.org/10.1007/s00040-018-0659-y>

MACLAURIN, J.; STERELNY, K. **What is biodiversity?** University of Chicago Press, 1^a Ed., Chicago/London, 2008.

MARCHESE, C. Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept. **Global Ecology and Conservation**, 3, 297–309, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.12.008>

MAYHEW, P. J. Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. **Biological Reviews**, 82, 425–454, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00018.x>

MENEZES, R. S. T.; BRADY, S. G.; CARVALHO, A. F.; DEL LAMA, M. A.; COSTA, M. A. Molecular Phylogeny and Historical Biogeography of the Neotropical Swarm-Founding Social Wasp

Genus *Synoeca* (Hymenoptera, Vespidae). **PLOSone**, 2015.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119151>

MENEZES, R. S. T.; BRADY, S. G.; CARVALHO, A. F.; DEL LAMA, M. A.; COSTA, M. A. The roles of barriers, refugia, and chromosomal clines underlying diversification in Atlantic Forest social wasps. **Scientific Reports**, 7, 1–16, 2017. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07776-7>

MISOF, B. et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science**, 346, 763–767, 2014. <https://doi.org/10.1126/science.1257570>

MORITZ, C.; PATTON, J. L.; SCHNEIDER, C. J.; SMITH, T. B. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 31, 533–563, 2000. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.533>

MORRONE, J. J. Cladistic biogeography: identity and place. **Journal of Biogeography**, 32, 1281–1286, 2005. <https://www.jstor.org/stable/3566394>

MORRONE, J. J. **Evolutionary biogeography – an integrative approach with case studies**. Columbia University Press, 1^a Ed., New York, 2009.

MORRONE, J. J. On the identification of areas of endemism. **Systematic Biology**, 43, 438–441, 1994. <https://doi.org/10.2307/2413679>

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, 403, p. 853–858, 2000. <https://doi.org/10.1038/35002501>

NELSON, G. From Candolle to Croizat: comments to the history of biogeography. **Journal of the History of Biology**, 11, 269–305, 1978. <https://doi.org/10.1007/BF00389302>

NELSON, G.; PLATNICK, N. **Systematics and Biogeography, cladistics and vicariance**. Columbia University Press, 1^a Ed., New York, 1981.

OLIVEIRA U.; BRESOVIT, A. D.; SANTOS A. J. Delimiting areas of endemism through kernel interpolation. **PLoS One**, 10, e0116673, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116673>

OLIVEIRA, U. et al. The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. **Diversity and Distributions**, 22, 1232–1244, 2016. <https://doi.org/10.1111/ddi.12489>

PEREIRA, M. C. S. DE A., et al. Description of a new species of *Oplitis* Berlese, 1884, and the first record of a phoretic uropodid mite (Acari: Oplitidae) on a Neotropical solitary wasp (Hymenoptera: Vespidae). **Zootaxa**, 4067, 394–400, 2016. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4067.3.8>

PERRARD, A.; GRIMALDI, D.; CARPENTER, J. M. Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. **Systematic Entomology**, 42, 379–386, 2017. <https://doi.org/10.1111/syen.12222>

PETERS, R. S. et al. Evolutionary History of the Hymenoptera. **Current Biology**, n. 27, p. 1013–1018, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.027>

PICKETT, K. M.; CARPENTER, J. M. Simultaneous Analysis and the Origin of Eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, 68, 3–33, 2010.

- PIEKARSKI, P. K.; CARPENTER, J. M.; LEMMON, A. R.; LEMMON, E. M.; SHARANOWSKI, B. J. Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution in Wasps (Vespidae). **Molecular Biology and Evolution**, 35, 1–13, 2018. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy124>
- POSADAS, P.; CRISCI, J. V.; KATINAS, L. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. **Journal of Arid Environments**, 66, 389–403, 2006. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.004>
- RECORDER, R. Biogeografia baseada em eventos: uma introdução. **Revista da Biologia**, vol. esp. Biogeografia, 18–25, 2011.
- RONQUIST, F. Dispersal-Vicariance Analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. **Systematic Biology**, 46, 195–203, 1997. <https://doi.org/10.1093/sysbio/46.1.195>
- SAMWAYS, M. J. Future-proofing insect diversity. **Current Opinion in Insect Science**, 12, 71–78, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.09.008>
- SANMARTÍN, I. Historical Biogeography: Evolution in Time and Space. **Evolution: Education and Outreach**, 5, 555–568, 2012. <https://doi.org/10.1007/s12052-012-0421-2>
- SANTOS, C. M. D.; AMORIM, D. S. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. **Papéis avulsos de Zoologia**, 47, 63–73, 2007. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492007000400001>
- SHARKEY, M. J. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. In.: Zhang, Z. -Q. & Shear, W. A. (Eds). Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. **Zootaxa**, 1668, 1–766, 2007. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.25>
- SIGRIST, M. S.; CARVALHO, C. J. B. Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. **Biota Neotropical**, 8, 33–42, 2008. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000400002>
- SILVA, M. DA; NOLL, F. B.; CASTRO, A. C. M-C. Phylogeographic analysis reveals high genetic structure with uniform phenotypes in the paper wasp *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae). **PLOSone**, 13, 1–25, 2018. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194424>
- SILVA, M.; NOLL, F. B. Biogeography of the social wasp genus *Brachygastra* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Journal of Biogeography**, 42, 833–842, 2015. <https://doi.org/10.1111/jbi.12417>
- SZUMIK C.; CUEZZO, F.; GOLOBOFF, P. A.; CHALUP A. An optimality criterion to determine areas of endemism. **Systematic Biology** 51, 806–816, 2002. <https://doi.org/10.1080/10635150290102483>
- TANG, P.; VOGLER, A. P. Evolution: Taking the Sting out of Wasp Phylogenetics. **Current Biology**, 27, R339–R363, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.054>
- WEN J.; ICKERT-BOND S. M.; APPELHANS, M. S.; DORR, L. J.; FUNK, V. A. Collections-based systematics: Opportunities and outlook for 2050. **Journal of Systematics and Evolution**, 53, 477–488, 2015. <https://doi.org/10.1111/jse.12181>

WHITMAN, W. B.; COLEMAN, D. C.; WIEBE, W. J. Prokaryotes: the unseen majority. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 95, 6578–6583, 1998.
<https://doi.org/10.1073/pnas.95.12.6578>

WHITTAKER, R. J.; ARAÚJO, M. B.; JEPSON, P.; LADLE, R. J.; WATSON, J. E. M.; WILLIS, K. J. Conservation biogeography: assessment and prospect. **Diversity and Distributions**, 11, 3–24, 2005.
<https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>

WILEY, E. O.; LIEBERMAN, B. S. **Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics**. Wiley-Blackwell, 2^a Ed., New Jersey, 2011.

YU, Y.; HARRIS, A. J.; HE, X. J. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 56, 848–850, 2010.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.011>

SEGUNDA PARTE: ARTIGOS

CAPÍTULO 1 – ARTIGO I

ÁREAS DE ENDEMISMO E PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE VESPAS SOLITÁRIAS (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE) NAS REGIÕES NEOTROPICAL E ANDINA

AREAS OF ENDEMISM AND DISTRIBUTIONAL PATTERNS OF POTTER WASPS (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE) FROM THE NEOTROPICAL AND ANDEAN REGIONS

Wellington Donizet Ferreira; Augusto Ferrari; Marcel Gustavo Hermes

Versão preliminar do artigo a ser submetido para revista científica. O manuscrito preliminar foi elaborado de acordo com as regras da revista *Journal of Hymenoptera Research*.

Título: Áreas de endemismo e padrões de distribuição de vespas solitárias (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) nas regiões Neotropical e Andina

Resumo

Áreas de endemismo (AoE) são as unidades de análise básicas em Biogeografia Histórica e a proposição de tais áreas é uma importante ferramenta para a biologia da conservação. O objetivo do presente estudo foi identificar AoE nas regiões Neotropical e Andina, considerando como modelo de estudo as vespas solitárias construtoras de ninho de barro (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). Foram compilados 14391 registros de ocorrência de Eumeninae, pertencentes a 584 espécies e 38 gêneros, com distribuição no México, América Central continental/insular e América do Sul. A análise de endemicidade foi utilizada como método para identificar as AoE, implementada por meio do programa NDM/VNDM. Comparou-se diferentes tamanhos de células ($1^\circ \times 1^\circ$; $2^\circ \times 2^\circ$; $4^\circ \times 4^\circ$) e dois tipos de análises foram testadas: (i) sem suposições de ocorrências; (ii) com suposições de ocorrências baseadas nos tamanhos das células. Áreas consenso foram estabelecidas a partir da similaridade de até 40% de espécies endêmicas entre as AoE. Foram identificadas, a partir das análises, 263 AoE, que foram então sumarizadas em 111 áreas consenso. A sobreposição das áreas consenso em diferentes escalas resultou na determinação de componentes biogeográficos generalizados para os Eumeninae nas regiões de estudo. Os seguintes componentes foram delimitados: (i) Antilhas (Ant); (ii) Mesoamérica (MsA); (iii) Istmo Panamenho (IstPn); (iv) Guianas (Guy); (v) Amazônia Central (AmC); (vi) Andes Sul (AnS), Andes Central (AnC) e Andes Norte (AnN); e (vii) região Chaco-Paranaense (ChPa). Os padrões gerais identificados para os Eumeninae foram parcialmente congruentes com padrões obtidos em propostas de regionalização anteriores. Um maior esforço amostral, principalmente, na diagonal aberta da América do Sul e porção meridional da Floresta Amazônica é necessário para elucidar padrões no centro e nordeste do continente. Adicionalmente, estudos com tempos de divergência datados e correlação com eventos geoclimáticos são essenciais para o estabelecimento das relações entre padrões e processos que culminaram na diversificação dos Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina.

Palavras-chave. América do Sul; biogeografia; endemicidade; padrões biogeográficos; vespídeos.

1 Introdução

Áreas de endemismo (AoE) podem ser definidas como áreas de congruência distribucional entre táxons, em que existe sobreposição, ao menos parcial, da ocorrência de duas ou mais espécies (Morrone & Crisci, 1995; Platinick, 1991). A busca por AoE representa um passo inicial em estudos de Biogeografia Histórica, uma vez que estas são unidades básicas para proposição de hipóteses sobre a distribuição espacial das biotas e inferência de processos que resultaram em tais distribuições (Cracraft, 1985; Crisci et al., 2003; Morrone, 2009). Além disso, o reconhecimento de AoE é relevante como critério para o estabelecimento de áreas prioritárias para conservação de espécies e possíveis hotspots da biodiversidade (Estrada-Marquez et al., 2021; Fattorini, 2017; Mittermeier et al., 2004).

Assim como ocorre com outras definições fundamentais em Biologia Comparada, como “espécies” e “genes”, existem controvérsias sobre a conceitualização e delimitação das AoE (Anderson, 1994; Casagrande & de Grosso, 2013; Fattorini, 2017). Diferentes métodos para identificar AoE estão relatados na literatura (ver Morales-Guerrero et al., 2017) assim como conceitos e definições distintas para o termo (Casagrande & de Grosso, 2013; Parenti & Ebach, 2009; Fattorini, 2017). Considerando os diferentes métodos/conceitos propostos, a congruência distribucional, determinada por explicações causais comuns e não aleatórias, parece ser um critério-consenso para se determinar AoE na maioria das abordagens (Fattorini, 2017; Parenti & Ebach, 2009).

Nesse sentido, Szumik et al. (2002) e Szumik e Goloboff (2004) propuseram um método explícito para delimitar e quantificar AoE baseando-se diretamente nas coordenadas geográficas das espécies: a análise de endemidade (EA). Este método utiliza os registros de ocorrência observados diretamente, por meio do emprego de células, parâmetro definido pelo usuário, dividindo a área de estudo em uma malha quadriculada. A partir dessa malha com os pontos de ocorrência espacializados, uma busca heurística é realizada, determinando quais conjuntos de células melhor recuperam conjunto de espécies com congruência distribucional restrita, e constituem, portanto, AoE (Szumik et al., 2002; Szumik & Goloboff, 2004).

A análise de endemidade já foi aplicada para diferentes grupos taxonômicos, tais como insetos (p. ex. Ferrari et al 2022; 2010; Garraffoni et al., 2017; Klassa & Santos, 2015; Silva & Vaz-de-Melo, 2020), plantas vasculares (p. ex. Gomes-da-Silva & Forzza, 2021; Gómez e Escalante, 2019; Estrada-Márquez et al., 2021) e vertebrados (Andrade-Díaz et al, 2017; Prado et al.,

2014). Trata-se de um método eficiente para recuperar AoE e que comparado a outros métodos recupera um maior número de áreas; permite a identificação de áreas disjuntas e apresentar maior consistência em análises com dados reais (Casagrande et al., 2012; Morales-Guerrero et al., 2017). Aplicar esse mesmo método em diferentes grupos taxonômicos permite que hipóteses sobre AoE já estabelecidas sejam ou não corroboradas ou/e ainda que novos padrões de endemismo sejam revelados considerando grupos taxonômicos ainda não incluídos em análises anteriores.

No presente estudo, os vespídeos construtores de ninho de barro (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) foram selecionados como modelos de estudo para a identificação de AoE utilizando como regiões de interesse as regiões Neotropical e Andina. Eumeninae (sensu Piekarski et al., 2018; “Odynerini” + Eumenini in Hermes et al., 2014) é um táxon com cerca de 3400 espécies descritas (Piekarski et al., 2018), das quais cerca de 500 possuem ocorrência no México, América Central e do Sul, e região Andina. Os eumeníneos apresentam uma ampla variedade fenotípica, com complexidade morfológica relatada para diferentes conjuntos de caracteres (Hermes et al., 2014; Oliveira et al., 2019) e modos de vida variados, que vão da construção individual de ninhos por apenas uma fêmea até formações comunais agregadas (Sumner, 2022).

Eumeninae apresenta importância no controle de populações de insetos fitófagos, polinização de plantas com flores e interações com outros artrópodes, como ácaros foréticos (Brock et al., 2021; Goldblatt & Manning, 2012; Jennings & Houseweart, 1984; Pereira et al., 2019). É também um táxon relevante no contexto evolutivo, uma vez que os diferentes comportamentos de nidificação dos Eumeninae oferecem pistas sobre a transição de hábitos solitários para agregações sociais (Piekarski et al., 2018; Sumner, 2022). Trata-se de um grupo com monofilia suportada por caracteres morfológicos (“Odynerini” + Eumenini; Hermes et al., 2014), sequências moleculares (Hines et al., 2007), genoma nuclear (Piekarski et al., 2018), transcriptomas (Bank et al., 2017) e mitogenomas (Luo et al., 2022).

Enquanto para os vespídeos sociais há alguns exemplos recentes de estudos focados em aspectos biogeográficos na região Neotropical (revisado em Somavilla et al., 2021), os trabalhos sobre a biogeografia dos vespídeos solitários (Eumeninae) ainda são escassos. Abraham Willink (1920–1998) é o principal expoente em estudos biogeográficos envolvendo himenópteros aculeados nas regiões Neotropical e Andina e inclui espécies de Eumeninae em suas considerações sobre alguns padrões biogeográficos (Cabrera & Willink, 1980; Willink,

1988). Hermes et al. (2014) em seu trabalho sobre a filogenia dos Eumeninae propõe a existência de um possível clado Neotropical entre as espécies incluídas em sua análise, mas a hipótese ainda não foi testada em um contexto que inclui um maior número de espécies e informações geográficas explícitas, como pontos de ocorrência e localidades.

Diante da inexistência da proposição de padrões biogeográficos gerais baseados em métodos explícitos para Eumeninae nas Américas do Sul/Central e México, no presente estudo pretendemos: (i) identificar as AoE para Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) nas regiões Neotropical e Andina por meio da análise de endemidade, em diferentes escalas espaciais; (ii) avaliar o impacto da extrapolação do registro de distribuição na identificação de áreas endêmicas; (iii) definir padrões biogeográficos gerais para os Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina comparando com biorregionalizações propostas em outros estudos, especialmente, Morrone (2015; 2014).

2 Metodologia

2.1 Área de estudo

Como áreas definidas para a identificação das AoE foram escolhidas as regiões Neotropical e Andina, conforme delimitadas por Morrone et al. (2022) e Morrone (2014, 2015). A região Neotropical compreende as áreas tropicais da América do Sul, a América Central, as porções central e sul do México e as ilhas do mar do Caribe (Morrone, 2017). Já a região Andina compreende a porção mais austral da América do Sul, que apresenta uma história distinta da região Neotropical devido a suas conexões históricas com a Austrália, Tasmânia, Nova Guiné, Nova Zelândia e África do Sul (Morrone, 2018). A região Andina foi incluída pois alguns gêneros de Eumeninae com registros de ocorrência nos neotrópicos também estendem sua distribuição para além dos limites dessa região, ao sul, ingressando, portanto, no reino Andino (p. ex. *Hypodynerus* Saussure).

Os limites geográficos dessas regiões foram estabelecidos utilizando os *shapefiles* disponíveis em Morrone et al. (2022) e Löwenberg-Neto (2015; 2014). Subdivisões decorrentes da regionalização proposta por Morrone et al. (2022) e Morrone (2015, 2014), como sub-regiões, domínios, províncias, subprovíncias e distritos foram consideradas nas discussões.

2.2 Dados de distribuição das espécies

Foram compilados 14391 registros de ocorrências de 584 espécies de Eumeninae, pertencentes a 38 gêneros, com distribuição nas regiões Neotropical/Andina (Fig. 1; Anexo 1: Registros de ocorrência das espécies de Eumeninae com distribuição Neotropical/Andina). A localidade-tipo foi incluída para quase todas as espécies, exceto àquelas cujas localidades carecia de precisão [por exemplo: indicavam somente o continente sul americano (*America Meridionali*: Fabricius, 1804, p. 291), país ou estado/província/região]. Espécies com registros de ocorrência não relatados na literatura consultada não foram considerados, como é o caso de *Omicron atratum* (Fabricius). Os gêneros selecionados para o estudo e o número de espécies por gênero estão indicados na Tabela 1.

A espécie *Pachodynerus nasidens* (Latreille) foi excluída da base de dados antes da execução das análises uma vez que é uma espécie com ampla distribuição, com registros de ocorrência possivelmente atrelados a capacidade de dispersão da espécie. *P. nasidens* apresenta o curioso comportamento de construir seus ninhos em estruturas de aeronaves (House et al., 2020), portanto, sua distribuição cosmopolita, com presença em diferentes continentes e várias ilhas pode estar diretamente relacionada a ocupação humana. O gênero *Delta* de Saussure, proveniente do Velho Mundo, e com uma espécie introduzida nas regiões Neártica e Neotropical (Carpenter et al., 2021), não foi incluído na base de dados.

Os registros de ocorrência foram obtidos/confirmados a partir das seguintes fontes: (i) registros presentes na literatura revisada (Anexo 2: Referências dos trabalhos revisados contendo registros de ocorrência de Eumeninae para as regiões Neotropical e Andina); (ii) etiquetas de identificação de espécimes depositados em coleções entomológicas; (iii) espécimes amostrados em coletas realizadas pelo Laboratório de Sistemática e Biologia de Insetos, da Universidade Federal de Lavras (UFLA) durante os anos 2013–2022. Quando a indicação das localidades não apresentava as coordenadas geográficas, estas foram obtidas com auxílio do Google Earth v.7.3.3. A sede da municipalidade foi utilizada como ponto georreferenciado nos casos de ausência de localização precisa.

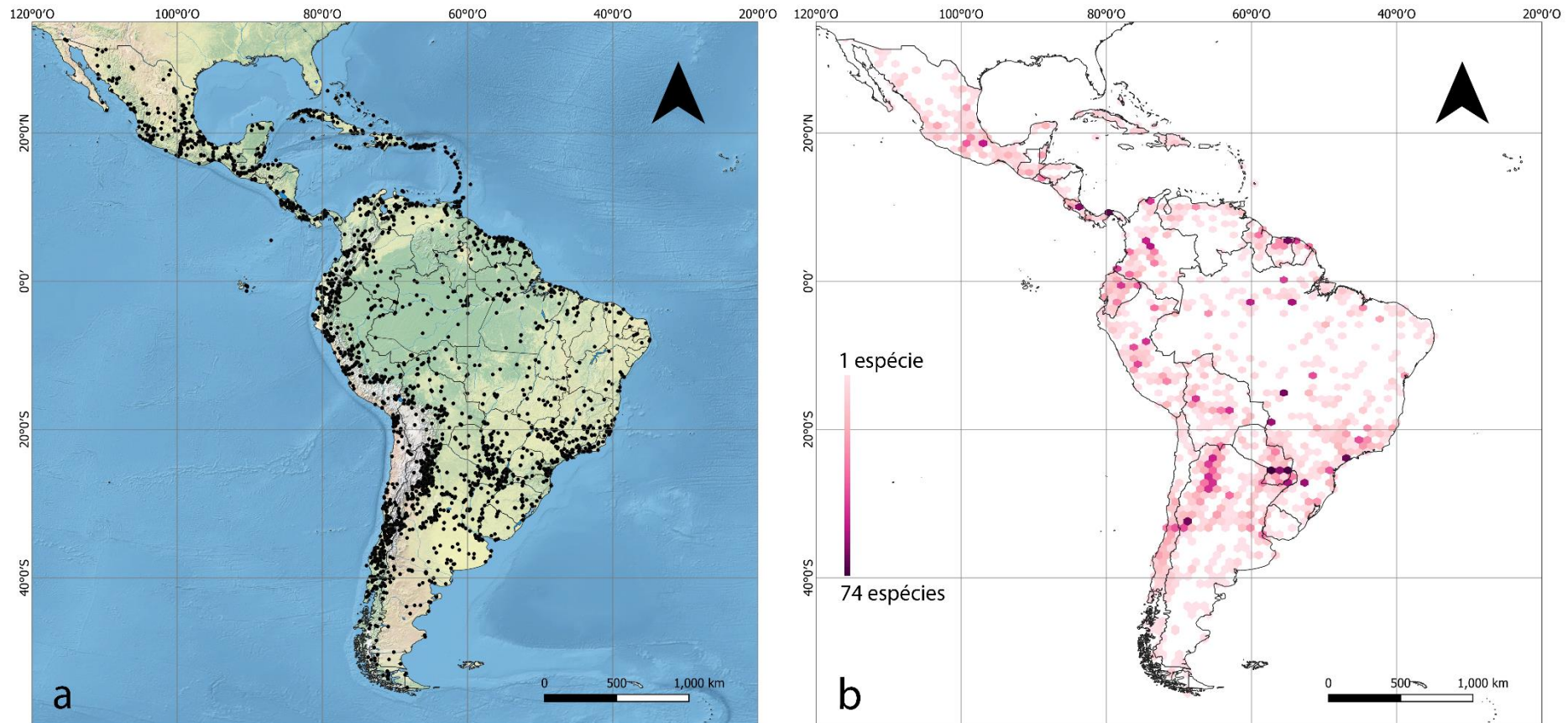
A visualização e verificação dos pontos de coleta individuais de cada espécie foram realizadas por meio do QGIS v3.26 – Buenos Aires (QGIS Development Team, 2022). Registros de ocorrência fora da área de estudo assim como pontos com erros de projeção cartográfica foram excluídos. A base de dados final contendo as espécies e coordenadas referentes aos pontos de

ocorrência dos indivíduos foi convertida para o formato .xyd por meio da ferramenta GeX (Santos & Fuhlendorf, 2019; disponível em: <http://gex.mfuhlendorf.com/>).

Tabela 1. Gêneros incluídos no presente estudo com o número de espécies que apresentam registros de ocorrência nas regiões Neotropical/Andina.

Gênero	Número de espécies
<i>Alphamenes</i> van der Vecht	7
<i>Ancistroceroides</i> de Saussure	31
<i>Ancistrocerus</i> Wesmael	7
<i>Antezumia</i> de Saussure	1
<i>Brachymenes</i> Giordani Soika	2
<i>Cephalastor</i> Giordani Soika	12
<i>Cuyodynerus</i> Willink	2
<i>Cyphomenes</i> Giordani Soika	3
<i>Eumenes</i> Latreille	7
<i>Euodynerus</i> Dalla Torre	6
<i>Gamma</i> Zavattari	6
<i>Gastrodynerus</i> Bohart	4
<i>Hypalastoroides</i> de Saussure	26
<i>Hypancistrocerus</i> de Saussure	12
<i>Hypodynerus</i> de Saussure	48
<i>Incodynerus</i> Willink	10
<i>Laevimenes</i> Giordani Soika	2
<i>Leptochilus</i> de Saussure	4
<i>Minixi</i> Giordani Soika	11
<i>Monobia</i> de Saussure	31
<i>Montezumia</i> de Saussure	45
<i>Omicron</i> de Saussure	51
<i>Pachodynerus</i> de Saussure	43
<i>Pachymenes</i> de Saussure	20
<i>Parancistrocerus</i> Bequaert	30
<i>Pararhaphidoglossa</i> von Schulthes	51
<i>Parazumia</i> de Saussure	6
<i>Pirhosigma</i> Giordani Soika	10
<i>Plagiolabra</i> von Schulthes	2
<i>Pseudocaromenes</i> Giordani Soika	2
<i>Pseudodynerus</i> de Saussure	16
<i>Smeringodyneru</i> Snelling	1
<i>Spheromenes</i> Giordani Soika	2
<i>Stenodynerus</i> de Saussure	44
<i>Stenonartonia</i> Giordani Soika	15
<i>Stenosigma</i> Giordani Soika	7
<i>Symmorphus</i> Wesmael	3
<i>Zeta</i> de Saussure	4

Figura 1. Distribuição dos Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) no México, América Central (incluindo ilhas do Caribe) e América do Sul, englobando as regiões Neotropical e Andina: **a.** registros de ocorrência; **b.** riqueza de espécies (com distância entre os centroides dos hexágonos = 1°).



2.3 Análise de endemidade

A busca por AoE foi realizada por meio da análise de endemidade (Szumik et al., 2002; Szumik e Goloboff, 2004), implementando o algoritmo heurístico NDM, por meio da interface gráfica VNDM v3 (Goloboff, 2022; disponível em: <https://www.lillo.org.ar/-phylogeny/endemism/>). Para delimitar as AoE, o algoritmo utiliza dois índices: (i) índice de endemidade de cada espécie (*ie*) a um conjunto de células (*ie* varia de 0–1, sendo 1 o valor máximo); (ii) índice de endemidade de determinada área (*ia*) em relação a co-ocorrência de espécies (endemismo) nesta área. Quanto maior o *ie* de uma espécie, maior o ajuste desta espécie ao conjunto de células inferido como uma AoE. A partir da soma dos *ie* de várias espécies em uma mesma área calcula-se o *ia*. A endemidade na área analisada é determinada pelo valor (*score*) do *ia* (Aagesen et al., 2013; Szumik et al., 2002; Szumik e Goloboff, 2004).

As AoE foram determinadas pelo conjunto de células com $ia \geq 2$ e que apresentavam duas ou mais espécies endêmicas (Szumik et al., 2002). As análises foram realizadas com permutação de uma célula por vez, salvando temporariamente grupos de células com 0.99 do *current score*; e a opção do uso de *edge proportions* ativada. A busca foi realizada com 100 replicações e subgrupos de células foram considerados sobrepostos se apresentassem 80% de espécies únicas. Os parâmetros utilizados foram ajustados a partir de Gómez e Escalante (2019), uma vez que este estudo também utiliza dados distribuídos ao longo de uma escala continental.

O uso de diferentes tamanhos de células pode auxiliar na verificação do efeito da escala ao identificar-se AoE (Aagesen et al., 2013; Ferrari et al 2022). Assim, o mesmo conjunto de dados foi analisado considerando diferentes tamanho de células (latitude x longitude; em graus): 1° x 1°, 2° x 2°, 3° x 3° e 4° x 4°. Como os resultados para os tamanhos de células 3° x 3° e 4° x 4° foram similares, apenas os resultados para o tamanho de células 4° x 4° foram utilizados.

Em um primeiro momento, foram realizadas as análises apenas considerando as células onde haviam registros, sem a opção de extrapolação dos registros de distribuição (*r.fill*: X = 0, Y = 0; *r.ass*: X = 0, Y = 0) (EA₁). Posteriormente, suposições de ocorrência foram testadas, modificando os raios de *r.fill* e *r.ass* de acordo com o tamanho das células (Tabela 2) (EA₂). O uso dessas duas abordagens foi comparado para verificar a eficiência das extrapolações dos registros de ocorrência na identificação das AoE.

Tabela 2. Raios potencial (R.fill) e assumido (R.ass) baseado nos diferentes tamanhos de células testados para a identificação das áreas de endemismo de Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) nas regiões Neotropical/Andina.

	r.fill		r.ass	
	x	y	x	y
1° x 1°	15	15	30	30
2° x 2°	10	10	15	15
4° x 4°	2.5	2.5	5	5

Os resultados das AoE individuais foram sumarizados por meio do estabelecimento de áreas consenso, através do emprego de um “consenso flexível” de 40% de similaridade mínima de espécies endêmicas (Aagesen et al., 2013). As áreas consenso foram convertidas em *shapefiles* (.shp) por meio do programa DIVAGIS v1.4 (Hijmans et al., 2001) e mapeadas no QGIS v3.26 – Buenos Aires (QGIS Development Team, 2022).

No próprio QGIS, as áreas consenso com certa sobreposição foram reunidas em componentes biogeográficos maiores para o estabelecimento de padrões generalizados, utilizando como critério a comparação com áreas de um esquema biogeográfico pré-estabelecido (propostas de Morrone, 2014; 2015; utilizando o *shapefile* da região Neotropical apresentado por Morrone et al. (2022)). A sobreposição de áreas consenso foi realizada, inicialmente, de modo combinado e posteriormente de modo independente considerando as análises EA₁ e EA₂. Os padrões biogeográficos generalizados encontrados para os Eumeninae das regiões Neotropical e Andina foram discutidos considerando biorregionalizações de estudos anteriores.

3 Resultados

3.1 Identificação das áreas de endemismo

As análises utilizando os dados observados sem suposições de ocorrência explícitas (EA₁) retornaram 18 (1° x 1°), 22 (2° x 2°) e 55 (4° x 4°) áreas de endemismo, sumarizadas em 8 (1° x 1°), 32 (2° x 2°) e 17 (4° x 4°) áreas consenso (Tabela 3). Já as análises utilizando as suposições de ocorrência explícitas com base no tamanho das células (EA₂) retornaram 44 (1° x 1°), 55 (2° x 2°) e 59 (4° x 4°) áreas de endemismo, sumarizadas em 19 (1° x 1°), 27 (2° x 2°) e 18 (4° x 4°) áreas consenso (Tabela 3). No total, as análises com dados observados sem suposições de ocorrência explícitas retornaram 95 áreas de endemismo e as análises com suposições de ocorrência explícitas 158. A identificação, número de AoE incluídas, espécies endêmicas e valor de endemicidade ($ea_{máx}$) máximo de cada uma das áreas consenso recuperadas estão presentes na Tabela 4.

O número de AoE identificadas aumentou de acordo com o aumento da escala espacial. O uso de tamanhos de células maiores recuperou mais AoE quando comparado ao uso de tamanhos de células menores. As análises com extrapolação das ocorrências (modificando os valores de raios r_{fill} e r_{ass}) (EA₂) recuperaram um número maior de AoE quando comparadas as análises utilizando os valores de raios: $x = 0$; $y = 0$ (EA₁).

Tabela 3. Número de áreas de endemismo (AoE) e áreas consenso (CA) obtidas por consenso de maioria (40%) retornadas por meio das análises de endemicidade (EA), considerando os dados observados sem suposições de ocorrência explícitas (EA₁) e com suposições de ocorrência explícitas (EA₂).

	EA ₁		EA ₂	
	EoA	CA	EoA	CA
1° x 1°	18	8	44	19
2° x 2°	32	22	55	27
4° x 4°	55	17	59	18

Tabela 4. Código de cada uma das áreas consenso (CA) identificadas; espécies endêmicas recuperadas em cada área, com os valores de endemidade (ei) entre parênteses; número de áreas de endemismo (AoE) incluídas em cada área consenso; e o índice de endemidade máximo em cada CA.

EA ₁ : 1° x 1°			
CA	Espécies endêmicas (ei)	AoE	ea _{máx}
A1	<i>Pachymenes unicinctus</i> (0.571-1.000); <i>Hypalastoroides abundans</i> (0.587-1.000); <i>Hypalastoroides bicingulatus</i> (0.000-0.833); <i>Monobia yacochyae</i> (0.000-0.875)	0, 1, 2, 7, 11, 17	2.8750
A2	<i>Zeta confusum</i> (0.909-0.950); <i>Monobia proeta</i> (0.467-0.727); <i>Euodynerus jimcarpenteri</i> (0.636-0.650)	3, 9	2.2727
A3	<i>Hypodynerus albocinctus</i> (0.333-0.729); <i>Cuyodynerus cuyanus</i> (0.667-0.833); <i>Hypodynerus molinae</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus brethesi</i> (0.000-0.833)	4, 6, 10	2.5000
A4	<i>Pararhaphidoglossa aequatoria</i> (0.714-1.000); <i>Pararhaphidoglossa andicola</i> (0.833-1.000); <i>Pararhaphidoglossa genalis</i> (0.833-1.000)	5, 16	2.7143
A5	<i>Hypodynerus aceitunoi</i> (0.743); <i>Stenodynerus pavidus</i> (0.619); <i>Hypodynerus caupolicanus</i> (0.786); <i>Hypodynerus ficheti</i> (0.714)	8	2.8619
A6	<i>Hypodynerus tuberculatus</i> (0.917-1.000); <i>Hypodynerus antuco</i> (0.592-0.750); <i>Hypodynerus cerberus</i> (0.592-0.750)	12, 14	2.4167
A7	<i>Stenodynerus convolutus</i> (1.000); <i>Ancistroceroides rufimaculus</i> (1.000)	13	2.0000
A8	<i>Pseudodynerus migonei</i> (1.000); <i>Minixi brethesi</i> (1.000)	15	2.0000
EA ₂ : 1° x 1°			
CA	Espécies endêmicas (ei)	AoE	ea _{máx}
B1	<i>Hypodynerus albocinctus</i> (0.000-0.238); <i>Stenodynerus taro</i> (0.000-0.250); <i>Cuyodynerus cuyanus</i> (0.833-1.000); <i>Hypodynerus molinae</i> (0.600-1.000); <i>Parancistrocerus algidus</i> (0.792-0.938); <i>Hypodynerus brethesi</i> (0.670-0.950); <i>Hypodynerus fuscipennis</i> (0.792-0.938); <i>Parancistrocerus gemellus</i> (0.792-0.938); <i>Minixi atrum</i> (0.000-0.875); <i>Ancistroceroides latro</i> (0.792-0.938)	0, 14, 16, 28	6.9750
B2	<i>Pararhaphidoglossa subtruncatula</i> (0.667-0.909); <i>Omicron gribodoide</i> (0.000-0.492); <i>Pararhaphidoglossa pacifica</i> (0.700-1.000); <i>Montezumia simulatrix</i> (0.700-1.000); <i>Montezumia colombiana</i> (0.700-1.000); <i>Ancistroceroides striatus</i> (0.700-1.000)	1, 26, 40	4.7348
B3	<i>Pachymenes unicinctus</i> (0.401-0.964); <i>Hypalastoroides abundans</i> (0.000-0.917); <i>Hypalastoroides bicingulatus</i> (0.000-1.000); <i>Monobia yacochyae</i> (0.000-0.656); <i>Gastrodynerus yungasis</i> (0.000-0.497); <i>Stenodynerus maximus</i> (0.000-0.750)	2, 3, 9, 18, 30	3.4673
B4	<i>Hypalastoroides macrocephalus</i> (0.327-0.625); <i>Stenonartonia occipitalis</i> (0.000-0.900);	4, 15	2.4538

	<i>Hypalastoroides bicinctus</i> (0.635-0.729); <i>Montezumia holmbergii</i> (0.592-0.750)		
B5	<i>Pseudodynerus luctuosus</i> (0.000-1.000); <i>Omicron propodeale</i> (0.000-0.833); <i>Parancistrocerus dux</i> (0.000-1.000); <i>Pachodynerus mimicus</i> (0.000-1.000); <i>Gamma bogotense</i> (0.000-0.673); <i>Omicron garrulum</i> (0.000-1.000); <i>Parancistrocerus invisibilis</i> (0.000-1.000); <i>Stenodynerus columbaris</i> (0.000-1.000); <i>Ancistroceroides pallidus</i> (0.000-1.000)	5, 6, 12, 13, 23, 33	6.0278
B6	<i>Pararhaphidoglossa pusilla</i> (0.000-0.400); <i>Pararhaphidoglossa napo</i> (0.833-1.000); <i>Cephalastor abraham</i> (0.833-1.000); <i>Pararhaphidoglossa dubia</i> (0.000-0.833)	7, 27, 43	2.5000
B7	<i>Zeta confusum</i> (0.430-0.947); <i>Eumenes cubensis</i> (0.000-0.503); <i>Monobia proeta</i> (0.778-0.900); <i>Euodynerus jimcarpenteri</i> (0.000-0.678)	8, 11, 22, 32	2.2282
B8	<i>Stenodynerus mimulus</i> (0.750-1.000); <i>Pirhosigma abregoi</i> (0.000-0.875); <i>Pseudodynerus hallinani</i> (0.750-1.000)	10, 25, 35	2.4688
B9	<i>Pirhosigma sulcata</i> (0.900-1.000); <i>Stenonartonia tekoraava</i> (0.900-1.000); <i>Pseudodynerus garceti</i> (0.000-0.700)	17, 29	2.5000
B10	<i>Omicron aridum</i> (0.958); <i>Ancistrocerus isla</i> (0.750); <i>Monobia puertoricensis</i> (0.750)	19	2.4583
B11	<i>Parazumia ticae</i> (0.825); <i>Pseudodynerus crypticus</i> (0.750); <i>Gamma gulielmi</i> (0.750)	20	2.3254
B12	<i>Pararhaphidoglossa fulvior</i> (0.861-0.906); <i>Omicron deminutum</i> (0.588-0.750); <i>Pararhaphidoglossa nigrofulva</i> (0.861-0.906)	21, 31	2.4722
B13	<i>Hypodynerus aceitunoi</i> (0.395-0.635); <i>Stenodynerus pavidus</i> (0.457-0.769); <i>Hypodynerus caupolicanus</i> (0.788-0.917); <i>Hypodynerus ficheti</i> (0.615-0.632)	24, 34	2.8071
B14	<i>Parancistrocerus enyo</i> (1.000); <i>Ancistrocerus cingulatus</i> (1.000)	36	2.0000
B15	<i>Parancistrocerus striatus</i> (1.000); <i>Parancistrocerus dorsonotatus</i> (1.000); <i>Ancistroceroides cordatus</i> (1.000); <i>Hypancistrocerus inusitatus</i> (1.000); <i>Ancistroceroides fulvimaculus</i> (1.000); <i>Pachodynerus sericeus</i> (1.000)	37	2.0000
B16	<i>Pararhaphidoglossa aequatoria</i> (0.917); <i>Pararhaphidoglossa andicola</i> (0.792); <i>Pararhaphidoglossa genalis</i> (398)	38	2.4583
B17	<i>Stenodynerus inca</i> (1.000); <i>Ancistroceroides cirrifer</i> (1.000)	39	2.0000
B18	<i>Omicron lacerum</i> (1.000); <i>Ancistroceroides domingensis</i> (1.000)	41	2.0000
B19	<i>Monobia deplanata</i> (1.000); <i>Pseudodynerus penicillatus</i> (1.000)	42	2.0000
EA₁: 2° x 2°			
CA	Espécies endêmicas (ei)	AoE	ea_{máx}
C1	<i>Pararhaphidoglossa chibchasa</i> (0.833); <i>Pararhaphidoglossa chochoana</i> (0.667); <i>Montezumia soikai</i> (0.545)	0	2.0455

C2	<i>Stenodynerus mimeticus</i> (0.000-0.800); <i>Incodynerus melanotrichus</i> (0.000-0.800); <i>Hypodynerus nigricornis</i> (0.607-0.622); <i>Hypodynerus rufinodus</i> (0.607-0.800); <i>Monobia caliginosa</i> (0.000-0.700)	1, 12	2.7133
C3	<i>Pachymenes uncinatus</i> (0.682-1.000); <i>Hypalastoroides abundans</i> (0.833-1.000); <i>Monobia trifasciata</i> (0.000-0.705); <i>Monobia yacochyae</i> (0.694-1.000); <i>Gastrodynerus yungasis</i> (0.000-0.705)	2, 17, 21, 31	3.6538
C4	<i>Pseudodynerus migonei</i> (0.700-1.000); <i>Minixi brethesi</i> (0.700-1.000); <i>Hypalastoroides macrocephalus</i> (0.000-0.656); <i>Parancistrocerus lynchii</i> (0.000-0.656); <i>Hypalastoroides bicinctus</i> (0.000-0.700); <i>Montezumia holmbergii</i> (0.000-0.750)	3, 16, 29	4.0000
C5	<i>Hypalastoroides persimilis</i> (1.000); <i>Ancistrocerus sur</i> (1.000)	4	2.0000
C6	<i>Pararhaphidoglossa silvae</i> (0.833); <i>Pararhaphidoglossa transandina</i> (0.750); <i>Pararhaphidoglossa colombiana</i> (0.564)	5	2.1474
C7	<i>Hypodynerus duckei</i> (0.671); <i>Stenonartonia flavotestacea</i> (0.599); <i>Stenonartonia tanykaju</i> (0.592); <i>Stenonartonia mimica</i> (0.592); <i>Stenodynerus schrottky</i> (0.671); <i>Cephalastor bossanova</i> (0.671)	6	3.7961
C8	<i>Pararhaphidoglossa dryas</i> (0.700); <i>Motezumia nitida</i> (0.900); <i>Omicron gribodoide</i> (0.700)	7	2.3000
C9	<i>Hypodynerus oresbios</i> (0.606-0.750); <i>Hypodynerus aceitunoi</i> (0.404-0.533); <i>Stenodynerus pavidus</i> (0.000-0.467); <i>Hypodynerus albocinctus</i> (0.900-1.000); <i>Stenodynerus taro</i> (0.467-0.519); <i>Hypodynerus caupolicanus</i> (0.583-0.635); <i>Cuyodynerus cuyanus</i> (0.700-0.750); <i>Hypodynerus molinae</i> (0.000-0.635); <i>Hypodynerus ficheti</i> (0.000-0.583); <i>Hypalastoroides angulicollis</i> (0.700-0.750)	8, 22	5.6833
C10	<i>Omicron procellosum</i> (0.944-1.000); <i>Cyphomenes schremmeri</i> (0.667-0.688); <i>Gamma saussurei</i> (0.535-0.637)	9, 24	2.2484
C11	<i>Hypancistrocerus reflectorius</i> (0.612); <i>Parancistrocerus herbertii</i> (0.700); <i>Ancistroceroides atripes</i> (0.800)	10	2.1118
C12	<i>Zeta confusum</i> (0.540-1.000); <i>Pachodynerus cubensis</i> (0.400-0.417); <i>Eumenes cubensis</i> (0.614-0.900); <i>Monobia proeta</i> (0.640-0.833); <i>Pachodynerus alayoi</i> (0.000-0.700); <i>Parancistrocerus berovidoi</i> (0.000-0.700); <i>Euodynerus jimcarpenteri</i> (0.560-0.750)	11,28	4.4400
C13	<i>Stenodynerus assumptionis</i> (0.833); <i>Hypalastoroides singularis</i> (0.735); <i>Hypalastoroides arcuatus</i> (0.833)	13	2.4020
C14	<i>Pararhaphidoglossa fulvior</i> (0.833-1.000); <i>Omicron deminutum</i> (0.000-0.833); <i>Pararhaphidoglossa nigrofulva</i> (0.833-1.000)	14, 27	2.5000
C15	<i>Pararhaphidoglossa pentadonata</i> (0.677); <i>Pararhaphidoglossa pusilla</i> (0.700); <i>Pararhaphidoglossa adulescentula</i> (0.700); <i>Pararhaphidoglossa morona</i> (0.700); <i>Pararhaphidoglossa punctatior</i> (0.700);	15	4.8769

	<i>Pararhaphidoglossa cutucu</i> (0.700); <i>Pararhaphidoglossa incognita</i> (0.700)		
C16	<i>Omicron lubricum</i> (0.833); <i>Omicron rusticum</i> (0.750); <i>Stenodynerus epagogus</i> (0.431); <i>Omicron notabile</i> (0.588)	18	2.6029
C17	<i>Hypodynerus tuberculatus</i> (0.714); <i>Hypodynerus</i> <i>antuco</i> (0.595); <i>Hypodynerus cerberus</i> (1.000)	19	2.3095
C18	<i>Omicron aridum</i> (1.000); <i>Ancistrocerus isla</i> (1.000)	20	2.0000
C19	<i>Parazumia ticae</i> (1.000); <i>Pseudodynerus crypticus</i> (1.000)	23	2.0000
C20	<i>Pararhaphidoglossa morona</i> (1.000); <i>Pararhaphidoglossa cutucu</i> (1.000)	25	2.0000
C21	<i>Monobia mochii</i> (1.000); <i>Pachodynerus jamaicensis</i> (1.000)	26	2.0000
C22	<i>Stenodynerus convolutus</i> (1.000); <i>Ancistroceroides</i> <i>rufimaculus</i> (1.000)	30	2.0000
EA₂: 2° x 2°			
CA	Espécies endêmicas (ei)	AoE	eamáx
D1	<i>Pararhaphidoglossa fulvior</i> (0.778-0.938); <i>Omicron</i> <i>deminutum</i> (0.583-1.000); <i>Pararhaphidoglossa</i> <i>nigrofulva</i> (0.875-1.000)	0, 6, 11	2.6528
D2	<i>Stenodynerus assumptionis</i> (0.000-0.656); <i>Hypalastoroides singularis</i> (0.524-0.575); <i>Stenodynerus schrottky</i> (0.000-0.675); <i>Hypalastoroides</i> <i>arcuatus</i> (0.844)	1, 10	2.0750
D3	<i>Stenodynerus neotomitus</i> (0.000-0.667); <i>Omicron</i> <i>lubricum</i> (0.500-0.929); <i>Omicron rusticum</i> (0.500- 0.929); <i>Stenodynerus epagogus</i> (0.000-1.000); <i>Pachodynerus argyrotrichus</i> (0.000-0.500); <i>Omicron</i> <i>notabile</i> (0.000-0.654); <i>Pachymenes obscurus</i> (0.000- 0.632)	2, 3, 31, 44	3.9391
D4	<i>Pachymenes unicinctus</i> (0.364-0.875); <i>Hypalastoroides</i> <i>abundans</i> (0.615-0.917); <i>Monobia trifasciata</i> (0.000- 0.500); <i>Monobia yacochoyae</i> (0.444-0.938); <i>Gastrodynerus yungasis</i> (0.000-0.833); <i>Laevimenes</i> <i>morbillosus</i> (0.000-0.875); <i>Ancistroceroides fabienii</i> (0.600-0.875)	4, 8, 18, 29, 42	4.7943
D5	<i>Pachymenes unicinctus</i> (0.385-0.533); <i>Gastrodynerus</i> <i>yungasis</i> (0.357-0.900); <i>Hypalastoroides persimilis</i> (0.750-0.917); <i>Ancistrocerus sur</i> (0.636-0.714)	5, 15	2.8197
D6	<i>Pseudodynerus serratus</i> (0.938); <i>Hypancistrocerus</i> <i>reflectorius</i> (0.542); <i>Ancistroceroides conjunctus</i> (0.643)	7	2.1220
D7	<i>Pararhaphidoglossa subtruncatula</i> (0.000-0.682); <i>Pararhaphidoglossa pentadonata</i> (0.000-0.528); <i>Motzumia nitida</i> (0.000-0.304); <i>Omicron gribodoide</i> (0.000-0.800); <i>Pararhaphidoglossa pusilla</i> (0.750- 1.000); <i>Pararhaphidoglossa adulescentula</i> (0.000- 0.563); <i>Pararhaphidoglossa morona</i> (0.500); <i>Pararhaphidoglossa punctatior</i> (0.536-0.938); <i>Pararhaphidoglossa cutucu</i> (0.455-0.778); <i>Pararhaphidoglossa incognita</i> (0.000-0.615); <i>Pararhaphidoglossa dubia</i> (0.000-0.667)	9, 16, 24, 37, 51	5.1063

D8	<i>Incodynerus melanotrichus</i> (0.786); <i>Hypodynerus nigricornis</i> (0.500); <i>Hypodynerus rufinodus</i> (0.786)	12	2.0714
D9	<i>Parazumia ticae</i> (0.500-0.800); <i>Omicron deminutum</i> (0.389); <i>Pseudodynerus crypticus</i> (0.467-0.850); <i>Pachodynerus ruficeps</i> (0.000-0.800)	13, 21	2.1556
D10	<i>Hypancistrocerus reflectorius</i> (0.000-0.352); <i>Stenodynerus convolutus</i> (0.750-1.000); <i>Parancistrocerus herbertii</i> (0.357-0.692); <i>Ancistroceroides atripes</i> (0.227-0.714); <i>Ancistroceroides rufimaculus</i> (0.750-1.000)	14, 19, 36	3.2584
D11	<i>Pirhosigma sulcata</i> (0.750-1.000); <i>Stenonartonia tekoraava</i> (0.750-1.000); <i>Pseudodynerus garceti</i> (0.000-0.875)	17, 33, 47	2.4524
D12	<i>Montezumia nigroflava</i> (0.773); <i>Parancistrocerus inornatus</i> (0.700); <i>Ancistroceroides litoralis</i> (0.700)	20	2.1727
D13	<i>Omicron minutum</i> (0.500); <i>Omicron elephants</i> (0.833); <i>Parazumia surinama</i> (0.667)	22	2.0000
D14	<i>Hypodynerus oresbios</i> (0.320-0.972); <i>Hypodynerus aceitunoi</i> (0.000-0.577); <i>Hypodynerus tuberculatus</i> (0.000-0.450); <i>Stenodynerus pavidus</i> (0.000-0.417); <i>Hypodynerus herbsti</i> (0.000-0.517); <i>Hypodynerus albocinctus</i> (0.615-0.846); <i>Hypodynerus lachesis</i> (0.000-0.529); <i>Stenodynerus taro</i> (0.375-0.722); <i>Hypodynerus caupolicanus</i> (0.000-0.500); <i>Cuyodynerus cuyanus</i> (0.722-1.000); <i>Hypodynerus molinae</i> (0.750-0.889); <i>Parancistrocerus algidus</i> (0.722-1.000); <i>Hypodynerus brethesi</i> (0.722-1.000); <i>Hypodynerus ficheti</i> (0.000-0.407); <i>Hypalastoroides angulicollis</i> (0.615-0.958); <i>Hypodynerus fuscipennis</i> (0.722-1.000); <i>Parancistrocerus gemellus</i> (0.722-1.000); <i>Minixi atrum</i> (0.667-0.875); <i>Ancistroceroides latro</i> (0.722-1.000)	23, 38, 39, 54	12.3751
D15	<i>Cephalastor tupasy</i> (0.531); <i>Monobia caliginosa</i> (0.708); <i>Stenosigma mariae</i> (0.654); <i>Hypodynerus dimidiaticornis</i> (0.667)	25	2.5601
D16	<i>Stenodynerus mimeticus</i> (0.750); <i>Hypodynerus foersteri</i> (0.750); <i>Hypodynerus nigricornis</i> (0.500); <i>Monobia caliginosa</i> (0.615)	26	2.6154
D17	<i>Sphaeromenes discrepatus</i> (0.000-0.357); <i>Stenodynerus inca</i> (0.833-1.000); <i>Ancistroceroides cirrifer</i> (0.833-1.000)	27, 40	2.0238
D18	<i>Stenodynerus mayorum</i> (0.536); <i>Gastrodynerus guatemalensis</i> (0.813); <i>Montezumia variegata</i> (0.750)	28	2.0982
D19	<i>Stenosigma panamensis</i> (0.000-0.813); <i>Pararhaphidoglossa fulvior</i> (0.000-0.462); <i>Omicron deminutum</i> (0.000-0.583); <i>Pararhaphidoglossa nigrofulva</i> (0.000-0.500); <i>Omicron rubefactum</i> (0.750-1.000); <i>Stenodynerus mimulus</i> (0.750-1.000); <i>Pirhosigma abregoi</i> (0.750-1.000); <i>Pseudodynerus hallinani</i> (0.750-1.000)	30, 43	5.3574
D20	<i>Pseudodynerus auratoides</i> (0.000-0.389); <i>Stenonartonia tanykaju</i> (0.000-0.500); <i>Stenonartonia mimica</i> (0.000-0.500); <i>Cephalastor bossanova</i> (0.750-	32, 46	2.9250

	1.000); <i>Montezumia melas</i> (0.375-0.550); <i>Stenonartonia hermetica</i> (0.625-0.750)		
D21	<i>Zeta confusum</i> (0.385-0.500); <i>Pachodynerus cubensis</i> (0.256-0.403); <i>Eumenes cubensis</i> (0.844-0.958); <i>Monobia proeta</i> (0.500); <i>Pachodynerus alayoi</i> (0.625-0.667); <i>Parancistrocerus berovidoi</i> (0.656-0.708); <i>Euodynerus jimcarpenteri</i> (0.500)	34, 39	10.7118
D22	<i>Pseudodynerus migonei</i> (0.000-0.563); <i>Minixi brethesi</i> (0.000-0.708); <i>Hypalastoroides macrocephalus</i> (0.563-0.900); <i>Parancistrocerus lynchii</i> (0.000-0.529); <i>Hypalastoroides bicinctus</i> (0.667-0.700); <i>Montezumia holmbergii</i> (0.708-0.750)	35, 45	3.7377
D23	<i>Monobia deplanata</i> (1.000); <i>Pseudodynerus penicillatus</i> (1.000)	41	2.0000
D24	<i>Parancistrocerus enyo</i> (1.000); <i>Ancistrocerus cingulatus</i> (1.000)	48	2.0000
D25	<i>Omicron aridum</i> (0.917); <i>Ancistrocerus isla</i> (0.833); <i>Pachodynerus cinerascens</i> (0.833)	50	2.5833
D26	<i>Pseudodynerus luctuosus</i> (0.750); <i>Parancistrocerus dux</i> (0.875); <i>Gamma bogotense</i> (0.722); <i>Stenodynerus columbaris</i> (0.875)	52	3.2222
D27	<i>Monobia mochii</i> (1.000); <i>Pachodynerus jamaicensis</i> (1.000)	53	2.0000

EA₁: 4° x 4°

CA	Espécies endêmicas (ei)	AoE incluídas	eamáx
E1	<i>Monobia cyanipennis</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus coccineipes</i> (0.000-0.667); <i>Incodynerus tegularis</i> (0.000-1.000); <i>Stenodynerus mimeticus</i> (0.000-1.000); <i>Pachodynerus diabolicus</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus melanotrichus</i> (0.000-0.625); <i>Hypodynerus nigricornis</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus vilcanotae</i> (0.000-0.625); <i>Hypodynerus rufinodus</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus urubambae</i> (0.000-0.750); <i>Sphaeromenes discrepatus</i> (0.000-0.700); <i>Omicron rubellulum</i> (0.000-0.444); <i>Monobia caliginosa</i> (0.000-1.000)	0, 3, 6, 7, 19, 25, 26, 32, 43	7.2545
E2	<i>Pachymenes picturatus</i> (0.000-1.000); <i>Omicron vexatum</i> (0.000-0.833); <i>Hypodynerus duckei</i> (0.000-1.000); <i>Stenosigma allegrum</i> (0.000-0.673); <i>Stenonartonia flavotestacea</i> (0.333-1.000); <i>Minixi suffusum</i> (0.000-0.619); <i>Pseudodynerus auratoides</i> (0.000-1.000); <i>Alphamenes insignis</i> (0.000-0.516); <i>Hypodynerus arechavaletae</i> (0.000-0.655); <i>Hypancistrocerus dentiformis</i> (0.000-0.571); <i>Stenonartonia guaranitica</i> (0.000-0.500); <i>Pirhosigma limpidum</i> (0.000-0.667); <i>Omicron opifex</i> (0.333-1.000); <i>Montezumia platina</i> (0.000-0.693); <i>Stenodynerus assumptionis</i> (0.000-0.667); <i>Monobia schrottkyi</i> (0.000-0.500); <i>Pachymenes difficillis</i> (0.000-0.700); <i>Stenonartonia tanykaju</i> (0.000-1.000); <i>Hypalastoroides paraguayensis</i> (0.000-0.750); <i>Hypancistrocerus coxalis</i> (0.000-0.571); <i>Pachodynerus creber</i> (0.000-0.667); <i>Stenonartonia mimica</i> (0.000-0.800); <i>Pararhaphidoglossa duckei</i> (0.000-0.583); <i>Pachymenes sericeus</i> (0.000-0.780); <i>Pararhaphidoglossa</i>	1, 16, 17, 30, 36, 37, 41, 48, 55	14.6837

	<i>gibbiventris</i> (0.000-0.800); <i>Hypalastoroides singularis</i> (0.000-0.750); <i>Stenodynerus schrottky</i> (0.000-0.800); <i>Cephalastor bossanova</i> (0.000-1.000); <i>Hypalastoroides arcuatus</i> (0.000-0.643)		
E3	<i>Zeta abdominale</i> (0.000-0.450); <i>Parancistrocerus dejectus</i> (0.600-1.000); <i>Parancistrocerus bacu</i> (0.625-0.875); <i>Euodynerus apicalis</i> (0.000-0.750); <i>Parancistrocerus obliquus</i> (0.750-1.000)	2, 4, 5	3.5250
E4	<i>Zeta confusum</i> (0.000-1.000); <i>Pachodynerus cubensis</i> (0.000-1.000); <i>Pachodynerus scrupeus</i> (0.000-0.813); <i>Eumenes cubensis</i> (0.648-1.000); <i>Monobia proeta</i> (0.000-1.000); <i>Pachodynerus alayoi</i> (0.000-1.000); <i>Parancistrocerus berovidoi</i> (0.000-1.000); <i>Euodynerus jimcarpenteri</i> (0.000-1.000)	8, 11, 20, 27, 29, 40, 50	5.6875
E5	<i>Pachodynerus jujuyensis</i> (0.000-0.556); <i>Pachymenes uncinatus</i> (0.000-1.000); <i>Hypalastoroides abundans</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus alticola</i> (0.000-0.519); <i>Monobia trifasciata</i> (0.635-1.000); <i>Monobia yacochyae</i> (0.000-0.800); <i>Montezumia fritzi</i> (0.000-1.000); <i>Hypalastoroides persimilis</i> (0.000-1.000); <i>Ancistrocerus sur</i> (0.000-1.000)	9, 21, 23, 44	6.1389
E6	<i>Pseudodynerus serratus</i> (0.694-0.750); <i>Pseudodynerus auratoides</i> (0.000-0.564); <i>Hypancistrocerus reflectorius</i> (0.000-0.462); <i>Stenonartonia guaranítica</i> (0.556-0.635); <i>Monobia schrottkyi</i> (0.000-0.833); <i>Ancistroceroides venustus</i> (0.000-0.564); <i>Pachodynerus creber</i> (0.000-0.564); <i>Ancistroceroides conjunctus</i> (0.000-0.705); <i>Hypalastoroides macrocephalus</i> (0.667-0.833); <i>Parancistrocerus lynchii</i> (0.564-0.694); <i>Hypalastoroides bicinctus</i> (0.667-0.833); <i>Montezumia holmbergii</i> (0.667-0.833)	10, 14	7.6410
E7	<i>Omicron procellosum</i> (0.000-0.462); <i>Pararhaphidoglossa dryas</i> (0.667-1.000); <i>Pararhaphidoglossa silvae</i> (0.564-1.000); <i>Hypancistrocerus torquatus</i> (0.000-0.635); <i>Gamma saussurei</i> (0.000-0.462); <i>Pararhaphidoglossa pentadonata</i> (0.625-0.778); <i>Motezumia nitida</i> (0.564-1.000); <i>Pararhaphidoglossa transandina</i> (0.000-0.705); <i>Omicron gribodoide</i> (0.000-0.833); <i>Pseudodynerus luctuosus</i> (0.000-0.667); <i>Incodynerus moei</i> (0.000-0.564); <i>Pararhaphidoglossa colombiana</i> (0.000-0.705); <i>Pararhaphidoglossa adulescentula</i> (0.000-0.667); <i>Pararhaphidoglossa punctatior</i> (0.667-1.000); <i>Gamma bogotense</i> (0.000-0.667); <i>Pararhaphidoglossa incognita</i> (0.000-0.667)	12, 28, 52, 56	9.1282
E8	<i>Stenodynerus peyroti</i> (0.000-0.622); <i>Stenodynerus neotomitus</i> (0.000-0.900); <i>Smeringodynerus bryoni</i> (0.000-0.667); <i>Omicron lubricum</i> (0.000-1.000); <i>Monobia biangulata</i> (0.000-0.778); <i>Omicron rusticum</i> (0.000-1.000); <i>Stenodynerus epagogus</i> (0.000-1.000); <i>Minixi mariachii</i> (0.000-1.000); <i>Hypalastoroides mexicanus</i> (0.000-0.267); <i>Pachodynerus argyrotrichus</i> (0.000-0.573); <i>Stenodynerus guzmani</i> (0.000-0.433); <i>Montezumia azteca</i> (0.000-0.571); <i>Pararhaphidoglossa cressoniana</i> (0.000-0.655); <i>Omicron notabile</i> (0.573-	13, 15, 18, 35, 38, 53	8.8857

	1.000); <i>Pachymenes obscurus</i> (0.000-0.778); <i>Pachymenes aztecus</i> (0.000-0.722); <i>Ancistroceroides evansi</i> (0.000-0.514)		
E9	<i>Montezumia bruchii</i> (0.167); <i>Stenodynerus microsynoeca</i> (0.694); <i>Monobia insueta</i> (1.000); <i>Stenodynerus giacomellii</i> (0.833)	22	2.6944
E10	<i>Hypodynerus porteri</i> (0.000-0.450); <i>Montezumia bruchii</i> (0.000-0.385); <i>Pachymenes uncinatus</i> (0.000-0.750); <i>Hypalastoroides abundans</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus oresbios</i> (0.429-1.000); <i>Hypodynerus chiliensis</i> (0.000-0.500); <i>Hypodynerus aceitunoi</i> (0.429-1.000); <i>Monobia trifasciata</i> (0.000-0.635); <i>Hypodynerus tuberculatus</i> (0.000-0.800); <i>Stenodynerus pavidus</i> (0.000-0.875); <i>Hypodynerus herbsti</i> (0.143-1.000); <i>Hypodynerus albocinctus</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus lachesis</i> (0.143-1.000); <i>Stenodynerus taro</i> (0.000-1.000); <i>Monobia yacochyae</i> (0.000-0.875); <i>Hypodynerus caupolicanus</i> (0.000-0.750); <i>Stenodynerus microsynoeca</i> (0.000-0.635); <i>Hypodynerus antuco</i> (0.000-0.700); <i>Hypodynerus cerberus</i> (0.000-0.700); <i>Stenodynerus foveolatus</i> (0.000-0.750); <i>Stenodynerus henric</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus steinbachi</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus ficheti</i> (0.000-0.875); <i>Hypalastoroides angulicollis</i> (0.000-0.750)	24, 31, 57, 58	11.6442
E11	<i>Omicron minutum</i> (0.750); <i>Pararhaphidoglossa atlantica</i> (0.635); <i>Pseudodynerus carpenteri</i> (0.875)	33	2.2596
E12	<i>Omicron aridum</i> (0.000-1.000); <i>Zeta abdominale</i> (0.000-0.167); <i>Euodynerus jeitita</i> (0.000-1.000); <i>Eumenes pictus</i> (0.000-1.000); <i>Ancistrocerus isla</i> (0.000-1.000)	34, 45, 51	3.5000
E13	<i>Minixi suffusum</i> (0.538); <i>Hypancistrocerus coxalis</i> (0.692); <i>Omicron microscopicum</i> (1.000)	39	2.2308
E14	<i>Omicron procellosum</i> (0.700); <i>Gamma saussurei</i> (1.000); <i>Pseudodynerus luctuosus</i> (0.750); <i>Incodynerus moei</i> (0.600)	42	3.0500
E15	<i>Pararhaphidoglossa fulvior</i> (1.000); <i>Pararhaphidoglossa nigrofulva</i> (1.000)	46	2.0000
E16	<i>Omicron flavonigrum</i> (1.000); <i>Omicron histrionicum</i> (1.000)	47	2.0000
E17	<i>Pachymenes picturatus</i> (0.067); <i>Stenonartonia flavotestacea</i> (0.600); <i>Omicron opifex</i> (0.600); <i>Pachymenes difficillis</i> (1.000); <i>Pachymenes sericeus</i> (0.600)	49	2.8667
E18	<i>Montezumia marthae</i> (0.333); <i>Hypalastoroides pulchricolor</i> (1.000); <i>Montezumia bequaerti</i> (0.667)	54	2.0000
EA₂: 4° x 4°			
CA	Espécies endêmicas (ei)	AoE	ea_{máx}
F1	<i>Monobia cyanipennis</i> (0.000-0.530); <i>Incodynerus alticola</i> (0.000-0.667); <i>Incodynerus coccineipes</i> (0.000-0.667); <i>Incodynerus tegularis</i> (0.000-0.580); <i>Stenodynerus mimeticus</i> (0.648-1.000); <i>Hypodynerus foersteri</i> (0.000-1.000); <i>Pachodynerus diabolicus</i>	0, 3, 4, 17, 20, 29, 37, 44	7.4735

	(0.000-0.477); <i>Incodynerus melanotrichus</i> (0.000-0.583); <i>Hypodynerus nigricornis</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus vilcanotae</i> (0.000-0.545); <i>Hypodynerus rufinodus</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus urubambae</i> (0.000-0.667); <i>Montezumia fritzi</i> (0.000-0.444); <i>Incodynerus fulvipennis</i> (0.000-0.700); <i>Monobia caliginosa</i> (0.000-1.000); <i>Hypodynerus dimidiaticornis</i> (0.000-0.667)		
F2	<i>Pseudodynerus luctuosus</i> (0.000-0.833); <i>Parancistrocerus dux</i> (0.833-1.000); <i>Stenodynerus columbaris</i> (0.833-1.000)	1, 11	2.5000
F3	<i>Zeta confusum</i> (0.536-0.944); <i>Pachodynerus cubensis</i> (0.000-0.964); <i>Pachodynerus scrupeus</i> (0.000-0.778); <i>Eumenes cubensis</i> (0.600-1.000); <i>Monobia proeta</i> (0.536-0.944); <i>Pachodynerus alayoi</i> (0.611-1.000); <i>Parancistrocerus berovoidi</i> (0.000-0.833); <i>Euodynerus jimcarpenteri</i> (0.595-1.000)	2, 5, 19, 21, 36, 38, 50	5.5833
F4	<i>Parancistrocerus dejectus</i> (0.636-1.000); <i>Parancistrocerus bacu</i> (0.635-0.818); <i>Euodynerus apicalis</i> (0.000-0.833); <i>Parancistrocerus obliquus</i> (0.750-1.000)	6, 8, 9	3.1944
F5	<i>Omicron aridum</i> (0.000-1.000); <i>Zeta abdominale</i> (0.000-0.208); <i>Euodynerus jeitita</i> (0.000-1.000); <i>Eumenes pictus</i> (0.000-1.000); <i>Ancistrocerus isla</i> (0.000-1.000)	7, 18, 28	3.5417
F6	<i>Omicron procellosum</i> (0.000-0.475); <i>Pararhaphidoglossa chibchasa</i> (0.000-0.555); <i>Pararhaphidoglossa dryas</i> (0.625-1.000); <i>Pararhaphidoglossa silvae</i> (0.529-0.875); <i>Hypancistrocerus torquatus</i> (0.000-0.606); <i>Pararhaphidoglossa subtruncatula</i> (0.625-1.000); <i>Pararhaphidoglossa pentadonata</i> (0.650-0.800); <i>Motezumia nitida</i> (0.575-0.750); <i>Pararhaphidoglossa transandina</i> (0.000-0.650); <i>Omicron gribodoide</i> (0.600-0.800); <i>Pseudodynerus luctuosus</i> (0.000-0.700); <i>Incodynerus moei</i> (0.000-0.643); <i>Pararhaphidoglossa colombiana</i> (0.582-1.000); <i>Pararhaphidoglossa adulescentula</i> (0.000-0.750); <i>Pararhaphidoglossa punctatior</i> (0.625-1.000); <i>Gamma bogotense</i> (0.000-0.700); <i>Pararhaphidoglossa cutucu</i> (0.625-1.000); <i>Pararhaphidoglossa incognita</i> (0.000-0.750)	10, 31, 35, 49	10.5786
F7	<i>Pachodynerus jujuyensis</i> (0.000-0.556); <i>Pachymenes unicinctus</i> (0.000-1.000); <i>Hypalastoroides abundans</i> (0.000-1.000); <i>Incodynerus alticola</i> (0.000-0.519); <i>Monobia trifasciata</i> (0.635-1.000); <i>Monobia yacochyae</i> (0.000-0.800); <i>Montezumia fritzi</i> (0.000-1.000); <i>Hypalastoroides persimilis</i> (0.000-1.000); <i>Ancistrocerus sur</i> (0.000-1.000)	12, 14, 45, 53	6.1389
F8	<i>Montezumia bruchii</i> (0.167); <i>Stenodynerus microsynoeca</i> (0.660); <i>Monobia insueta</i> (1.000); <i>Stenodynerus giacomellii</i> (0.799)	13	2.6250
F9	<i>Monobia cyanipennis</i> (0.320-0.778); <i>Incodynerus tegularis</i> (0.417-0.950); <i>Pachodynerus diabolicus</i> (0.480-1.000); <i>Incodynerus vilcanotae</i> (0.000-0.560);	15, 16, 25	4.6204

	<i>Incodynerus urubambae</i> (0.000-0.700); <i>Sphaeromenes discrepatus</i> (0.560-0.800); <i>Omicron rubellulum</i> (0.300-0.472)		
F10	<i>Stenodynerus neotomitus</i> (0.713-0.875); <i>Smeringodynerus bryoni</i> (0.600-0.708); <i>Omicron lubricum</i> (0.643-0.700); <i>Monobia biangulata</i> (0.477-0.629); <i>Omicron rusticum</i> (0.643-0.700); <i>Stenodynerus epagogus</i> (0.792-0.958); <i>Minixi mariachii</i> (0.643-0.700); <i>Pachodynerus argyrotichus</i> (0.571-0.667); <i>Montezumia azteca</i> (0.350-0.629); <i>Pararhaphidoglossa cressoniana</i> (0.571-0.667); <i>Omicron notabile</i> (0.714-0.800); <i>Pachymenes obscurus</i> (0.714-0.800); <i>Pachymenes aztecus</i> (0.580-0.633); <i>Ancistroceroides evansi</i> (0.451-0.600)	22, 33, 51	9.2643
F11	<i>Omicron minutum</i> (0.438-1.000); <i>Pararhaphidoglossa atlantica</i> (0.560-0.714); <i>Omicron elephants</i> (0.640-1.000)	23, 27, 41	2.3571
F12	<i>Pararhaphidoglossa fulvior</i> (0.000-0.917); <i>Monobia eremma</i> (0.000-0.600); <i>Omicron deminutum</i> (0.000-0.917); <i>Montezumia soikai</i> (0.600-0.714); <i>Pararhaphidoglossa nigrofulva</i> (0.000-0.917); <i>Stenodynerus mimulus</i> (0.750-1.000); <i>Pseudodynerus hallinani</i> (0.750-1.000)	24, 32, 47	5.1375
F13	<i>Pachymenes picturatus</i> (0.167-0.557); <i>Omicron vexatum</i> (0.000-0.846); <i>Hypodynerus duckei</i> (0.673-0.719); <i>Stenosigma allegrum</i> (0.406-0.712); <i>Stenonartonia flavotestacea</i> (0.547-0.893); <i>Minixi suffusum</i> (0.250-0.429); <i>Pseudodynerus auratoides</i> (0.625-0.800); <i>Hypodynerus arechavaletae</i> (0.000-0.467); <i>Pirhosigma limpidum</i> (0.000-0.729); <i>Omicron opifex</i> (0.510-0.800); <i>Stenodynerus assumptionis</i> (0.000-0.643); <i>Pachymenes difficillis</i> (0.000-0.621); <i>Stenonartonia tanykaju</i> (0.781-0.950); <i>Hypalastoroides paraguayensis</i> (0.000-0.750); <i>Stenonartonia mimica</i> (0.643-0.817); <i>Pararhaphidoglossa duckei</i> (0.000-0.635); <i>Pachymenes sericeus</i> (0.292-0.471); <i>Pararhaphidoglossa gibbiventris</i> (0.677-0.850); <i>Hypalastoroides singularis</i> (0.592-0.714); <i>Stenodynerus schrottky</i> (0.750-0.938); <i>Cephalastor bossanova</i> (0.000-0.750); <i>Hypalastoroides arcuatus</i> (0.000-0.750)	26, 39, 40	14.2560
F14	<i>Hypodynerus porteri</i> (0.000-0.339); <i>Montezumia bruchii</i> (0.000-0.385); <i>Pachymenes uncinatus</i> (0.000-0.750); <i>Hypalastoroides abundans</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus oresbios</i> (0.143-1.000); <i>Hypodynerus chiliensis</i> (0.000-0.500); <i>Hypodynerus aceitunoi</i> (0.429-1.000); <i>Monobia trifasciata</i> (0.000-0.635); <i>Hypodynerus tuberculatus</i> (0.000-0.800); <i>Stenodynerus pavidus</i> (0.000-0.938); <i>Hypodynerus herbsti</i> (0.143-1.000); <i>Hypodynerus albocinctus</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus lachesis</i> (0.143-1.000); <i>Stenodynerus taro</i> (0.000-1.000); <i>Monobia yacochyae</i> (0.000-0.875); <i>Hypodynerus caupolicanus</i> (0.000-0.813); <i>Stenodynerus microsynoeca</i> (0.000-0.688); <i>Hypodynerus antuco</i> (0.000-0.700); <i>Hypodynerus</i>	30, 46, 48, 52	11.5865

	<i>cerberus</i> (0.000-0.700); <i>Stenodynerus foveolatus</i> (0.000-0.750); <i>Stenodynerus henric</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus steinbachi</i> (0.000-0.813); <i>Hypodynerus ficheti</i> (0.000-0.875); <i>Hypalastoroides angulicollis</i> (0.000-0.750); <i>Hypodynerus anae</i> (0.000-0.750)		
F15	<i>Pachodynerus brevifasciatus</i> (0.389-0.849); <i>Pseudodynerus carpenteri</i> (0.000-0.746); <i>Pirhosigma sulcata</i> (0.750-1.000); <i>Stenonartonia tekoraava</i> (0.750-1.000)	34, 54	3.0956
F16	<i>Omicron lubricum</i> (1.000); <i>Omicron rusticum</i> (1.000); <i>Pachodynerus argyrotrichus</i> (0.556); <i>Omicron notabile</i> (0.778); <i>Pachymenes obscurus</i> (0.778)	42	4.1111
F17	<i>Omicron procellosum</i> (0.477); <i>Montezumia marthae</i> (1.000); <i>Omicron furiosum</i> (0.245); <i>Cyphomenes schremmeri</i> (0.573); <i>Hypalastoroides pulchricolor</i> (0.700); <i>Montezumia bequaerti</i> (0.859); <i>Gamma saussurei</i> (0.532)	43	4.3864

3.1.1 Áreas de endemismo para células de tamanho 1° x 1°

Para o tamanho das células de 1° x 1° foi recuperado um menor número de AoE (18/44) quando comparado as outras escalas espaciais utilizadas. Um número maior de áreas consenso (CA = 19) foi identificado para a análise considerando suposições de ocorrência explícitas (EA_{2[1°x1°]}) em comparação com a análise sem considerar as suposições de ocorrência explicitamente (CA = 8), (EA_{1[1°x1°]}).

As oito áreas consenso recuperadas para a análise EA_{1[1° x 1°]} (Fig. 2a) representam subáreas em AoE/áreas consenso recuperadas em escalas mais abrangentes. Esse é o caso das áreas consenso identificadas no sudoeste do continente sul americano, principalmente associadas a região sul da cordilheira dos Andes (A1, A3, A5 e A6) e a área disjunta identificada na ilha de Cuba (A2). As outras três áreas consenso recuperadas, uma ao noroeste da América do Sul, próxima a região equatoriana dos Andes (A4) e outra, no centro-oeste do continente, em territórios do Brasil e Paraguai (A7 e A8) são áreas menores, com número igual ou menor a três células.

Entre as áreas consenso recuperadas para EA_{2[1°x1°]} (Fig. 2b), a área B15 destaca-se por não estar incluída/sobreposta em áreas consenso recuperadas nas análises considerando tamanho de células de 4° x 4°. Apesar disso, essa área apresenta sobreposição com determinadas áreas recuperadas por análises utilizando tamanho de células 2° x 2° (C11, D6 e D10). A área recuperada próxima ao centro da Floresta Amazônica (B9); as áreas parcialmente sobrepostas na região do istmo do Panamá (B8, B11 e B12); a área encontrada ao norte da Floresta Amazônica, na Guiana Francesa (B19) e a área na região central dos Andes, no Peru (B17) foram identificadas como áreas consenso na EA_{2[1°x1°]} e não na EA_{1[1°x1°]} (Figs. 2b; 3a, b). Essas áreas não apresentam nenhuma sobreposição com áreas identificadas por meio da análise EA_{1[1°x1°]} e possuem distância de mais de quatro células em relação a tais áreas.

Figura 2. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemidade e tamanho de células $1^\circ \times 1^\circ$: a. sem extrapolações de ocorrência (r.fill: X = 0 | Y = 0; r.ass: X = 0 | Y = 0); b. com extrapolações de ocorrências (r.fill: X = 15 | Y = 15; r.ass: X = 30 | Y = 30).

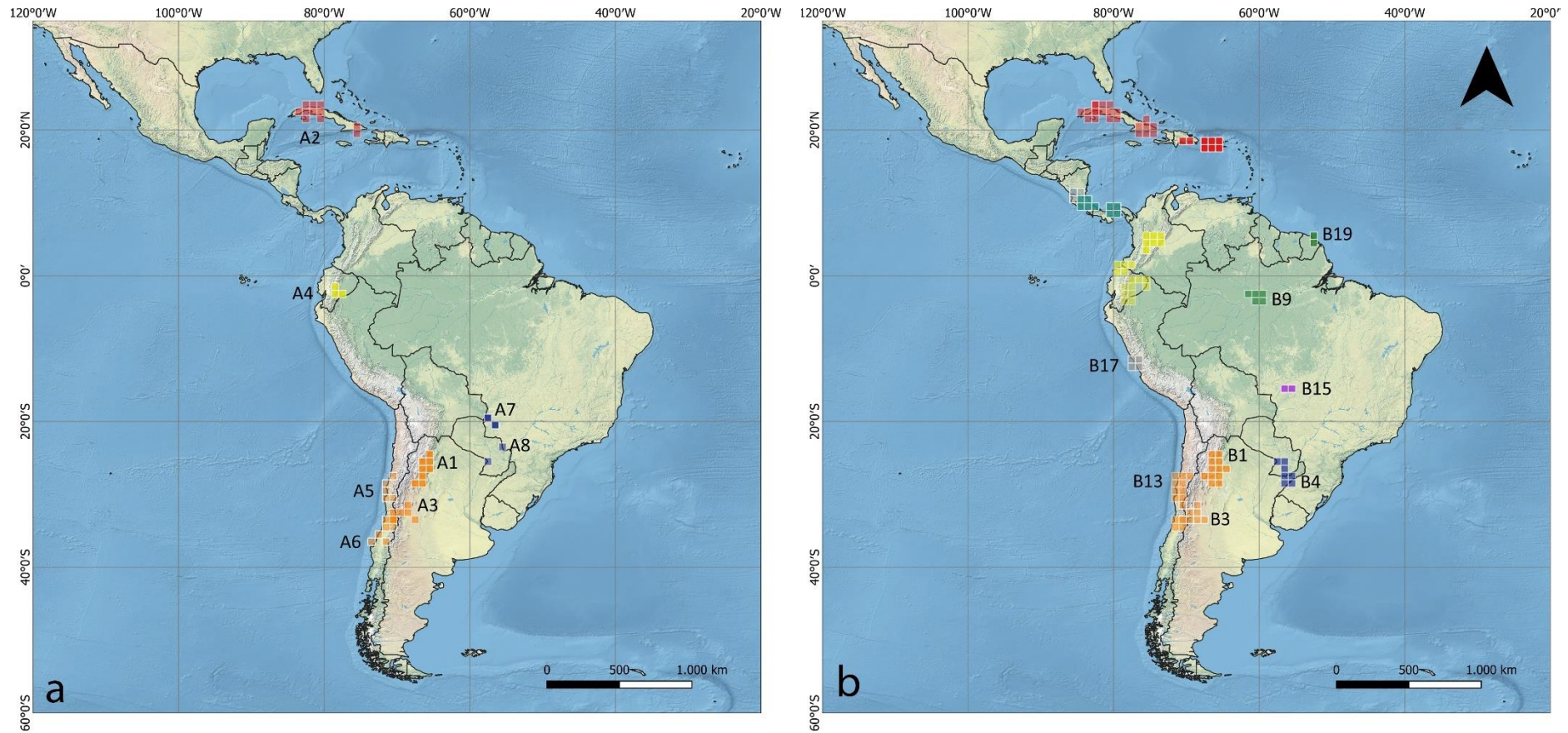
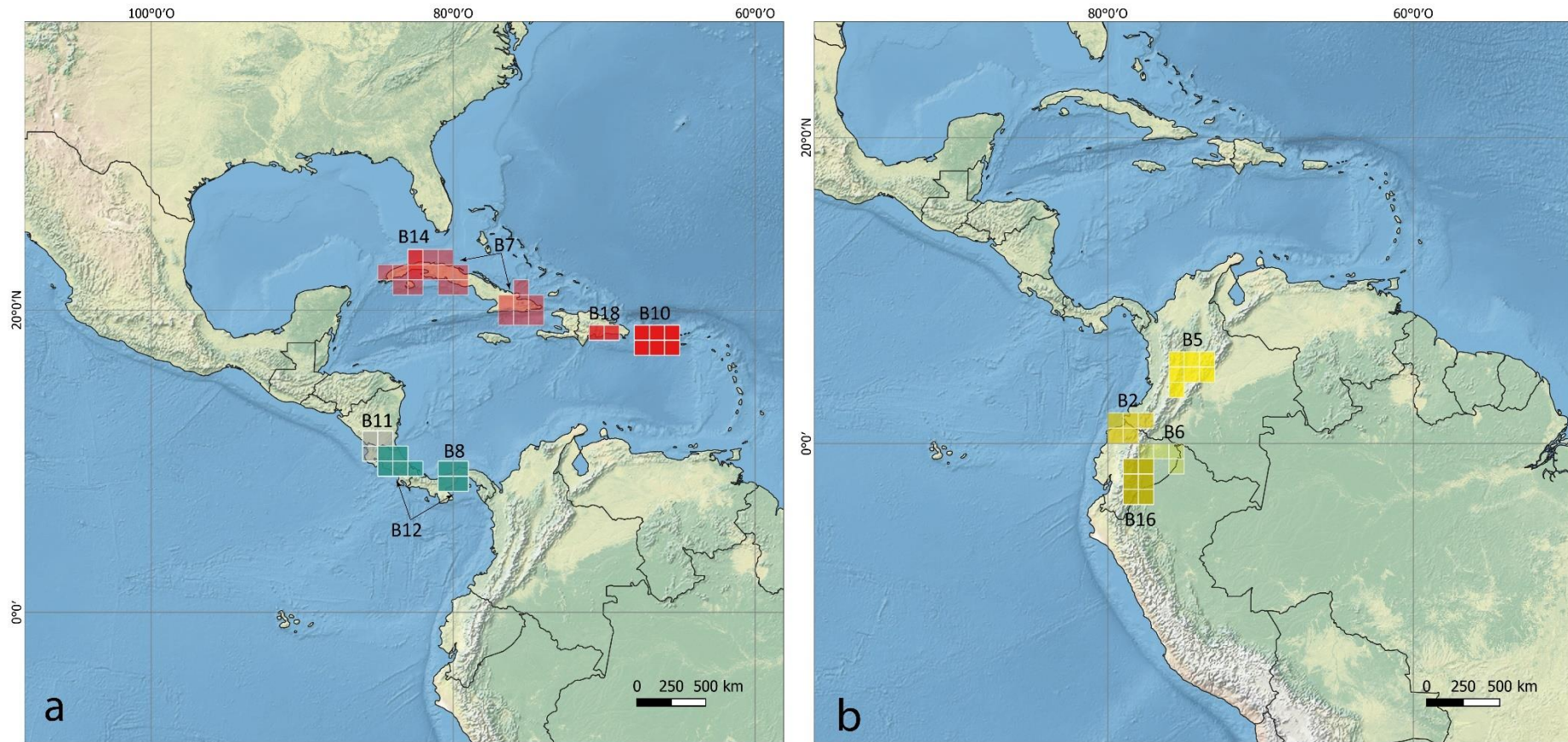


Figura 3. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemicidade e tamanho de células $1^\circ \times 1^\circ$ (r.fill: X = 15 | Y = 15; r.ass: X = 30 | Y = 30).



3.1.2 Áreas de endemismo para células de tamanho 2° x 2°

O número de AoE, assim como o número de áreas consenso identificadas, aumentaram com o aumento do tamanho das células de 1° x 1° para 2° x 2° (Figs. 2 vs Figs. 4^a, b). As AoE e áreas consenso encontradas sobrepõem-se ou incluem AoE e áreas consenso retornadas para as análises utilizando tamanho de células 1° x 1°, e estão incluídas ou sobrepostas a AoE e áreas consenso retornadas para as análises que foram realizadas utilizando o tamanho de células 4° x 4° (ver seção 3.2 *Principais componentes biogeográficos*). Padrões em escala continental são melhor visualizados com o aumento do tamanho de células, uma vez que retornam áreas consenso de maior tamanho (compostas por um maior número de células).

Para a análise EA_{1[2° x 2°]}, três áreas consenso nas ilhas caribenhas (C21, CA22 e CA12) (Fig. 5a) reforçam um possível padrão biogeográfico já sugerido pelas análises utilizando tamanho de células 1° x 1° (Fig. 2, 3a). Uma área consenso na porção sul do México (C16) (Fig. 5a) foi identificada para a análise EA_{1[2° x 2°]}, entretanto não apresenta correspondência com nenhuma das áreas consenso apresentadas anteriormente utilizando-se tamanho de células 1° x 1°. Duas áreas foram recuperadas na região do istmo panamenho, englobando regiões do Panamá e Costa Rica (C14 e C19), com certa sobreposição a áreas já reconhecidas utilizando o tamanho de células de 1° x 1° e suposições de ocorrência explícitas.

Foram recuperadas quatro áreas consenso na região mais ao norte do continente sul-americano, associadas aos Andes e incluindo territórios do Equador, Colômbia e Venezuela (C8, C10, C15 e C20) (Figs. 5b, c). A área C6 parcialmente sobreposta as áreas C8, C15 e C20 trata-se de uma área disjunta, com quatro células mais próximas da costa do Oceano Pacífico e duas células identificadas na Floresta Amazônica (região fronteiriça entre Colômbia, Brasil e Peru) (Fig. 5b). Uma grande área consenso contínua, composta de oito células, foi recuperada na região central dos Andes (C2), incluindo territórios do Peru, extremo oeste da Bolívia e norte do Chile (Fig. 5d). Na região mais ao sul da cordilheira dos Andes, abaixo do paralelo 20° S foram identificadas quatro áreas consenso (C5, C6, C15, C8 e C20), com células formando uma faixa que se estende do centro do Chile até a fronteira entre Argentina, Paraguai e Bolívia (Fig. 5e).

Uma área consenso disjunta que inclui uma região na fronteira andina entre Equador e Colômbia e outra na tríplice fronteira amazônica entre Peru, Colômbia e Brasil (C6) (Fig. 5c) foi recuperada como sobreposta a outra área consenso, também disjunta, que inclui a região andina supracitada e três células no istmo do Panamá (C1) (Fig. 5a).

As áreas consenso retornadas para as regiões mais ao centro-oeste e sudeste da América do Sul para a análise $EA_{1[2^{\circ} \times 2^{\circ}]}$ podem ser reunidas em dois conjuntos adjacentes, mas distintos. Um conjunto que engloba áreas consenso ao norte do paralelo 28° S (C22 e C11) (Fig. 5f), incluindo territórios do Brasil, Paraguai e Bolívia, e outro conjunto que engloba áreas consenso ao sul do paralelo 28° S (C7, C14 e C13) (Figs. 6a, b), incluindo territórios do Brasil, Paraguai e Argentina. Esse padrão dividindo latitudinalmente as áreas consenso em dois blocos não foi identificado em análises posteriores.

Para a análise $EA_{2[2^{\circ} \times 2^{\circ}]}$ foram recuperadas áreas consenso que cobrem uma maior extensão [superfície] no mapa (Fig. 4b). Padrões gerais similares aos identificados para a análise $EA_{1[2^{\circ} \times 2^{\circ}]}$ (Fig. 6a, b) foram encontrados, sendo estes padrões categorizados nos seguintes conjuntos de áreas consenso: áreas recuperadas nas ilhas caribenhas (D21, D24, D25 e D27; Fig. 7a); áreas recuperadas do centro-sul do México até as fronteiras da Guatemala com El Salvador e Honduras (D18 e D3; Fig. 7a); áreas recuperadas em territórios do Panamá e Costa Rica, na região ístmica entre América do Sul e Central (D1, D9 e D19 e; Fig. 7a); e um conjunto de áreas distribuídas em três porções ao longo do eixo latitudinal da cordilheira dos Andes – ao norte (D7 e D26; Fig. 7b), centralmente (D8, D15, D16 e D17; Fig. 7c, d) e ao sul (D4, D5 e D14; Fig. 7e).

Uma área consenso próxima da região central da Floresta Amazônica (D11; Fig. 7f) assim como duas áreas mais ao norte (D13 e D23; (Fig. 7f), englobando territórios do Suriname, Guiana Francesa, Guiana e Brasil, foram recuperadas para essa análise. Essas três áreas não apresentam áreas correspondentes identificadas na análise $EA_{1[2^{\circ} \times 2^{\circ}]}$, mas incluem áreas consenso encontradas na análise $EA_{2[1^{\circ} \times 1^{\circ}]}$.

Diferentemente da análise $EA_{1[2^{\circ} \times 2^{\circ}]}$, as regiões centro-oeste e sudeste da América do Sul não formaram conjuntos de áreas consenso distintos ao norte e ao sul. Isso está relacionado a presença de uma área consenso disjunta (D6) recuperada, com três células no centro-oeste do continente sul-americano e quatro células na região sul do Paraguai, conectando o que seriam os supostos conjuntos “norte” e “sul”. (Fig. 8b). Três áreas consenso estendem-se do sul do Paraguai até a região mais ao norte do sudeste do Brasil, com certa sobreposição da área D2 às áreas D12 e D20 (Fig. 8a). Duas áreas consenso (D10 e D22) foram recuperadas ao longo do

eixo norte-sul, estendendo-se do centro-oeste do Brasil até o sul do Brasil, englobando a maior parte do território do Paraguai (Fig. 8c).

Figura 4. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemicidade e tamanho de células $2^\circ \times 2^\circ$: **a.** análise sem considerar suposições de ocorrência explícitas (r.fill: x = 0 | y = 0; r.ass: x = 0 | y = 0); **b.** análise considerando suposições de ocorrência explícitas (r.fill: x = 10 | y = 10; r.ass: x = 15 | y = 15).

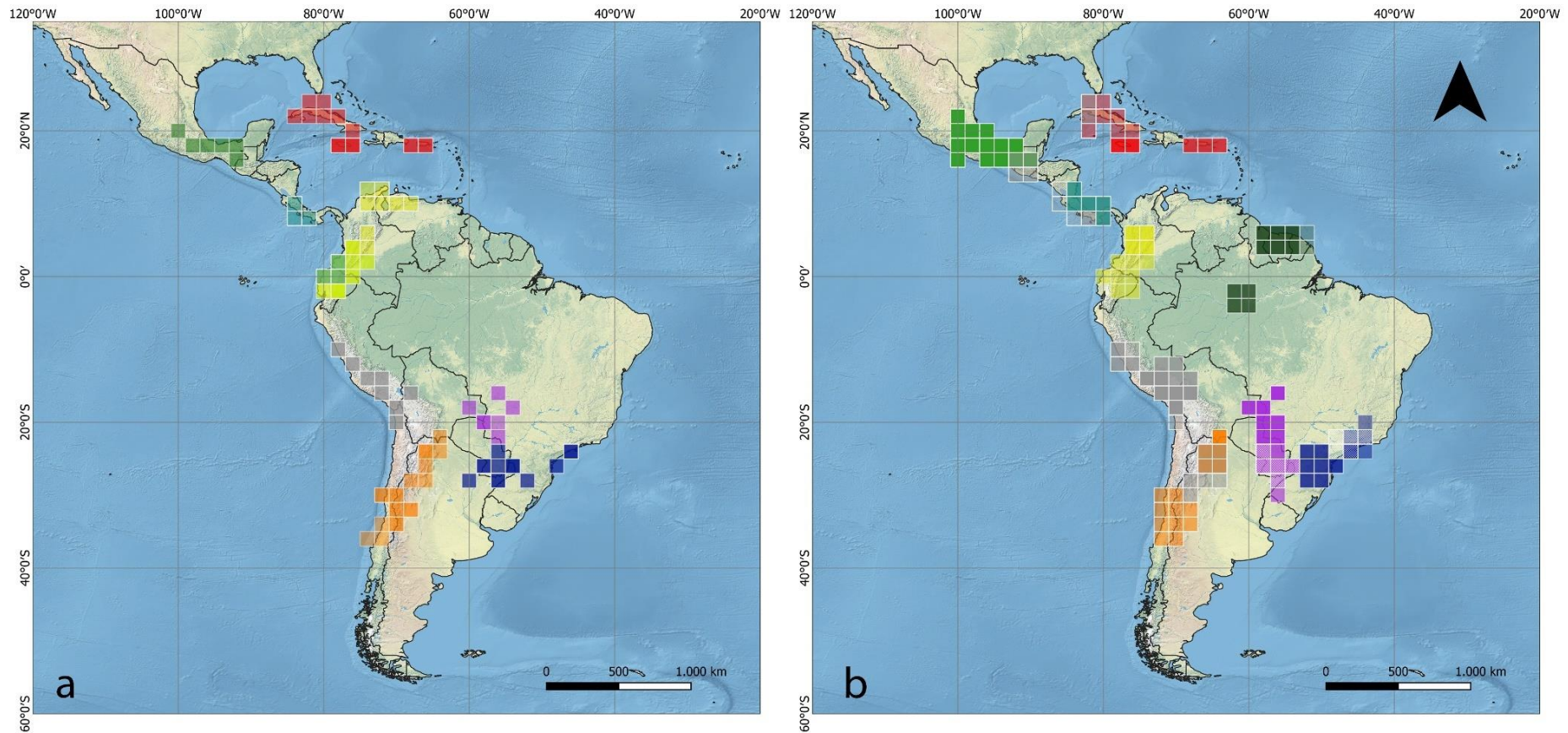


Figura 5. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemidade e tamanho de células $2^\circ \times 2^\circ$ (r.fill: $x = 0 \mid y = 0$; r.ass: $x = 0 \mid y = 0$).

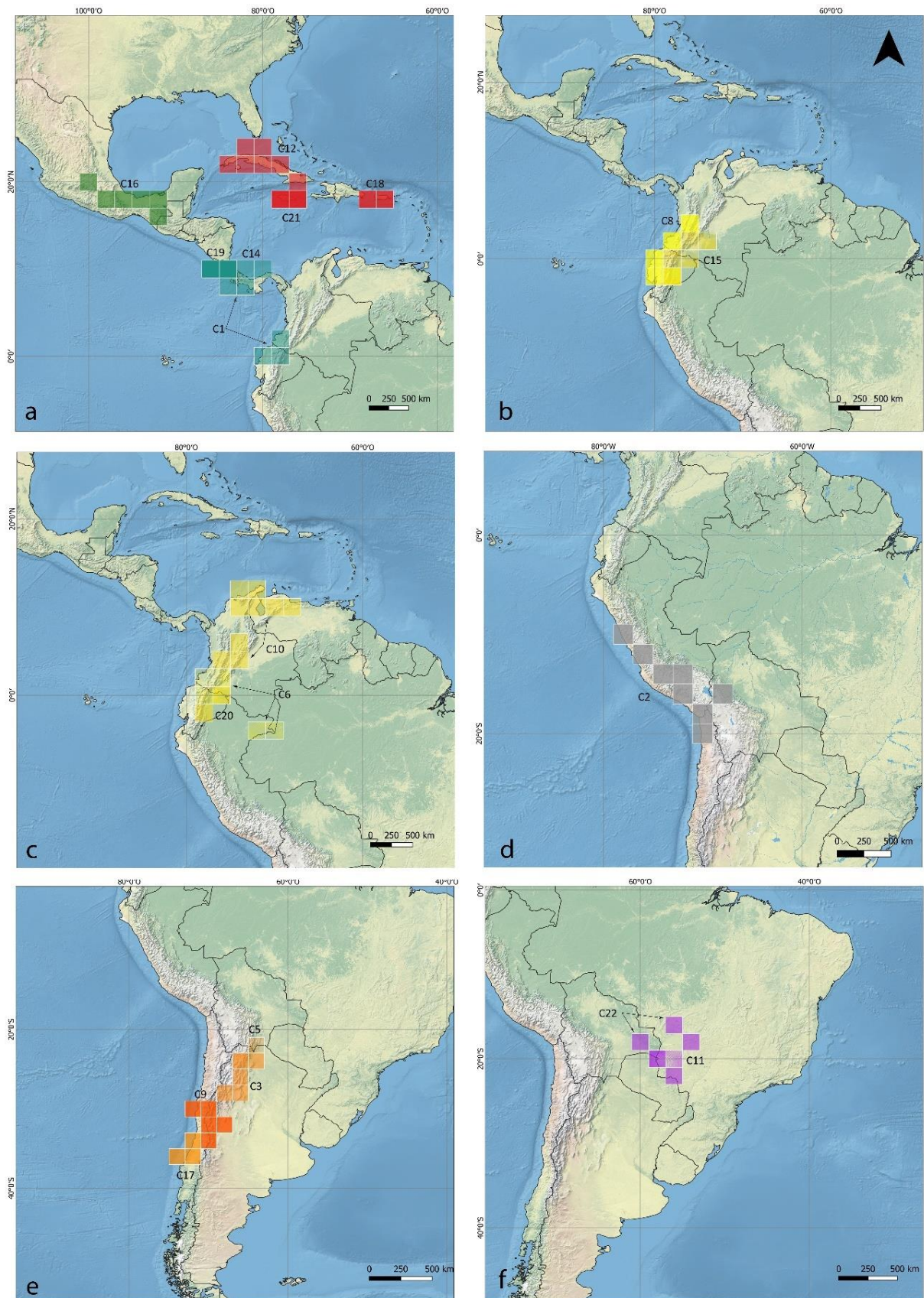


Figura 6. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemidade e tamanho de células $2^\circ \times 2^\circ$ (r.fill: $x = 0 \mid y = 0$; r.ass: $x = 0 \mid y = 0$).

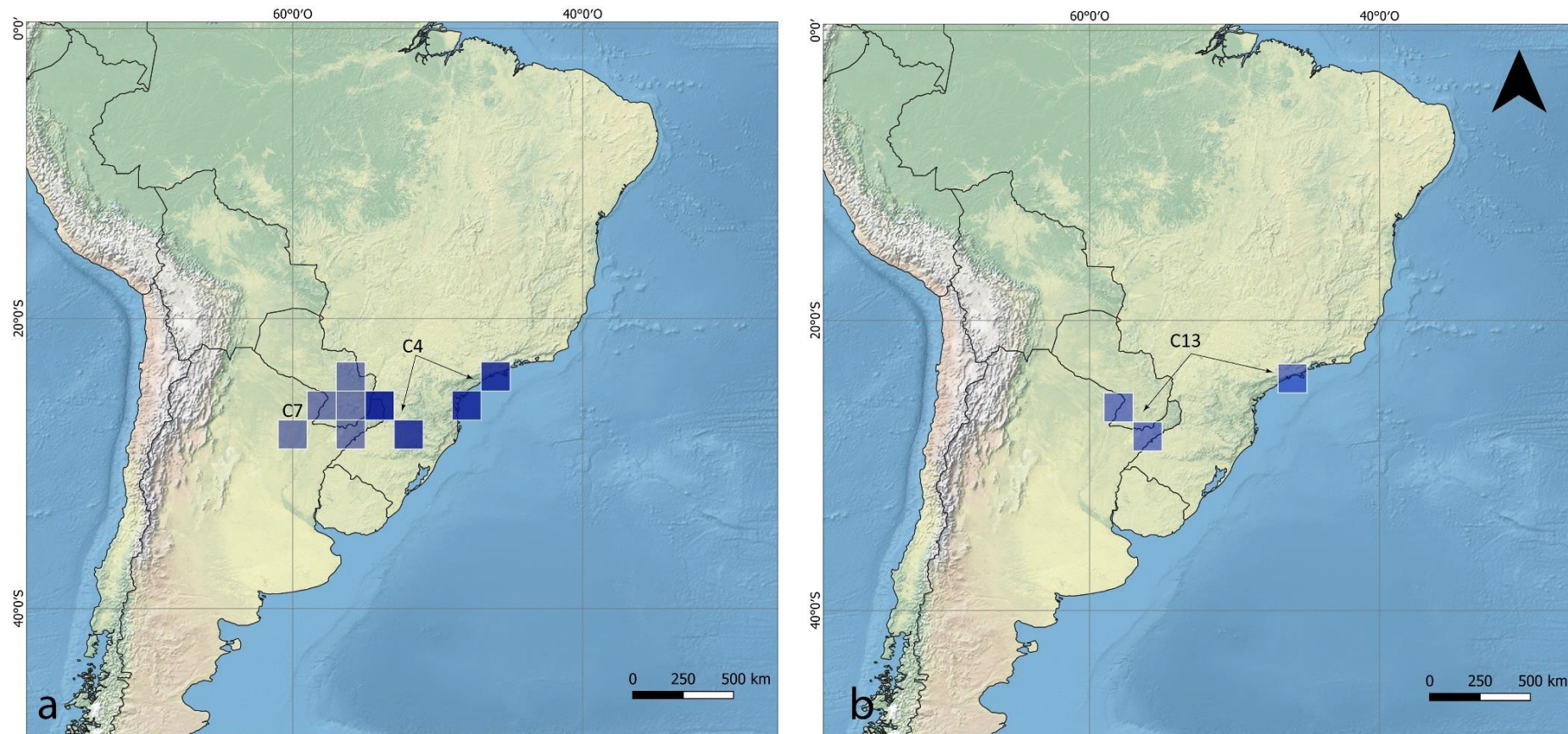


Figura 7. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemicidade e tamanho de células $2^\circ \times 2^\circ$ (r.fill: $x = 10 \mid y = 10$; r.ass: $x = 15 \mid y = 15$).

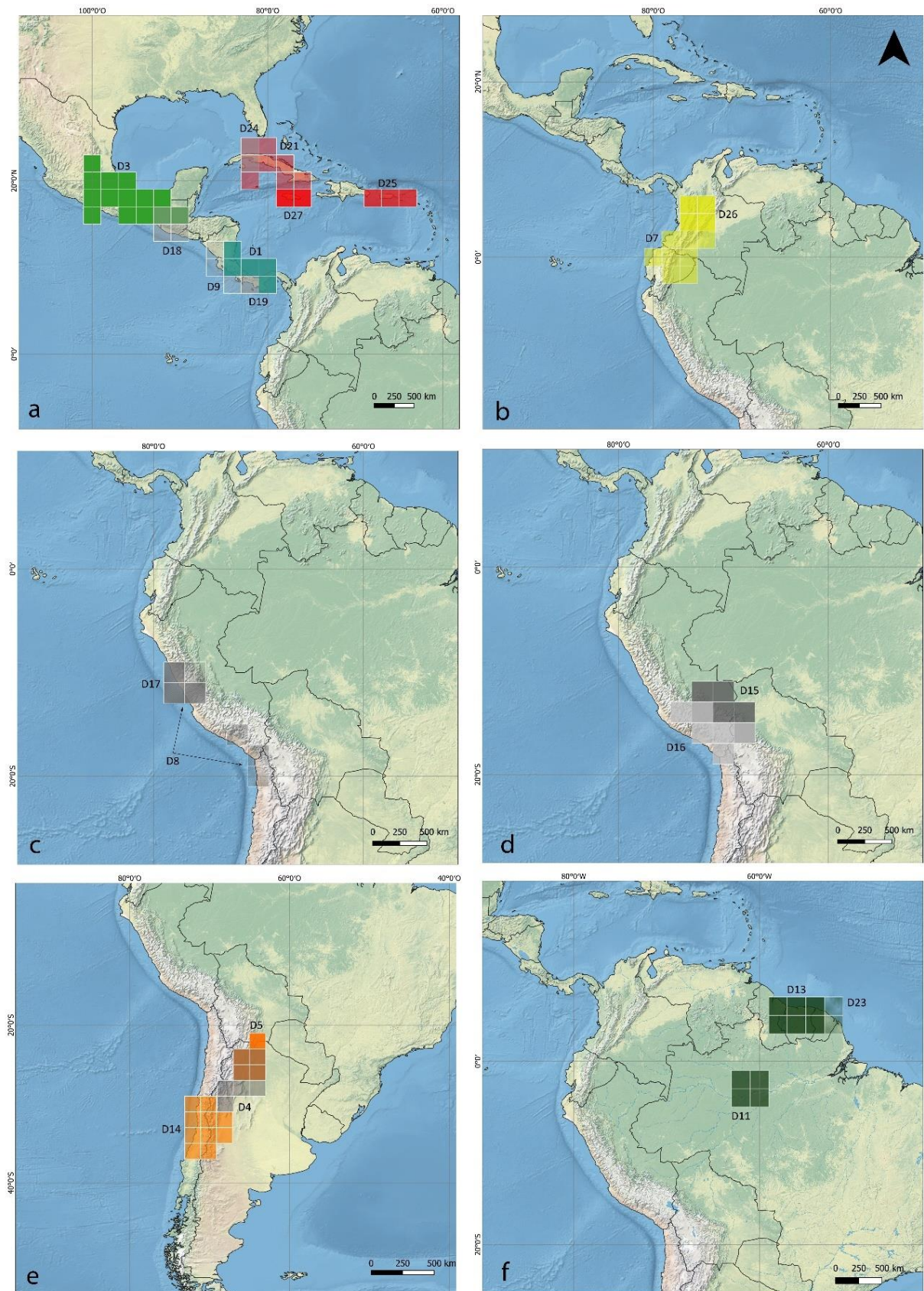
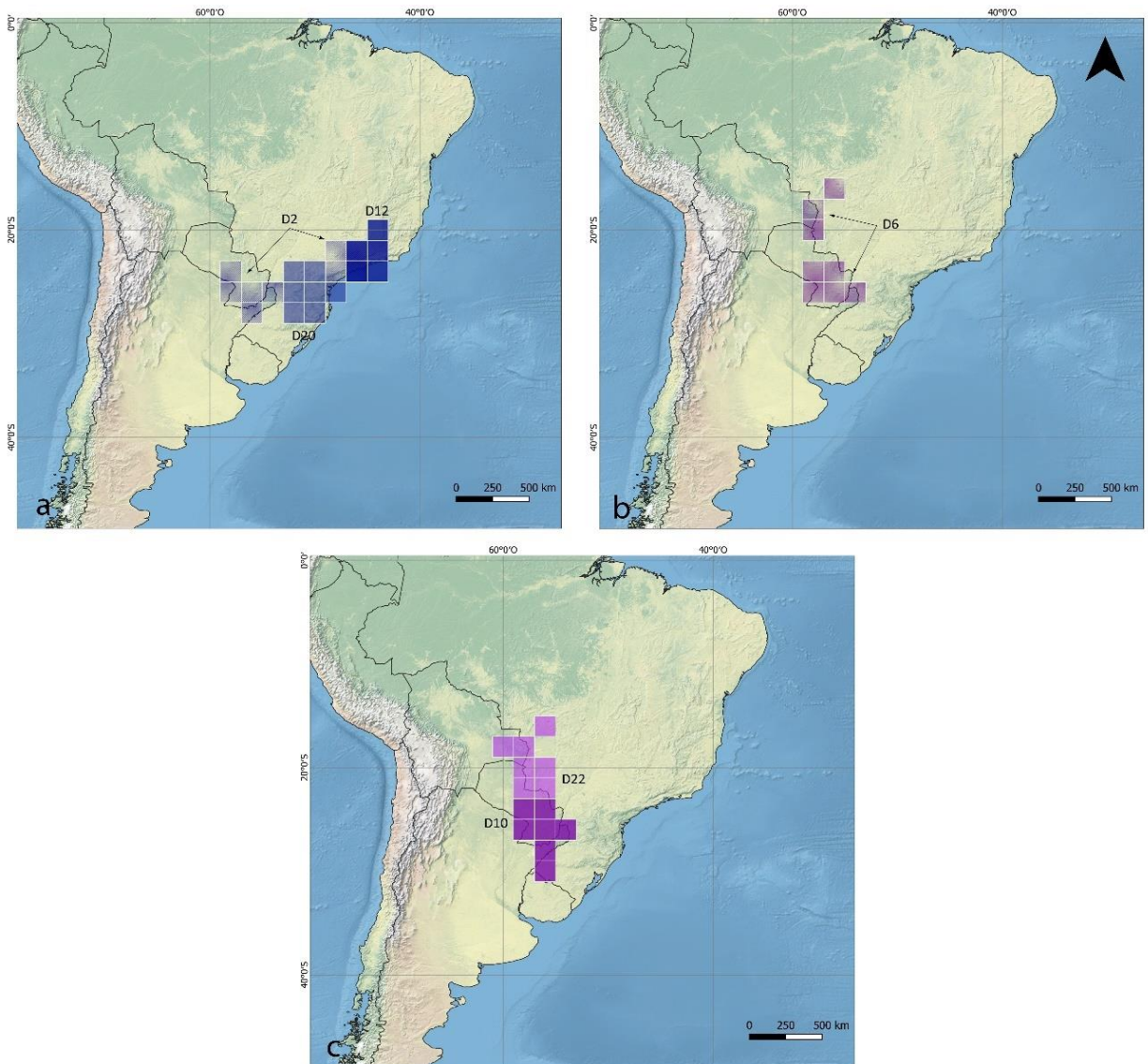


Figura 8. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemidade e tamanho de células $2^\circ \times 2^\circ$ (r.fill: x = 10 | y = 10; r.ass: x = 15 | y = 15).



3.1.3 Áreas de endemismo para células de tamanho 4° x 4°

As análises considerando tamanho de células 4° x 4° retornaram o maior número de AoE ($EA_{1[4^{\circ}x4^{\circ}]} / EA_{2[4^{\circ}x4^{\circ}]} = 55/59$) dentre todas as análises realizadas. O número de áreas consenso, entretanto, foi menor que o número identificado para as análises utilizando tamanho das células de 2° x 2° (Tabela 3). Muitas das AoE recuperadas utilizando tamanho de células de 4° x 4° coalesceram em uma mesma área consenso de tamanho maior, o que reduziu o número de áreas consenso identificadas mesmo com um número elevado de AoE inicialmente encontradas.

A exceção da área B15, todas as áreas consenso identificadas nas análises anteriores estão aninhadas em áreas consenso recuperadas para um tamanho de células de 4° x 4°. Padrões biogeográficos continentais, em larga escala, puderam ser melhor definidos a partir das análises com tamanho de células igual a 4° x 4° em comparação com as análises com tamanho de células de 1° x 1° e 2° x 2° (Fig. 9). Esses padrões refletem extensões de padrões que já eram indicados a partir das análises utilizando tamanho de células de 2° x 2°.

A partir da análise $EA_{1[4^{\circ}x4^{\circ}]}$, três áreas consenso com certa sobreposição foram recuperadas na região das ilhas caribenhas (E3, E12 e E4) (Fig. 10a); uma área consenso contínua, composta por nove células, foi encontrada nas porções central e sul do México (E8) (Fig. 10a); e outra área também contínua, mas com oito células, foi identificada na região central dos Andes (E1) (Fig. 10c). Tanto ao norte, na região dos Andes, quanto ao sul foram recuperadas três áreas consenso: E18, E7 e E14 (Fig. 10b) e E5, E9 e E10 (Fig. 10d), respectivamente. Nas regiões sudeste e centro-oeste do continente sul-americano foram identificadas quatro áreas consenso, sendo duas delas contínuas (E6 e E2) e as outras duas, áreas disjuntas (A13 e A17) (Figs. 10e, f).

A área consenso E11 (Fig. 10f), composta por três células na região das Guianas (Guiana Francesa, Suriname e Guiana) e uma célula na região norte da Amazônia brasileira, foi identificada para a análise $EA_{1[4^{\circ}x4^{\circ}]}$, mas não apresenta sobreposição com áreas correspondentes recuperadas em análises anteriores que consideravam apenas os dados observados, sem suposições de ocorrência explícitas ($EA_{1[1^{\circ}x1^{\circ}]}$ e $EA_{1[2^{\circ}x2^{\circ}]}$).

Para a análise $EA_{2[4^{\circ}x4^{\circ}]}$ foram identificadas áreas consenso com correspondência espacial a áreas recuperadas na análise $EA_{1[4^{\circ}x4^{\circ}]}$. Por exemplo, três áreas consenso foram identificadas no Caribe (F3, F4 e F5) (Fig. 11a); duas no México (F10 e F6) (Fig. 11a); e uma no istmo do

Panamá/ noroeste da Colômbia (F12) (Fig. 11a) sobrepondo-se em regiões ocupadas por áreas consenso identificadas na análise anterior. Ao longo do eixo norte-sul da cordilheira dos Andes foram identificadas oito áreas: três mais ao norte (F17, F6 e F2; Fig. 11c); duas centralmente (F1 e F9; Fig. 11d) e três ao sul (F7, F8 e F14; Fig. 11e). Uma área consenso foi obtida englobando regiões do sul/sudeste brasileiro, centro-sul paraguaio e uma pequena porção da Argentina (F13) (Fig. 11f). Uma área composta por quatro células, atravessando a região central da Floresta Amazônica (F15) (Fig. 11b) foi recuperada apenas nesta análise.

Figura 9. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemicidade e tamanho de células $4^\circ \times 4^\circ$: **a.** análise sem considerar suposições de ocorrência explícitas (r.fill: x = 0 | y = 0; r.ass: x = 0 | y = 0); **b.** análise considerando suposições de ocorrência explícitas (r.fill: x = 10 | y = 10; r.ass: x = 15 | y = 15).

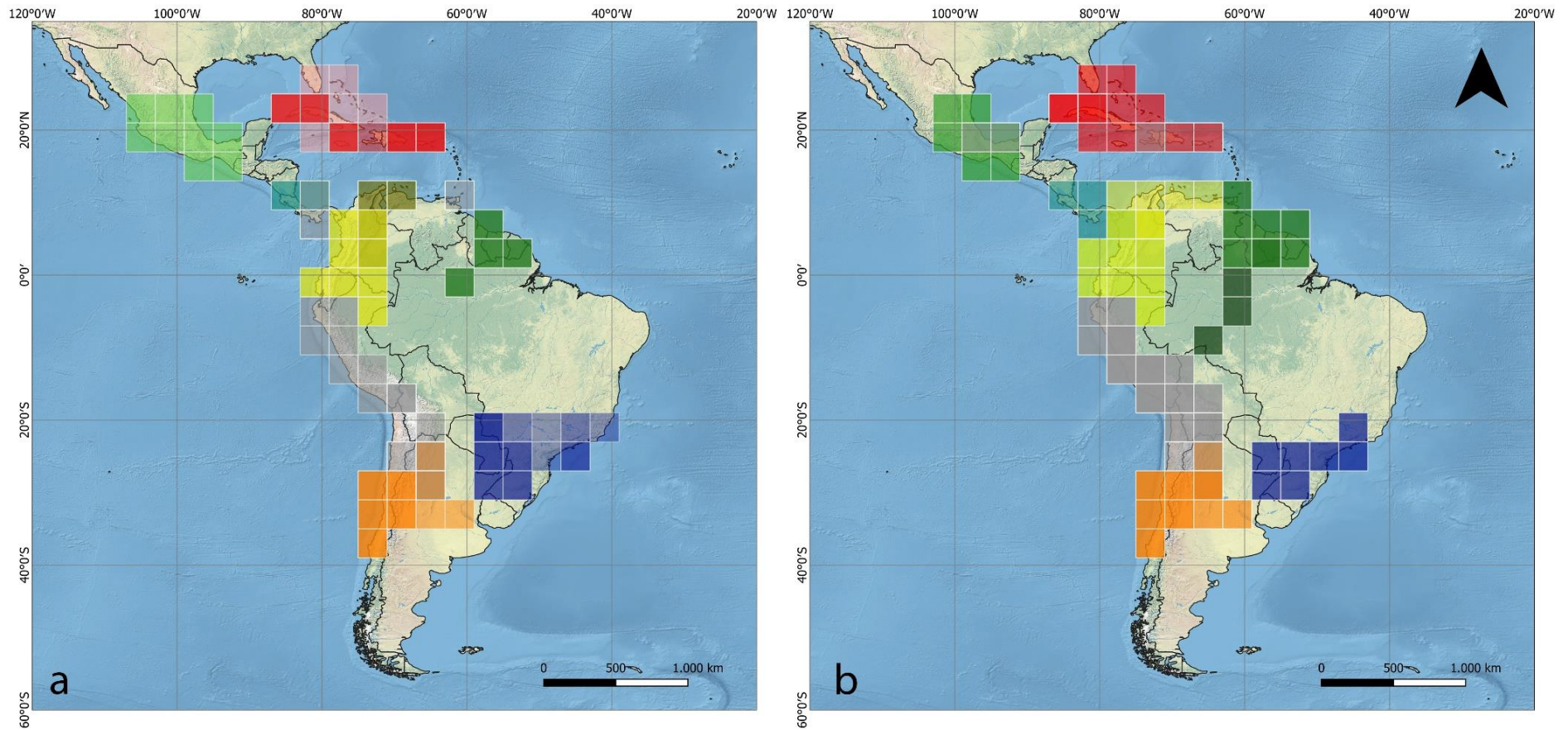


Figura 10. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemicidade e tamanho de células $4^\circ \times 4^\circ$ (r.fill: $x = 0 \mid y = 0$; r.ass: $x = 0 \mid y = 0$).

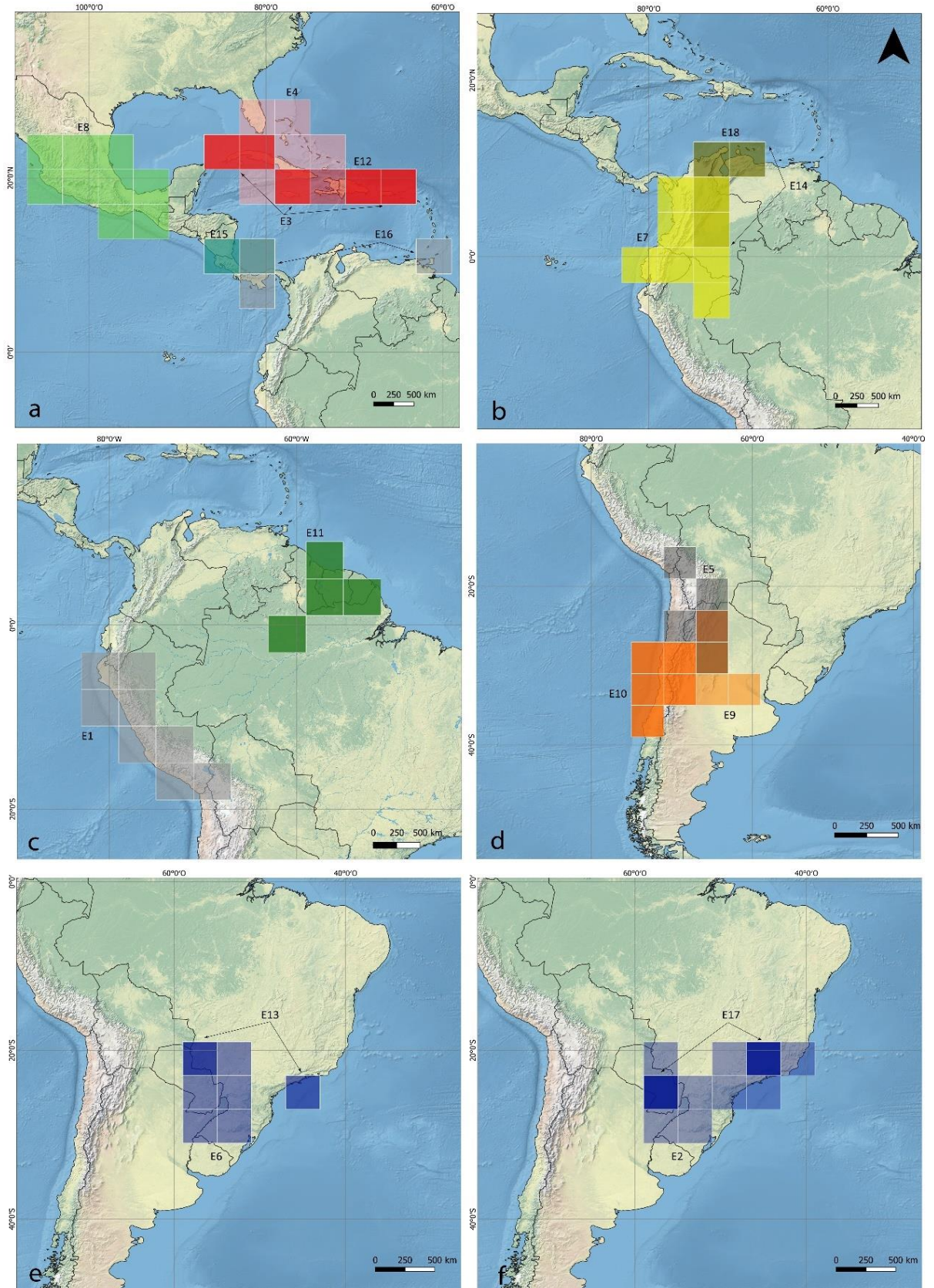
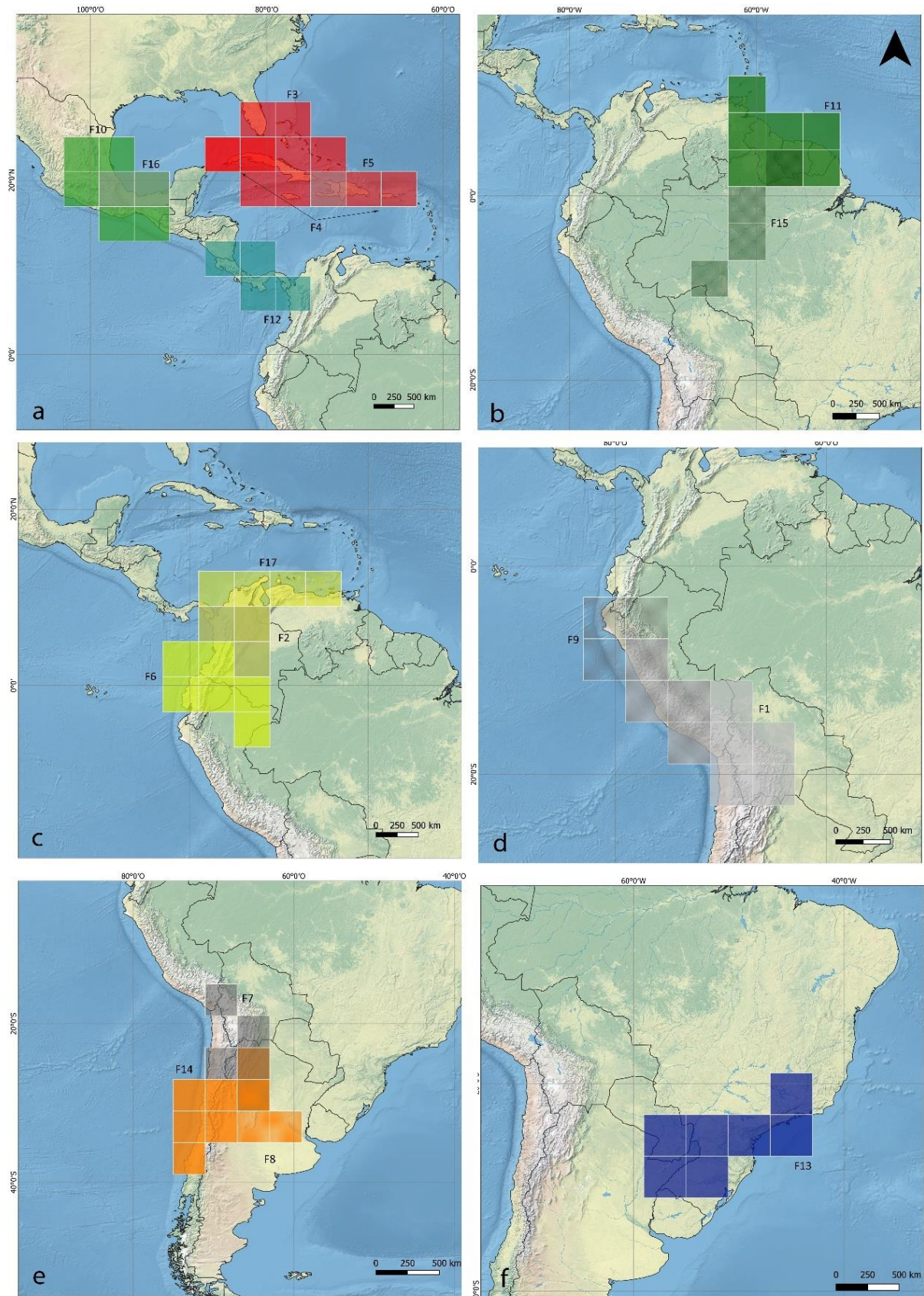


Figura 11. Áreas consenso obtidas a partir das áreas de endemismo (AoE) identificadas para os Eumeninae com distribuição na região Neotropical/Andina por meio de análise de endemidade e tamanho de células $4^\circ \times 4^\circ$ (r.fill: $x = 2.5 \mid y = 2.5$; r.ass: $x = 5 \mid y = 5$).



3.2 Principais componentes biogeográficos

Por meio da sobreposição das áreas consenso identificadas em diferentes escalas geográficas ($1^\circ \times 1^\circ$; $2^\circ \times 2^\circ$; $4^\circ \times 4^\circ$) e abordagens metodológicas (EA_2 e EA_1), foram estabelecidos nove grandes componentes biogeográficos generalizados para os Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina (Figs. 12, 13).

O estabelecimento de tais componentes permite uma discussão de padrões distribucionais mais gerais e a comparação com as regionalizações já propostas [(p. ex. Morrone (2014, 2015)]. Em casos de áreas consenso disjuntas, em que as células poderiam estar presentes em mais de um componente, a possível intersecção entre os componentes é indicada no texto.

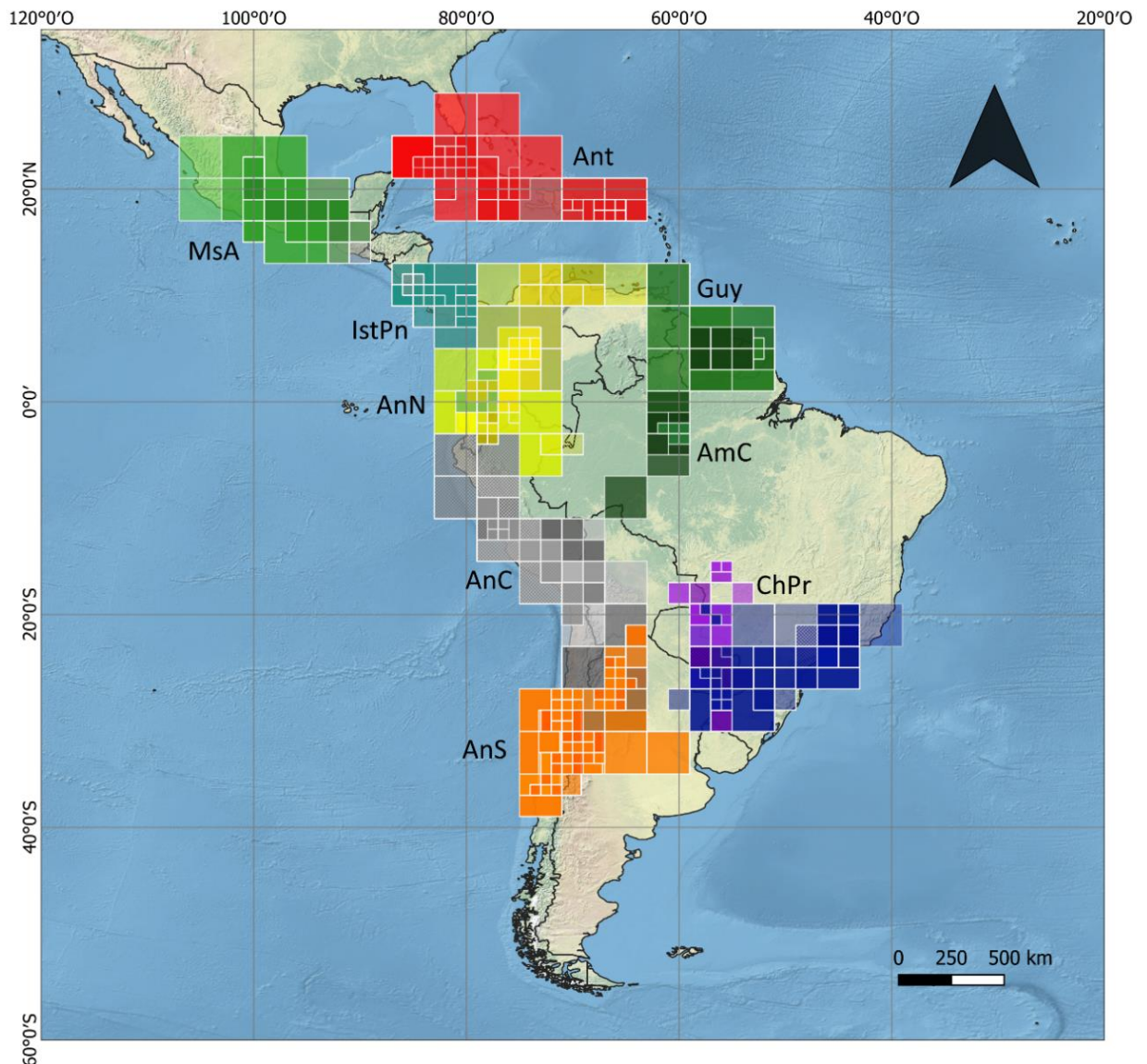
Com esses componentes buscou-se estabelecer padrões gerais da distribuição dos Eumeninae nas áreas de estudo avaliadas. Uma lista descrevendo brevemente cada um dos principais componentes biogeográficos generalizados encontra-se a seguir:

- (i) *Antilhas (Ant)*: compreende a maioria das ilhas caribenhas, englobando os territórios de grandes ilhas como Cuba, Haiti/República Dominicana, Jamaica. Também inclui pequenas ilhas banhadas pelo Oceano Atlântico e mais próximas da costa da Flórida (EUA). Ilhas pouco distantes do continente sul americano, como é o caso do arquipélago de Trinidad e Tobago, não estão incluídas neste componente (áreas consenso: A2; B7; B18; B10; B14; C21; C18; C12; D27; D24; D21; D25; E12; E3; E4; F4; F5; F3). Áreas consenso que estão incluídas neste componente foram encontradas em todas as escalas de análise.
- (ii) *Mesoamérica (MsA)*: inclui as regiões central e mais ao sul do México, com composição de fauna e flora tipicamente tropicais, e parte da zona de transição entre as regiões Neotropical e Neártica (áreas consenso: C16; D18; D3; E8; F10; F16). Componente delimitado a partir de áreas consenso identificadas somente em análises mais abrangentes ($2^\circ \times 2^\circ$ e $4^\circ \times 4^\circ$).
- (iii) *Istmo panamenho (IstPn)*: faixa estreita de terra ligando o continente sul americano a maior porção territorial da América Central continental, englobando áreas consenso com pequeno número de células e que se sobrepõem aos territórios do Panamá, Costa Rica e noroeste da Colômbia (áreas consenso: B12; B11; B8; C14; C19; D1; D19; D9; E15; F12). Inclui duas áreas consenso disjuntas, com células presentes em outros componentes: C1, com três células incluídas no componente *Andes Norte (AnN)*, e E16,

com uma célula relativamente distante associada ao componente das *Guianas (Guy)*, porém na mesma faixa latitudinal.

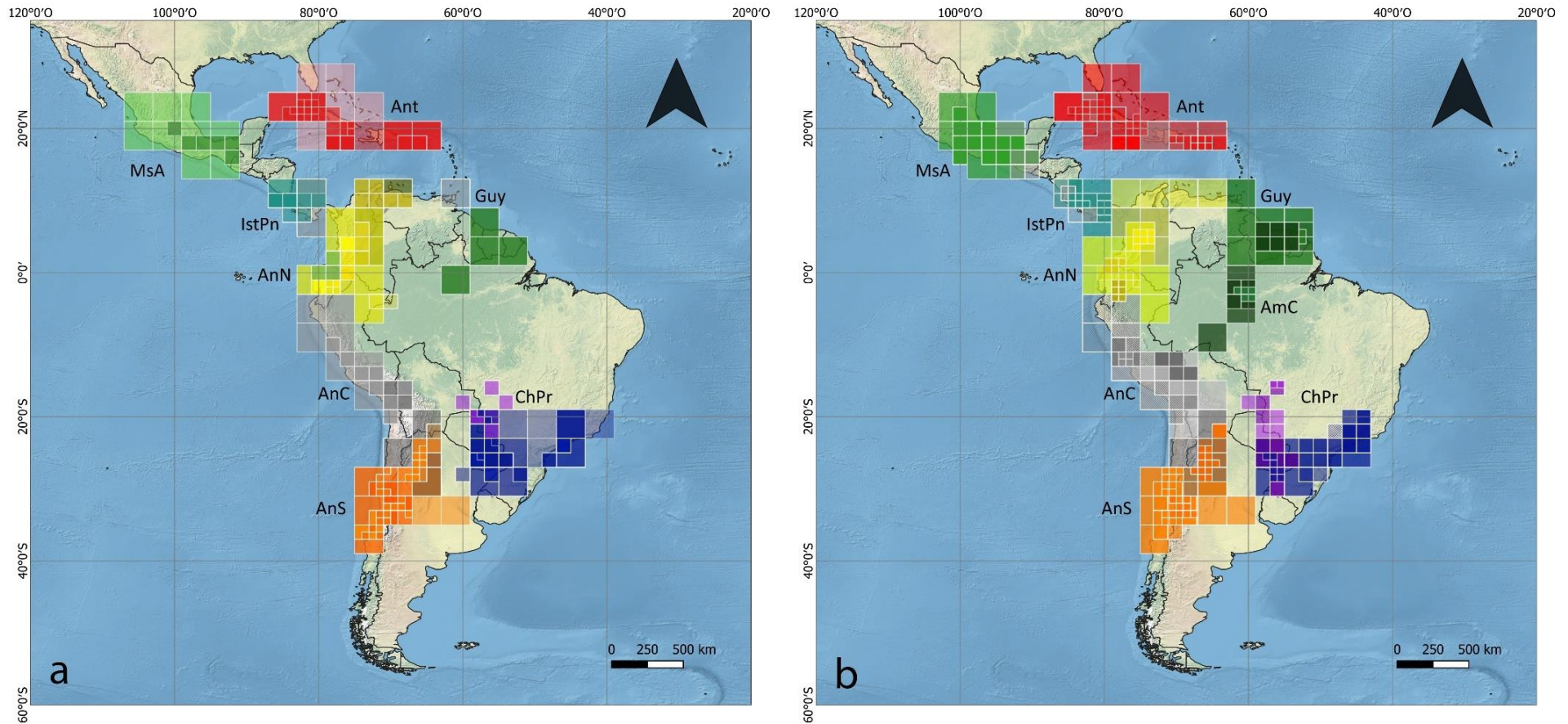
- (iv) *Guianas (Guy)*: inclui a região das Guianas (Guiana Francesa, Guiana, Suriname, porção mais a oeste da Venezuela e uma faixa do território brasileiro nos estados do Amapá, Amazonas e Pará) assim como pequenas ilhas na costa da América do Sul (áreas consenso: B19; D23; D13; E11; F11). Este componente inclui uma área disjunta (E16) associada também ao *IstPn* (ver o tópico *iii* acima). Existe certa sobreposição entre este componente e a *Amazônia Central (AmC)* (intersecção entre as áreas consenso F15 e F11), indicando que este componente pode estar reunido em um componente amazônico maior com *AmC*.
- (v) *Amazônia Central (AmC)*: inclui a região central da Floresta Amazônica, com a maioria das células em uma região próxima ao meridiano 60° W e pouco abaixo do Equador (áreas consenso: B9, D11, F15). É o único componente delimitado considerando apenas as análises EA₂. Inclui uma área consenso com uma célula na região central da Amazônia, mas com sobreposição com o componente *Guy*.
- (vi) *Andes norte (AnN)*, *central (AnC)* e *sul (AnS)*: esses três componentes ao longo da costa oeste e parte da costa noroeste da América do Sul acompanham a cordilheira dos Andes e formam um complexo recuperado nas diferentes escalas de análise (1° x 1°; 2° x 2°; 4° x 4°). O primeiro componente deste complexo [*Andes norte (AnN)*] inicia-se no norte do Peru e alcança o norte da Venezuela (áreas consenso: A4, B5, B2, B6, B16, C15, C8, C10, C20, D7, D26, E18, E7, E14, F17, F6, F2). O segundo componente [*Andes central (AnC)*], compreende a maior parte do território do Peru, a porção oeste da Bolívia e o norte do Chile (áreas consenso: B17, C2, D8, D17, D15, D16, E1, F1, F9). O terceiro componente [*Andes sul (AnS)*] (A1, A3, A6, A5, B3, B1, B13, C3, C5, C9, C17, D4, D5, D14, E9, E10, F8, F14) inclui a região central do Chile e parte do centro-oeste e noroeste argentino, chegando à fronteira com a Bolívia. A área consenso F7 representa uma intersecção entre os componentes *AnS* e *AnC*.
- (vii) *Região Chaco-Paranaense (ChPr)*: inclui partes do sudeste, centro-oeste e sul do Brasil assim como praticamente toda a área do Paraguai a leste do meridiano 60° O e pequenas porções da Argentina e Uruguai (áreas consenso: A7, A8, B15, B4, C11, C22, C13, C4, C7, D2, D20, D12, D6, D22, D10, E13, E6, E2, E17, F13). Diferentes análises retornaram uma possível disjunção desse componente em dois subcomponentes principais (sul/norte ou leste/oeste), mas a sobreposição das células de várias áreas consenso impediu uma generalização mais ampla.

Figura 12. Componentes biogeográficos generalizados* identificados para os Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina por meio da sobreposição das áreas consenso recuperadas a partir de diferentes escalas geográficas ($1^{\circ} \times 1^{\circ}$, $2^{\circ} \times 2^{\circ}$, $3^{\circ} \times 3^{\circ}$) e procedimentos metodológicos.



*Componentes biogeográficos principais definidos a partir da sobreposição de áreas consenso: Ant (Antilhas); MsA (Mesoamérica); IstPn (Istmo Panamenho); AnN (Andes Norte); AnC (Andes Central); AnS (Andes Sul); Guy (Guianas); AmC (Amazônia Central); ChPr (região Chaco-paranaense).

Figura 13. Componentes biogeográficos generalizados* identificados para os Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina por meio da sobreposição das áreas consenso recuperadas a partir de diferentes escalas geográficas ($1^\circ \times 1^\circ$, $2^\circ \times 2^\circ$, $3^\circ \times 3^\circ$): **a.** análises sem suposições explícitas de ocorrência das espécies; **b.** análises com suposições explícitas de ocorrência das espécies.



*Componentes biogeográficos principais definidos a partir da sobreposição de áreas consenso: Ant (Antilhas); MsA (Mesoamérica); IstPn (istmo panamenho); AnN (Andes Norte); AnC (Andes Central); AnS (Andes sul); Guy (Guianas); AmC (Amazônia Central); ChPr (região Chaco-paranaense).

4 Discussão

4.1 Escalas espaciais e extrapolação de ocorrências

A importância do uso de diferentes tamanhos de células em análises de endemismo reflete o reconhecimento da influência de escalas espaciais distintas no estabelecimento de AoE baseando-se em ocorrências de espécies (Aagesen et al., 2013; Daru et al., 2020). Diferentes escalas geográficas apresentam diferentes padrões de endemismo (Daru et al., 2020; Szumik et al., 2002; Szumik & Goloboff, 2004), resultando na obtenção de AoE diferentes dependendo da dimensão das células utilizadas (p ex. Casagrande et al., 2009; Ferrari et al., 2010; Gómez e Escalante, 2019; Silva & Vaz-de-Melo, 2020). Por meio do uso de três tamanhos de células distintos ($1^\circ \times 1^\circ$; $2^\circ \times 2^\circ$; $4^\circ \times 4^\circ$), novas AoE foram identificadas a medida que se ampliava a escala de análise (Fig. 13). Além disso, determinadas áreas só foram recuperadas para uma dada escala geográfica e não em outras (por exemplo, a área consenso B15; Fig. 2).

Áreas consenso mais extensas, com um maior número de células agrupadas/número de espécies endêmicas e AoE com índices de endemidade mais elevados, foram recuperadas nas análises considerando tamanho das células de $4^\circ \times 4^\circ$ e $2^\circ \times 2^\circ$ quando comparadas as análises utilizando tamanho de células de $1^\circ \times 1^\circ$. A área E2 ($EA_{1[4^\circ \times 4^\circ]}$), por exemplo, apresenta 30 espécies endêmicas e índice de endemidade de área máximo de 14.6837, enquanto a área A1 possui apenas quatro espécies endêmicas e índice de endemidade de área máximo de 2.8750 ($EA_{2[1^\circ \times 1^\circ]}$) (Figs. 2 e 10).

Para análise de endemidade, é esperado que o uso de um tamanho maior para as células leve ao reconhecimento de AoE que são mais extensas e que possuam um maior número de espécies endêmicas em decorrência da maior possibilidade de co-ocorrências (Szumik et al., 2002). Já o uso de um tamanho menor para as células acarreta a identificação de áreas descontínuas, pequenas e com número reduzido de espécies endêmicas (Szumik et al., 2002). Esse padrão foi recuperado para as AoE identificadas nas diferentes escalas geográficas utilizadas no presente estudo e é congruente com o já demonstrado em outros trabalhos (p. ex. Alvares et al, 2022; Hoffmeister & Ferrari, 2016; Ferrari et al., 2022).

Existe um risco em se utilizar extrapolações de ocorrências, principalmente, quando não se possui muitas informações sobre a distribuição potencial das espécies (Santiago-Alvarado et al., 2022). Em determinados trabalhos, as suposições de ocorrência são utilizadas (p. ex.

Casagrande et al., 2009; Ferrari et al., 2022; Hoffmeister & Ferrari 2016; Silva & Vaz-de-Melo, 2020), enquanto em outros opta-se pelo seu não uso (p. ex. Ferrari et al., 2010). No presente estudo, o uso das duas análises de modo comparativo (EA_1 x EA_2) permitiu identificar quais padrões biogeográficos eram congruentes entre as análises e quais retornavam resultados derivados de extrapolações de ocorrências. O uso de suposições de ocorrência facilitou a identificação das AoE para níveis espaciais menos abrangentes (1° x 1° ; 2° x 2°), mas teve pequeno efeito em uma escala espacial mais ampla (4° x 4°).

O uso de suposições de ocorrência pode auxiliar na resolução problemas associados a pontos de ocorrência espacialmente esparsos em regiões subamostradas (Szumik et al., 2002; Szumik & Goloboff, 2004; Aagesen et al., 2009; Casagrande et al., 2009). Enquadram-se nessa condição os registros de ocorrência dos Eumeninae para as regiões Centro-Oeste, Norte e Nordeste do Brasil – especialmente ao longo da grande diagonal seca da América do Sul. Os pontos de ocorrência nessas áreas são espaçados e pouco abundantes (Fig. 1b). Desse modo, o uso de raios que estabelecem ocorrências assumidas pode ser uma alternativa para contornar a deficiência amostral e garantir uma melhor identificação das possíveis AoE.

Mesmo com o uso de suposições de ocorrência, destaca-se a ausência de áreas consenso para a região central e nordeste da América do Sul, englobando uma grande parte do território brasileiro. O não reconhecimento de AoE nessa área extensa pode estar relacionada ao déficit de amostragem já identificado para outros grupos e associado aos vieses de coleta em áreas urbanas e vias de acesso, como estradas e cursos de água (Oliveira et al., 2016). Além disso, muitas espécies de Eumeninae que ocorrem nessa região apresentarem apenas um registro de ocorrência: a própria localidade-tipo (cerca de 15% das espécies incluídas nas análises são conhecidas apenas pelo local em que foram coletadas pela primeira vez).

Alternativamente, essa ausência pode ser explicada por preferências ecológicas/limitações fisiológicas dos próprios Eumeninae ou/e pela trajetória evolutiva de Vespidae nas regiões Neotropical/Andina. Historicamente, gêneros de eumeníneos são registrados ao longo de um suposto “anel” em torno da Amazônia ou ainda associados a cordilheira dos Andes (Willink, 1988). Esse padrão distribucional pode estar associado a uma preferência ecológica/limitação fisiológica dos vespídeos solitários eumeníneos, impedindo sua dispersão e ocupação das áreas mais centrais e ao nordeste do continente. Em estudos futuros, essa hipótese pode ser testada por meio de análises de modelagem de nicho ecológico e adequabilidade de habitats.

Outra possível razão, tem relação com um grupo distinto de vespídeos que ocorre nas regiões Neotropical/Andina: os Polistinae (Somavilla et al., 2021). Ao contrário dos Eumeninae, as vespas Polistinae são organismos eusociais, reconhecidamente habilidosos competitivamente devido as vantagens conferidas pela organização eussocial (Noll et al., 2021). Entre os Polistinae, há um grupo exclusivamente Neotropical: os Epiponini (comumente chamados de “marimbondos”: Menezes et al., 2022; Noll et al., 2021; Somavilla et al., 2021). Eumeninae é um grupo com origem mais antiga que Polistinae (Perrard et al., 2017) e é provável que quando os Epiponini se diversificaram nos neotrópicos, os Eumeninae, já presentes no continente sul americano, tiveram sua distribuição restringida a áreas mais periféricas do continente (AnN/AnC/AnS), ilhas (Ant) e mais próximas da região Neártica (MsA).

Portanto, é provável que os padrões biogeográficos gerais encontrados para os Eumeninae tenham relação com o surgimento dos Epiponini nos neotrópicos, uma linhagem mais recente e potencialmente mais habilidosa competitivamente (devido a eussocialidade). Essa hipótese é um cenário que coincide com os padrões biogeográficos gerais encontrados: os componentes biogeográficos principais para Eumeninae (excetuando-se o ChPn e AmC) estão espacialmente localizados em a áreas mais próximas da região Neártica, nas ilhas do Caribe e ao longo da cordilheira dos Andes (hipótese já parcialmente esboçada por Willink, 1988, considerando os gêneros *Montezumia* e *Monobia*).

Infelizmente, não existe ainda uma proposição formal que relacione os padrões biogeográficos de várias linhagens neotropicais e andinas de Vespidae, com tempos de divergência estabelecidos e possíveis eventos geográficos que determinaram a distribuição atual dos táxons na América do Sul de modo abrangente (mesmo que avanços significativos já tenham sido realizados para a história biogeográfica dos Epiponini – ver Menezes et al., 2020 e Noll et al., 2021). Portanto, a hipótese levantada acima carece de um suporte filogenético, que englobe uma grande amostragem de vespídeos solitários e sociais; e de informações geográficas mais abrangentes para os Polistinae.

4.2 Padrões generalizados e congruência

Para os Eumeninae, este é o primeiro trabalho a buscar por uma abordagem biogeográfica analítica e com critérios explícitos para identificar padrões gerais de distribuição geográfica. Willink (1988) utilizou de espécies de Eumeninae para proposição de grandes regiões biogeográficas para a América do Sul, mas não o fez baseando-se em uma análise explícita de

registros de ocorrência. Para vespídeos sociais neotropicais existem proposições de padrões biogeográficos focados para determinados gêneros, incluindo abordagens em Biogeografia Histórica (ver Somavilla et al., 2021 e Carvalho et al., 2015 para revisões recentes). Entretanto, análises em larga escala discutindo a biogeografia dos vespídeos em um contexto que integre os registros de ocorrência explicitamente ainda são inexistentes para as regiões Neotropical/Andina. Tais estudos envolvendo a análise comparativa entre os padrões de distribuição de vespídeos sociais e solitários são uma perspectiva interessante para entendermos a história evolutiva destes táxons.

Hermes et al. (2014) propõem a existência de um clado exclusivamente Neotropical de Eumeninae (*Clade 4* em Hermes et al. 2014, p. 471). Não foram recuperadas áreas consenso compostas exclusivamente por espécies incluídas neste clado. Em sua maioria, as áreas consenso recuperadas incluem espécies que estão em clados distintos na filogenia apresentada por Hermes et al. (2014). Isso indica que padrões biogeográficos congruentes foram recuperados não apenas porque há espécies dentro de um mesmo grupo monofilético (que compartilha a mesma área ancestral), mas por estarem submetidos a possíveis explicações históricas em comum (eventos vicariantes) (Morrone, 2009). Áreas de endemismo recuperadas com espécies com origem evolutiva distintas são um indicativo de padrões generalizados resultantes de eventos históricos (Morrone, 2009).

A análise de endemidade é sensível a ausência de dados associada a registros de ocorrência faltantes nas áreas examinadas (Casagrande et al., 2009). Outros padrões biogeográficos para os Eumeninae podem existir em áreas subamostradas, o que justificaria um maior esforço amostral e a investigação por registros de ocorrência não incluídos no presente estudo. É relevante, portanto, reforçar a importância de estudos que visem amostrar a fauna de Eumeninae em áreas ainda não exploradas (p. ex. Barbosa et al., 2022). Além disso, revisões mais amplas que compilem os dados derivados de etiquetas presentes em espécimes depositados em coleções de museus de história natural em diferentes países das Américas do Central/do Sul e México são necessárias, com padronização e publicidade dos dados (por exemplo utilizando o sistema Darwin Core: <https://dwc.tdwg.org/>).

O componente identificado como Antilhano (Ant) recuperado por meio da sobreposição das áreas consenso obtidas em diferentes escalas geográficas apresenta correspondência com a subregião Antilhana proposta por Morrone (2014) e com a região Caribenha proposta Amorim e Silva (2002) (Fig. 15a). Esse componente não foi identificado em outros estudos que

investigaram os padrões distribucionais de insetos nas regiões Neotropical/Andina por meio de análise de endemicidade (p. ex. Ferrari et al., 2010; Klassa & Santos, 2015).

A recuperação de áreas consenso em um componente Antilhano, em diferentes escalas geográficas para os Eumeninae, nas duas abordagens de análise utilizadas, indica que a subregião Antilhana pode ser considerada um importante centro de endemismo para o grupo. A espécie *Zeta confusum* (Bequaert & Salt), por exemplo, foi encontrada como endêmica em AoE presentes nesse componente em todas as análises realizadas (Tabela 4), indicando que existe um padrão biogeográfico consistente relacionado a endemismo nessa região para os Eumeninae.

A Zona de Transição Mexicana trata-se de um componente complexo que inclui elementos neotropicais e neárticos, conectando esses dois grandes reinos biogeográficos (Morrone, 2020; 2017). Nas análises com tamanho de células $2^\circ \times 2^\circ$ e $4^\circ \times 4^\circ$ um componente Mesoamericano (MsA) foi identificado, correspondendo parcialmente a Zona de Transição Mexicana (Fig. 15a), mas com certa sobreposição também ao domínio Mesoamericano (Morrone et al., 2017) (Fig. 15a).

O gênero *Stenodynerus* de Saussure apresenta a maior quantidade de espécies endêmicas em áreas consenso que constituem o componente MsA (Tabela 4). Este gênero cosmopolita também possui espécies com distribuição Neártica, mas é particularmente ausente nas regiões mais tropicais da América do Sul (Carpenter, 1986). O padrão de distribuição e o endemismo de *Stenodynerus* concentrado no componente MsA pode fornecer pistas sobre a restrição distribucional de alguns gêneros de Eumeninae potencialmente mais antigos, com distribuição cosmopolita e mais concentrados próximos a região Neártica nas regiões Neotropical/Andina, em comparação com aqueles potencialmente mais recentes, com uma distribuição associada a ocupação das regiões Neotropical/Andina (possível clado Neotropical em Hermes et al., 2014).

Um componente biogeográfico foi identificado na região do istmo do Panamá (IstPn). O componente IstPn foi recuperado pela sobreposição de poucas áreas consenso agrupadas, porém sua identificação ocorreu para os três tamanhos de células utilizados. Este componente encontra-se disjunto do componente da Zona de Transição Mexicana/Mesoamérica (ao contrário de Klassa e Santos, 2015). Aparentemente está mais relacionado com parte das células das áreas consenso que constituem o componente identificado ao norte dos Andes e a região litorânea ao longo da costa Atlântica do norte da América do Sul (C1 e E16 que constituem esse

componente são áreas consenso disjuntas). Por essa razão, o componente IstPn foi sobreposto ao Domínio Pacífico (Morrone et al., 2014, 2017).

Os gêneros *Pararhaphidoglossa* Schulthess e *Omicron* Saussure são representados com espécies endêmicas no IstPn. Tratam-se de gêneros com a maioria dos registros de ocorrência relacionados a coletas em áreas florestadas (especialmente devido aos esforços de M. Cooper) (Giordani Soika, 1978). Uma possível relação entre a região ístmica do Panamá (tropical) e a Floresta Amazônica (também tropical) pode ser sugerida devido ao fato de algumas espécies endêmicas serem compartilhadas em uma área disjunta nessas duas regiões. Espécies de *Pararhaphidoglossa* como *P. chibchasa* e *P. chocoana* poderiam ser utilizadas para testar um possível modelo de conexão entre as florestas da América Central e a Floresta Amazônica.

Ao longo da costa oeste da América do Sul, praticamente acompanhando a cordilheira dos Andes, foram identificados três componentes: Andes Norte (AnN), Central (AnC) e Sul (AnS) (Fig. 14b). Estes componentes, em conjunto, apresentam certa correspondência com a Zona de Transição Sul-Americana (Morrone, 2014; 2017). As áreas recuperadas mais ao sul do componente AnS sobrepõem-se parcialmente a subregião Chilena Central da região Andina (Morrone, 2015; 2018), mas um componente totalmente incluído na região Andina não foi identificado. O componente AnN apresenta certa correspondência com as áreas generalizadas para o norte e noroeste da América do Sul propostas por Gómez e Escalante (2019) e este componente também apresenta células sobrepostas ao Domínio Pacífico (Morrone, 2014, 2017).

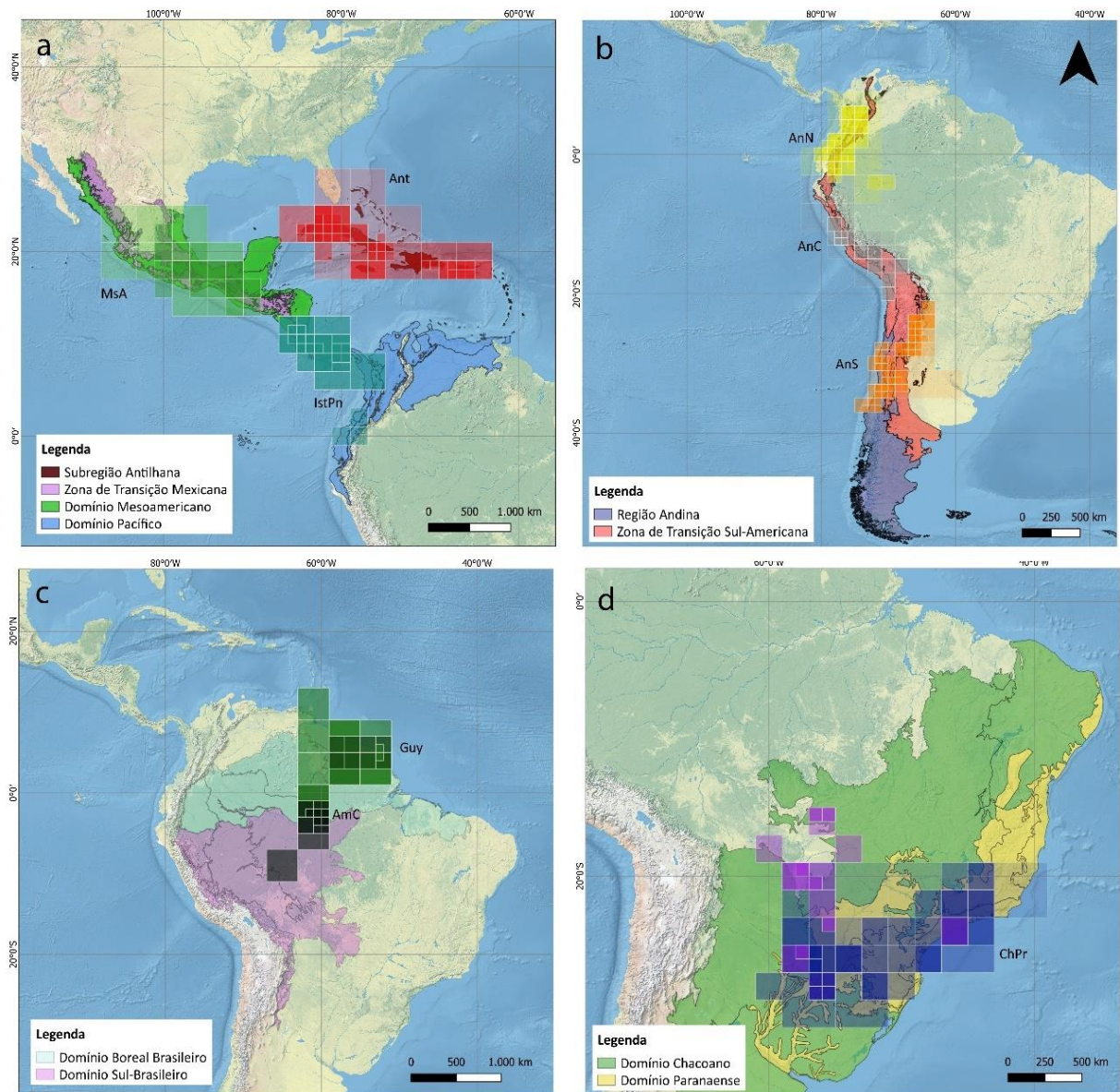
Hypodynerus é um gênero com várias espécies endêmicas nas áreas consenso que constituem os componentes associados a cordilheira dos Andes. Sua distribuição já foi ligada a cadeia de montanhas, como já discutida por Willink (1988). Nenhum estudo mais aprofundado sobre o gênero foi realizado ainda para indicar se existe uma possível estruturação das espécies ao longo da cordilheira e, ainda, porque algumas espécies são encontradas mais associadas aos habitats da região Chaco-Paranaense (Garcete-Barrett & Hermes, 2013).

A subdivisão da Floresta Amazônica em mais de um componente biogeográfico é proposta por vários autores (incluindo Amorim & Silva, 2022; baseando-se na distribuição de primatas e dípteros). Foram encontrados dois componentes com uma maior quantidade de células incluídas na Floresta Amazônica: o componente das Guianas (Guy) e o componente da Amazônia Central (AmC) (Fig. 14c). Os dois componentes identificados estão parcialmente incluídos nos

domínios Boreal e Sul Brasileiros, mas são bastante restritos em área de extensão comparada a área definida para estes domínios por Morrone et al. (2014, 2017). Devido ao fato desses dois componentes terem sido identificados de modo inconsistente entre as análises, é provável que mais dados sejam necessários para realmente solucionar como estão distribuídos os eumeníneos na Amazônia.

O componente identificado como Chaco-Paranaense (ChPr) inclui áreas dos domínios do Chaco e do Paraná, dentro da regionalização de Morrone (2014, 2017) (Fig. 14d). Ao contrário de outros estudos (p. ex. Amorim e Silva, 2002; Ferrari et al., 2010) não foi possível identificar um componente isolado para a Floresta Atlântica (província Atlântica em Morrone (2014, 2017) e Floresta Atlântica em Amorim e Silva (2022), mesmo que a maior parte das células de áreas consenso deste componente estejam sobrepostas ao domínio Paranaense (Fig. 14d). É interessante observar, entretanto, o compartilhamento de espécies endêmicas entre as regiões do Chaco e da Floresta Atlântica sul. No próximo capítulo desta tese, é apresentada uma espécie de Floresta Atlântica (*Pachymenes ater*) cuja distribuição potencial, estimada por meio de modelagem de nicho ecológico, estende-se até o Chaco argentino-paraguaio. Isso demonstra que existe uma potencialidade de dispersão de espécies de Eumeninae dos ambientes florestados na costa brasileira (Floresta Atlântica) para áreas mais abertas no centro-oeste do continente (Chaco).

Figura 14. Sobreposição dos componentes biogeográficos generalizados identificados para os Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina e componentes especificados por Morrone et al. (2022).



Legenda. Ant: Antilhas; MsA: Mesoamérica; IstPn: Istmo panamenho; AnN: Andes Norte; AnC: Andes Central; AnS: Andes Sul; Guy: Guianas; AmC: Amazônia Central; ChPr: componente Chaco-Paranaense.

5 Considerações finais

Nos últimos anos, estudos sobre a taxonomia, filogenia e ecologia dos Eumeninae focados nas regiões Neotropical/Andina estão crescendo em uma taxa acelerada. Todavia, investigações sobre os padrões distribucionais deste grupo de vespas ainda são incipientes. Por meio dessa contribuição, foi apresentado um primeiro esquema generalizado sobre os padrões distribucionais dos Eumeninae nas regiões Neotropical e Andina utilizando como método a análise de endemidade.

Estudos futuros podem focar no estabelecimento dos tempos de divergência das principais linhagens de Eumeninae neotropicais e andinos, de modo que os padrões biogeográficos encontrados possam ser correlacionados e confrontados com eventos geológicos ou climáticos pretéritos que influenciaram a distribuição desses vespídeos.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa durante a realização do doutorado de W. D. Ferreira (processo 141168/2018-8). À G. P. Ancajima-Alcalde e W. J. Ferreira que contribuíram significativamente na conferência *manual* de cada um dos 14391 registros de ocorrência compilados para construção do banco de dados dos Eumeninae neotropicais e andinos.

Referências bibliográficas

- Amorim DS, Silva VC (2002) How far advanced was Diptera evolution in the Pangaea? *Annales de la Société Entomologique de France* 38, 177–200.
- Anderson S (1994) Area and Endemism. *The Quarterly Review of Biology* 69 (4): 451–471.
- Andrade-Díaz MS, Hibbard TN, Díaz-Gómez JM (2017) Identifying Endemism Areas: An Example Using Neotropical Lizards. *South American Journal of Herpetology* 12(1): 61–75. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-16-00038.1>
- Bank S, Sann M, Mayer C, Meusemann K, Donath A, Podsiadlowski L, Kozlov A, Petersen M, Krogmann L, Meier R, Rosa P, Schmitt T, Wurdack M, Liu S, Zhou X, Misof B, Peters, RS, Niehuis O (2017) Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 116: 213–226. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.08.020>
- Brock RE, Cini A, Sumner S (2021) Ecosystem services provided by aculeate wasps. *Biological Reviews* 96: 1645–1675. <https://doi.org/10.1111/brv.12719>
- Cabrera AL, Willink A (1980) Biogeografía de América Latina. Segunda edición. Monografía 13, serie biología. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Organización de los Estados Americanos. 122 pp. + 1 map.
- Carpenter JM, Brown GR (2021) Catalogue of the Australian Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). *Zootaxa* 4919 (1): 1–68. <https://doi:10.11646/zootaxa.4919.1.1>
- Carpenter JM (1986) A Synonymic Generic Checklist of the Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 93: 61–90. <https://doi.org/10.1155/1986/12489>
- Carvalho AF, Menezes RST, Somavilla A, Costa MA, Del Lama MA (2015) Polistinae biogeography in the Neotropics: history and prospects. *Journal of Hymenoptera Research* 42: 93–105. <https://doi.org/10.3897/JHR.42.8754>
- Casagrande MD, Taher L, Szumik CA (2012) Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics* 28: 645–654. <https://10.1111/j.1096-0031.2012.00410.x>
- Casagrande DD, de Grosso DML (2013) Areas of Endemism: Methodological and Applied Biogeographic Contributions from South America. In: Silva-Opps, M. (ed.). *Current Progress in Biological Research*, IntechOpen, London. <https://doi.org/10.5772/55482>
- Cracraft J (1985) Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49–84. <https://doi.org/10.2307/40168278>
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P (2003). *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Daru BH, Farooq H, Antonelli A, Faurby S (2020) Endemism patterns are scale dependent. *Nature Communications* 11: 2115. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15921-6>
- Gómez JDM, Escalante T (2019) Areas of endemism of the Neotropical species of Capparaceae. *Biological Journal of the Linnean Society* 126 (3): 507–520.

<https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly186>

Diniz-Filho JAF, De Marco Jr. P, Hawkins BA (2010) Defying the curse of ignorance: perspective in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity* 3, 172–179. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00091.x>

Barbosa LD, Jacques G, Souza MM, Teófilo-Guedes G, Hermes MG (2022). Diversity of solitary wasps (Vespidae, Eumeninae) in Deciduous Seasonal Forest in the state of Minas Gerais, Brazil. *Acta Biológica Catarinense* 9: 45–53. <https://doi.org/10.21726/abc.v9i3.1694>

Estrada-Marquez AS, Morrone JJ, Villa-Señor JL (2021) Areas of endemism of two biogeographic provinces in central Mexico based on their endemic Asteraceae: a conservation proposal. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 92: e923470. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3470>

Fabricius JC (1804) *Systema Piezatorum secundum ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. Brunswick: C. Reichard, xiv + 15–439 + 30 pp.

Fattorini S (2017). Endemism in historical biogeography and conservation biology: concepts and implications. *Biogeographia – The Journal of Integrative Biogeography*: 32. <http://dx.doi.org/10.21426/B632136433>

Ferrari A, Alvares DJ, Buratto PM, Barão KR (2022) Distribution patterns of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) in the Americas: an analysis based on networks and endemism. *Cladistics*, 38: 563–581. <https://doi.org/10.1111/cla.12500>

Ferrari A, Paladini A, Schwertner CF, Grazia J (2010) Endemism analysis of Neotropical Pentatomidae (Hemiptera, Heteroptera). *Iheringia* 100: 449–462. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000400018>

Garcete-Barrett B, Hermes M (2013) The species of the genus *Hypodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) occurring in Brazil. *ZooKeys* 296: 25–33. <https://doi.org/10.3897/zookeys.296.4794>

Garraffoni AR, Moura FR, Lourenço AP (2017) Areas of endemism in the Atlantic Forest: quantitative biogeography insights from orchid bees (Apidae: Euglossini). *Apidologie* 48, 513–522. <https://doi.org/10.1007/s13592-017-0494-6>

Giordani Soika A (1978) Revisione degli Eumenidi neotropicali appartenenti ai generi *Eumenes* Latr., *Omicron* Sauss., *Pararhaphidoglossa* Schulth. ed affini. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 29: 1–420.

Goldblatt P, Manning JC (2012) Notes on *Moraea* subg. *Visciramosa* (Iridoidea), including the new species *Moraea saldanhensis* from the Atlantic coast of South Africa, recognition of *M. inconspicua* subsp. *namaquensis*, and pollination biology in *M. rivulicola*. *Bothalia - African Biodiversity and Conservation* 42: 210–215.

Goloboff P (2022) NDM/VNDM. Programs for identification of areas of endemism. Disponível em: <https://www.lillo.org.ar/phylogeny/endemism/> (acesso em 25/10/2022)

Gomes-da-Silva J, Forzza RC (2021) Two centuries of distribution data: detection of areas of endemism for the Brazilian angiosperms. *Cladistics* 37: 442–458. <https://doi.org/10.1111/cla.12445>

- Hermes MG, Melo GAR, Carpenter JM (2014) The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. *Cladistics* 30, 453–484. <https://doi.org/10.1111/cla.12059>
- Hines HM, Hunt JH, O'Connor TK, Gillespie JJ, Cameron SA (2007) Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)* 104: 3295–3299. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610140104>
- Höffmeister CH, Ferrari A. (2016) Areas of endemism of arthropods in the Atlantic Forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemicity analysis. *Biological Journal of Linnean Society* 119: 126–144. <https://doi.org/10.1111/bij.12802>
- Klassa B, Santos CM (2015) Areas of endemism in the Neotropical region based on the geographical distribution of Tabanomorpha (Diptera: Brachycera). *Zootaxa* 4058: 519–534. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4058.4.4>
- Piekarski PK, Carpenter JM, Lemmon AR, Lemmon, EM, Sharanowski BJ (2018) Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution in Wasps (Vespidae). *Molecular Biology and Evolution* 35: 1–13. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy124>
- Prado JR, Brennand PGG, Godoy LP, Libardi GS, Abreu-Júnior EF, Roth PRO, Chiquito EA, Percequillo AR (2014) Species richness and areas of endemism of Oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) in South America: an NDM/VNDM approach. *Journal of Biogeography* 42: 540–551. <https://doi.org/10.1111/jbi.12424>
- Hijmans RJ, Guarino L, Cruz M, Rojas E. (2001) Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA-GIS. *Plant Genetic Resources Newsletter* 127: 15–19.
- House A, Ring JG, Shaw PP (2020) Inventive nesting behavior in the keyhole wasp *Pachodynerus nasidens* Latreille (Hymenoptera: Vespidae) in Australia, and the risk to aviation safety. *PLoS ONE*: e0242063. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242063>
- Jennings DT, Houseweart MW (1984) Predation by Eumenid Wasps (Hymenoptera: Eumenidae) on Spruce Budworm (Lepidoptera: Tortricidae) and Other Lepidopterous Larvae in Spruce-Fir Forests of Maine. *Annals of the Entomological Society of America* 49: 39–45. <https://doi.org/10.1093/aesa/77.1.39>
- Luo L, Carpenter JM, Chen B, Li T (2022) First Comprehensive Analysis of Both Mitochondrial Characteristics and Mitogenome-Based Phylogenetics in the Subfamily Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). *Insects* 13(6): 529. <https://10.3390/insects13060529>
- Löwenberg-Neto P (2014) Neotropical region: A shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. *Zootaxa* 3802 (2): 300. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3802.2.12>
- Löwenberg-Neto P. (2015) Andean region: a shapefile of Morrone's (2015) biogeographical regionalisation. *Zootaxa*: 3985 (4): 600. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3985.4.9>
- Menezes RST, Lloyd MW, Brady SG (2020) Phylogenomics indicates Amazonia as the major source of Neotropical swarm-founding social wasp Diversity. *Proceedings of the Royal Society B*: 28720200480–20200480. <http://doi.org/10.1098/rspb.2020.0480>

Mittermeier RA, Gil PR, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, da Fonseca GAB (2004) Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Morales-Guerrero A, Miranda TP, Marques AC (2017) Comparison between Parsimony Analysis of Endemicity (PAE), Endemicity Analysis (EA), and an alternative coding of Three-Distribution Statements based on hypothetical distributions. *Systematics and Biodiversity* 15 (5): 391–398. <http://doi.org/10.1080/14772000.2016.1257519>

Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G, Carmona A, Arana M, Mercado-Gómez JD (2022) Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94: e20211167. <http://doi.org/10.1590/0001-376520220211167.4>

Morrone JJ (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>

Morrone JJ (2015) Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa* 3936: 207–236. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3936.2.3>

Morrone JJ (2017) *Neotropical biogeography: Regionalization and evolution*. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, 282 p.

Morrone JJ (2018) *Evolutionary biogeography of the Andean region*. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, 250 p.

Morrone JJ, Crisci JV (1995) Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 373–401. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.26.110195.002105>

Morrone JJ (2009) *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York.

Morrone JJ (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438–441. <https://doi.org/10.2307/2413679>

Noll FB, da Silva M, Soleman RA, Lopes RB, Grandinete YC, Almeida EAB, Wenzel JW, Carpenter JM (2021), Marimbondos: systematics, biogeography, and evolution of social behaviour of neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Cladistics* 37: 423–441. <https://doi.org/10.1111/cla.12446>

Somavilla A, Carvalho AF, Menezes RST (2021) Biogeographical Hypotheses for the Neotropical Social Wasps. *In.*: Prezoto F, Nascimento FS, Barbosa BC, Somavilla A (eds) *Neotropical Social Wasps*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-53510-0_13

Oliveira LA, Inez TG, Ferreira WD, Hermes MG (2019) A phylogenetic investigation of the Neotropical genus *Alphamenes* van der Vecht, 1977 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Revista Brasileira de Entomologia* 63 (1): 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2018.11.006>

Oliveira U, Paglia AP, Brescovit AD, de Carvalho CJB, Silva DP, Rezende DT, Leite FSF, Batista JAN, Barbosa JPPP, Stehmann JR, Ascher JS, de Vasconcelos MF, De Marco P, Löwenberg-Neto P, Dias PG, Ferro VG, Santos AJ (2016) The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. *Diversity and Distributions* 22: 1232–1244. <https://doi.org/10.1111/ddi.12489>

- Sumner, S. (2022) *Endless Forms: The Secret World of Wasps*. HarperCollins UK: London, UK. 387 p.
- Parenti LR, Ebach MC (2009) Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Perrard A, Grimaldi D, Carpenter JM (2017) Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. *Systematic Entomology* 42: 379–386. <https://doi.org/10.1111/syen.12222>
- Pereira MCS de A, Hermes MG, Bernardi LF de O. (2019) An overview of the mite fauna (Acari) associated with eumenine wasps (Hymenoptera: Vespidae) found in Brazilian collections. *Journal of Natural History* 52 (47–48): 3017–3038. <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1568602>
- Platnick NI (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4: xi–xii.
- QGIS Development Team (2022) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.org>
- Santos CM, Fuhlendorf M. (2019) GeX: an automated tool for generating XYD files for analysis of endemism using VNDM. *Cladistics* 35: 125–129. <https://doi.org/10.1111/cla.12236>
- Santiago-Alvarado M, Luna-Vega I, Rivas G, Espinosa D (2022) Effect of cell size and thresholds in NDM/NVDM methods on recognizing areas of endemism. *Zootaxa* 5134 (1): 9. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5134.1.1>
- Silva JL, Vaz-de-Mello FZ (2020) Areas of endemism in the Brazilian Atlantic Forest based on the distribution of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Iheringia – série Zoologia* 110: e2020003. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2020003>
- Szumik CA, Goloboff PA (2004) Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53: 968–977. <https://doi.org/10.1080/10635150490888859>
- Szumik CA, Cuezco F, Goloboff PA, Chalup AE (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51: 806–816. <https://doi.org/10.1080/10635150290102483>
- Piekarski PK, Carpenter JM, Lemmon AR, Lemmon EM, Sharanowski BJ (2018) Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution in Wasps (Vespidae). *Molecular Biology and Evolution*, 35, 1–13. <https://10.1093/molbev/msy124>
- Willink, A. (1988). Distribution patterns of Neotropical insects with special reference to the Aculeata Hymenoptera of southern South America. In: Vanzolini, P. E.; Heyer, W. R. (Eds). *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 488 p.

CAPÍTULO 2 – ARTIGO II

FILOGEOGRAFIA DE UMA ESPÉCIE DE VESPAS SOLITÁRIAS DA FLORESTA ATLÂNTICA UTILIZANDO ELEMENTOS ULTRACONSERVADOS DO GENOMA (UCEs)

PHYLOGEOGRAPHY OF AN ATLANTIC FOREST POTTER WASP' SPECIES USING ULTRACONSERVED ELEMENTS (UCEs)

Wellington Donizet Ferreira; Rodolpho Santos Telles de Menezes; Marcel Gustavo Hermes

Versão preliminar do artigo a ser submetido para revista científica. O manuscrito preliminar foi elaborado de acordo com as regras da revista *Journal of Hymenoptera Research*.

Título: Filogeografia de uma espécie de vespas solitárias da Floresta Atlântica utilizando elementos ultraconservados do genoma (uces)

Resumo

A Floresta Atlântica (FA) constitui um dos biomas mais relevantes do planeta devido a sua alta riqueza de espécies, endemismo acentuado e grau elevado de heterogeneidade ambiental. Os padrões de distribuição dos táxons na FA podem ser explicados por diferentes fenômenos, entre eles o isolamento de populações provocado por rios existentes na região ou formações do relevo que funcionam como barreiras geográficas, impedindo o fluxo gênico entre populações. Buscando por evidências destes fenômenos, investigamos no presente estudo a estruturação populacional da espécie de vespídeos solitários *Pachymenes ater* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) ao longo de sua distribuição na FA. Foi extraído DNA genômico de amostras de *P. ater*, coletadas do sul do Brasil até o norte do estado do Espírito Santo. As amostras foram sequenciadas, buscando obter *loci* que correspondem a elementos ultraconservados do genoma (UCEs). Os *loci* capturados foram concatenados em uma única matriz (1228049 pb), alinhados e submetidos a uma análise filogenética utilizando como critério de otimalidade a máxima verossimilhança. A distribuição potencial de *P. ater* foi estimada por meio de modelagem de nicho ecológico a partir dos registros de ocorrência da espécie presentes na literatura. A partir da árvore recuperada foi possível inferir o rio Doce como uma provável barreira geográfica dividindo duas populações de *P. ater* em sua distribuição na FA. Uma população foi identificada a norte do rio Doce, na região central da FA (CAF), e outra população ao sul do rio Doce (SAF), com a maioria dos registros de ocorrência concentrados abaixo do paralelo 20° S. A população SAF não demonstrou estruturação geográfica e não verificamos evidências de barreiras geográficas que possam limitar a distribuição de *P. ater* abaixo do rio Doce. É provável que devido a capacidade de dispersão de *P. ater* acidentes geográficos, que levam a formações de diferentes altitudes no relevo ao sul do rio Doce, não sejam significativos no isolamento de subpopulações da espécie. Esse resultado foi reforçado pela modelagem de nicho ecológico que retornou uma distribuição potencial de *P. ater* mais associada ao sul da FA, com adequabilidade de habitats estendendo-se a regiões do Chaco e campos sulinos, em diferentes regimes altitudinais. Um maior esforço de amostragem ao norte do rio Doce, datação dos tempos de divergência da árvore e modelagem da distribuição pretérita de *P. ater*, incluindo o último máximo glacial, podem somar evidências, em estudos futuros, sobre a hipótese do rio Doce funcionando como uma barreira geográfica para a espécie.

Palavras-chave. diversidade Neotropical; filogeografia; rio Doce; UCEs; vespas solitárias.

1 Introdução

A Floresta Atlântica (FA) é considerada como um dos mais importantes *hotspots* da biodiversidade do planeta devido sua alta riqueza de espécies, elevado endemismo, ampla heterogeneidade ambiental e grau acentuado de intervenção antrópica (Marques & Grelle, 2021; Myers et al., 2000). O bioma apresenta uma história biogeográfica interessante, que envolve conexões com a Floresta Amazônica (Batata-Filho et al., 2013; Costa, 2003; Ledo & Colli, 2017; Sobral-Souza et al., 2015); retrações e expansões demográficas ocasionadas por mudanças no clima (Carnaval & Moritz, 2008; Martins, 2011); e possíveis alterações na composição da fauna associadas a elevação/diminuição nos níveis do oceano (Leite et al., 2016).

Os padrões atuais de distribuição da biodiversidade na FA são relevantes na busca por explicações de eventos passados e inferência de processos que moldaram a história desse bioma. Tais padrões podem ser analisados por meio de diferentes ferramentas, tais como proposição de áreas de endemismo (Garraffoni et al., 2017; Silva & Vaz-de-Melo, 2020), modelagem de nichos ecológicos/distribuições potenciais de espécies (Carnaval et al., 2014; Sobral-Souza et al., 2015) e estudos filogeográficos em níveis populacionais ou/e supra-específicos (Cabanne et al., 2018; Menezes et al., 2017; Pellegrino et al., 2005; Santos et al., 2018). Essas várias abordagens são utilizadas para testar possíveis modelos sobre como componentes da biota da FA estruturam-se e diversificam-se no tempo e espaço.

Tradicionalmente, dados moleculares, obtidos por meio de sequenciamento de Sanger são utilizados em estudos que buscam investigar esses modelos em uma perspectiva filogeográfica (Avice, 2000; 2009; Avice et al., 1987). Sequências de mtDNA (DNA mitocondrial) e alguns poucos marcadores moleculares nucleares são comumente utilizados para compreendermos a estruturação geográfica e diversificação de espécies que ocorrem na FA (p. ex. Menezes et al., 2017; Santos et al., 2018). Todavia, problemas relacionados a discordância gênica devido ao uso de poucos genes ou/e o uso apenas de um tipo de marcador molecular de transmissão unilateral, como é o caso do mtDNA, podem levar a inferências pouco acuradas e resultados espúrios (Brito & Edwards, 2009; Edwards et al., 2015). Assim, o uso de um maior conjunto de genes, que representam porções diferentes do genoma e são mais representativas, surge como uma estratégia alternativa para contornar essa problemática (McCormack et al., 2013).

Nos últimos anos, isso tornou-se viável devido a proliferação de métodos de sequenciamento de nova geração (NGS) (McCormack et al., 2013; Reuter et al., 2015). Por meio dessa tecnologia, grandes volumes de dados moleculares (milhares de *loci* e milhões de pb) podem ser gerados rapidamente e é factível obter sequências representativas de regiões muito distantes do genoma de um organismo com relativamente baixo custo (Reuter et al., 2015). A aplicação desse tipo de dados em estudos que envolvem elucidar padrões biogeográficos está crescendo, mesmo que exista ainda uma grande lacuna de estudos desse tipo para insetos (Satler et al., 2021).

Entre os dados gerados por NGS que podem ser utilizados em estudos filogeográficos estão os elementos ultraconservados do genoma – *Ultra-Conserved Element* (UCEs) (Satler et al., 2021; Smith et al., 2014). UCEs são regiões do genoma geralmente transcricionalmente inativas que apresentam correspondência entre diferentes organismos e possuem alta variação nucleotídica, podendo ser utilizados tanto para estudos em nível supraespecífico quanto populacional (Smith et al., 2014). UCEs já foram utilizados em estudos que investigaram padrões distribucionais de aves (Winker et al., 2018), lagartos (Leaché et al., 2015) e formigas (Tonione et al., 2022).

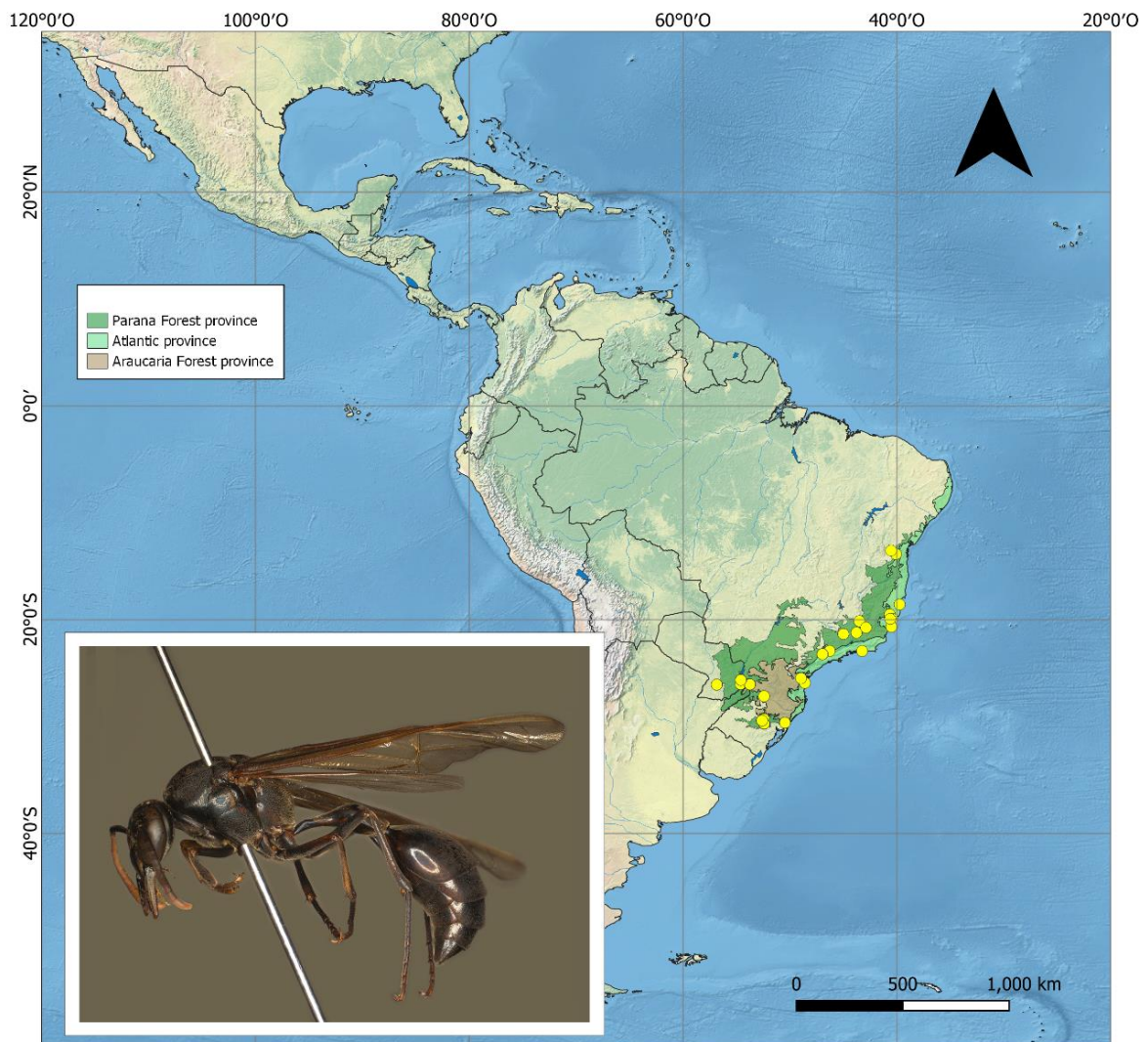
Nesse sentido, utilizar dados genômicos, gerados por NGS, seria uma abordagem interessante para investigar se existe ou não estruturação populacional de uma espécie de ocorrência na FA e caso exista, se há um indicativo de uma possível barreira geográfica isolando subpopulações dessa espécie. Diante desse cenário, a espécie *Pachymenes ater* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) foi selecionada como modelo de estudo devido a sua distribuição geográfica associada a FA (Grandinete et al., 2015).

Pachymenes ater é uma espécie de vespas de comportamento de nidificação solitário, em que uma única fêmea é responsável pela construção do ninho e provisionamento de presas para alimentação dos imaturos (Giordani Soika, 1978; 1990; Gradinente et al., 2017). Apresenta distribuição associada a FA com registros de ocorrência que vão do limiar do Chaco paraguaio com a região mais sudoeste do Brasil até o norte do estado da Bahia (Gradinente et al., 2015) (Fig. 1). A espécie ocorre em diferentes altitudes (Ribeiro et al., 2019) e recentemente foi reportada ocorrendo em uma fitofisionomia de mata estacional seca (Barbosa et al., 2022).

No presente estudo, foi extraído e sequenciado DNA genômico de espécimes de *P. ater*, distribuídas ao longo da FA brasileira, com os seguintes objetivos: (i) verificar se existe estruturação populacional da espécie ao longo de sua distribuição geográfica na FA; (ii)

demonstrar se alguma barreira geográfica, como um rio ou formações do relevo, atua isolando populações da espécie. A distribuição potencial de *P. ater* também foi inferida, por meio de modelagem de nicho ecológico (ENM), buscando identificar os habitats mais adequados para a ocorrência da espécie e fornecer informações adicionais que auxiliem na interpretação dos padrões filogeográficos encontrados.

Figura 1. Registros de ocorrência de *Pachymenes ater* (Saussure) obtidos a partir de Grandinete et al. (2015). As divisões da Floresta Atlântica correspondem a classificação em províncias disponível no *shapefile* de Morrone et al. (2022). O espécime representado trata-se de uma fêmea coletada na Reserva Biológica Boqueirão: Ingaí, Minas Gerais, Brasil.

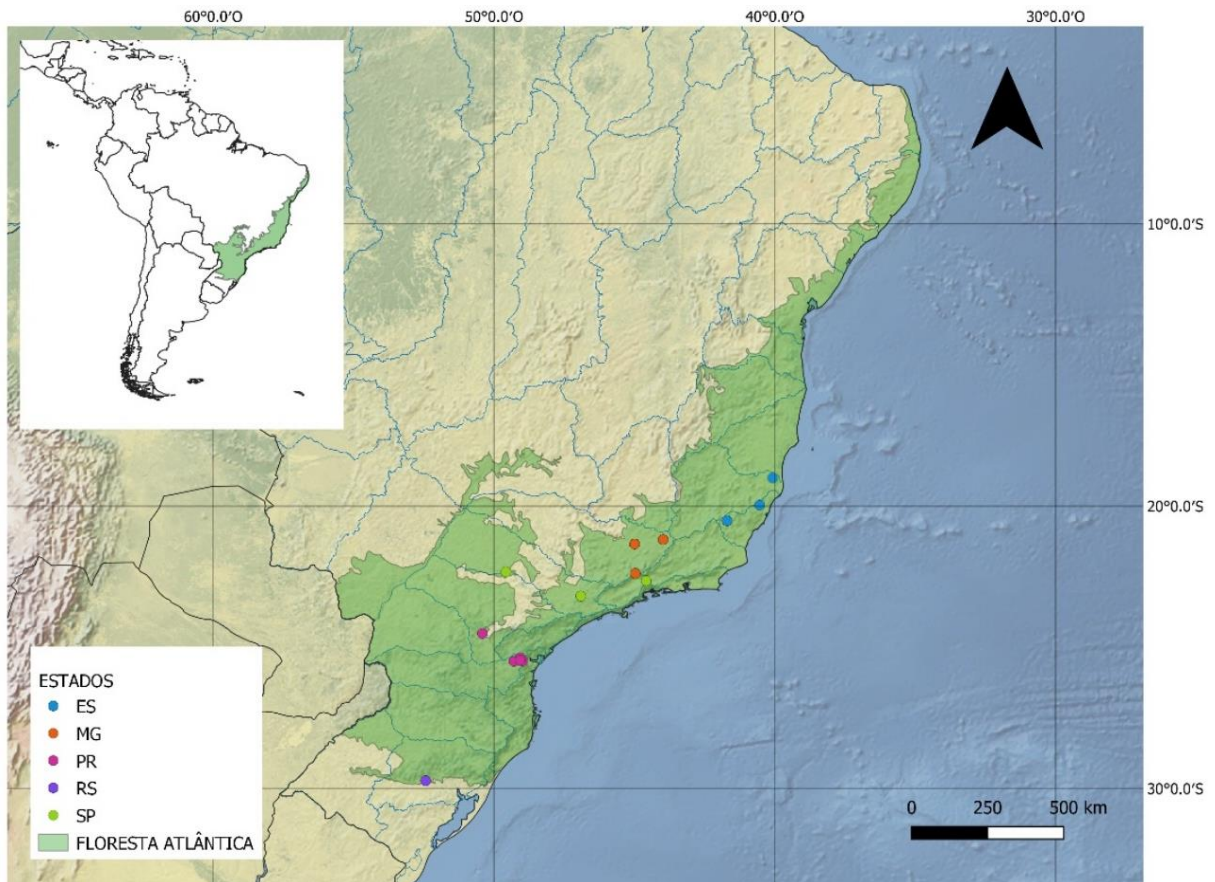


2 Metodologia

2.1 Amostragem e extração do DNA

Foram amostrados espécimes de *P. ater* em diferentes localidades ao longo da distribuição da espécie na FA brasileira (Fig. 2). Os espécimes foram obtidos por meio de coleta ativa, com uso de rede entomológica, e depositados na Coleção Entomológica da Universidade Federal de Lavras (CEUFLA), sendo armazenados em via úmida ou seca. As coletas foram conduzidas entre os anos de 2004 e 2021, nos estados brasileiros de Minas Gerais (MG), São Paulo (SP), Paraná (PR), Espírito Santo (ES) e Rio Grande do Sul (RS). A identificação dos exemplares foi realizada por meio das chaves disponíveis em Carpenter & Garcete-Barrett [2003 (2002)] para nível de gênero e Grandinete et al. (2015) para o nível específico.

Figura 2. Indicação das localidades em que foram amostrados espécimes de *Pachymenes ater* de Saussure para extração de DNA genômico. A área de Floresta Atlântica brasileira está ressaltada em verde.



Legenda. Estados brasileiros: Espírito Santo (ES); Minas Gerais (MG); Paraná (PR); Rio Grande do Sul (RS); São Paulo (SP).

Não foi possível obter exemplares da região mais setentrional da FA, ao norte do estado do Espírito Santo (ES) e, especialmente, no estado da Bahia (BA), apesar dos esforços de coleta e contato com museus de história natural e outras instituições em busca de espécimes que ocorrem na região. Apenas dois registros de ocorrência são reportados na literatura para esta área (Grandinete et al. 2014: Suplementar Information, Fig. S1) e podem representar erros de determinação dos espécimes, uma vez que espécies de vespídeos que formam anéis miméticos com *P. ater* apresentam sobreposição distribucional nestas regiões (p. ex. *Agelaiia angulata*, *Polybia minarum*, *Polybia punctata* e *Montezumia cortesia* – M. G. Hermes pers. comm.).

A extração de DNA genômico foi realizada para 37 espécimes de *P. ater* por meio de kit de extração DNasey Blood and Tissue Kit (Qiagen, Valencia, CA, USA), seguindo o protocolo-padrão indicado pelo fabricante e utilizando o espécime completo. Dos espécimes utilizados na extração: 27 encontravam-se em via seca (alfinetados) e dez em via úmida (etanol 90%) (Tabela 1). Um exemplar de *Montezumia dimidiata* de Saussure foi incluído como grupo externo para o procedimento de enraizamento. As sequências de UCEs utilizadas no presente estudo para este exemplar foram obtidas a partir de Menezes et al. (2020).

Tabela 1. Lista de espécimes de *Pachymenes ater* de Saussure utilizados para extração de DNA genômico no presente estudo.

Identificação	Estado	Cidade	Latitude	Longitude	Ano	Material
PAAT01	RS	Santa Cruz do Sul	-29,73076	-52,43251	2004	seco
PAAT02	RS	Santa Cruz do Sul	-29,73076	-52,43251	2004	seco
PAAT03	RS	Santa Cruz do Sul	-29,73076	-52,43251	2004	seco
PAAT04	RS	Santa Cruz do Sul	-29,73076	-52,43251	2005	seco
PAAT05	PR	Quatro Barras	-25,37415	-49,06863	2007	seco
PAAT06	PR	Tibagi	-24,51429	-50,41196	2007	seco
PAAT07	PR	Quatro Barras	-25,37415	-49,06863	2010	seco
PAAT08	SP	Jundiaí	-23,18970	-46,90670	2008	seco
PAAT09	SP	Jundiaí	-23,18970	-46,90670	2009	seco
PAAT10	SP	São José do Barreiro	-22,64582	-44,58026	2011	seco
PAAT11	SP	Alvinlândia	-22,32537	-49,57589	2005	seco
PAAT12	PR	Curitiba	-25,49512	-49,28980	2020	úmido
PAAT13	PR	Curitiba	-25,49512	-49,28980	2021	úmido
PAAT14	PR	Curitiba	-25,49512	-49,28980	2002	úmido
PAAT15	PR	Curitiba	-25,49512	-49,28980	2013	úmido
PAAT16	PR	Piraquara	-25,49047	-48,97492	2021	úmido
PAAT17	PR	Piraquara	-25,49047	-48,97492	2022	úmido
PAAT18	ES	Ibitirama	-20,51842	-41,69851	2013	úmido
PAAT19	ES	Sooretama	-19,00040	-40,07822	2011	úmido
PAAT20	ES	Ibitirama	-20,51890	-41,69838	2013	úmido
PAAT21	ES	Santa Teresa	-19,96525	-40,54049	2019	úmido
PAAT22	MG	Ingaí	-21,34639	-44,99083	2015	seco
PAAT23	MG	Ingaí	-21,34639	-44,99083	2009	seco
PAAT24	MG	Ingaí	-21,34639	-44,99083	2009	seco

PAAT25	MG	Ingai	-21,34639	-44,99083	2015	seco
PAAT26	MG	Ingai	-21,34639	-44,99083	2018	seco
PAAT27	MG	Ingai	-21,34639	-44,99083	2018	seco
PAAT28	PR	Piraquara	-25,46760	-49,07288	2006	seco
PAAT29	MG	Ingai	-21,34639	-44,99083	2019	seco
PAAT30	MG	Barroso	-21,18483	-43,97305	2021	seco
PAAT31	MG	Barroso	-21,18483	-43,97305	2021	seco
PAAT32	MG	Barroso	-21,18483	-43,97305	2020	seco
PAAT33	MG	Barroso	-21,18483	-43,97305	2021	seco
PAAT34	MG	Barroso	-21,18483	-43,97305	2021	seco
PAAT35	MG	Passa Quatro	-22,38294	-44,96662	2014	seco
PAAT36	MG	Passa Quatro	-22,38294	-44,96662	2013	seco
PAAT37	MG	Passa Quatro	-22,38294	-44,96662	2014	seco

Legenda. Estados brasileiros: Espírito Santo (ES); Minas Gerais (MG); Paraná (PR); Rio Grande do Sul (RS); São Paulo (SP).

2.2 Captura dos UCEs

O DNA extraído das amostras foi sequenciado utilizando técnicas Sequenciamento de Nova Geração (NGS) com fins de aplicação em estudos filogenéticos/filogeográficos (McCormack et al., 2013), baseando-se na captura de elementos ultraconservados do genoma (UCEs) (Reneker et al., 2012). Com essa abordagem buscou-se gerar centenas de *loci*, que constituem parte representativa do genoma das amostras utilizadas. O sequenciamento foi realizado pela empresa Rapid Genomics[®] (Gainesville, FL, USA) por meio da plataforma Illumina[®] NovaSeq S Prime (SP) (Illumina Inc., San Diego, CA, USA).

A captura dos dados genômicos a partir dos *loci* de UCEs foi realizada por meio da abordagem *targeted sequencing* (Faircloth et al., 2012). Uma livraria de iscas de RNA, construída para um *probe-set* de 2590 *loci* de Hymenoptera, desenhado inicialmente para abelhas e formigas (Branstetter et al., 2017), foi utilizada para o enriquecimento dos UCEs. Esse mesmo *probe-set* já havia sido utilizado anteriormente para outros grupos de vespídeos obtendo resultados satisfatórios (Menezes et al., 2020).

2.3 Bioinformática e análise filogenômica

Todos os procedimentos relacionados à limpeza dos *reads*, *assembly* dos *contigs*, alinhamento das sequências e estatísticas descritivas foram conduzidas utilizando o ambiente do Phyluce v1.7.1 (Faircloth, 2016). Os arquivos FASTAQ foram limpos e aparados, removendo contaminação por adaptadores e bases de baixa qualidade, utilizando o *software*

Illumiprocessor (Faircloth, 2013). A montagem dos *contigs* (*assembly*) foi realizada com o auxílio do algoritmo SPAdes (Prjibelski et al., 2020).

Cada *contig* montado foi comparado com as sequências do *probe-set*, buscando identificar as regiões cerne dos UCEs e os *loci* ortólogos entre as amostras. Os valores de cobertura e identidade mínima utilizados para capturar os UCEs foram de 60% e 75%, respectivamente (utilizando como referência outro estudo que utilizou o mesmo tipo de dados para vespídeos: Menezes et al., 2020).

O alinhamento foi realizado por meio do algoritmo MAFFT v7.505 (Katoh et al., 2019), sendo regiões mal alinhadas ou de alinhamento ambíguo removidas pelo Gblocks v0.91b (Talavera & Castresana, 2007; Castresana, 2000). Foram selecionados os UCEs presentes em 60% do total das amostras, sendo estes dados concatenados em uma única matriz.

O particionamento da matriz de dados e seleção de modelos de evolução molecular foram realizados por meio do PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear et al., 2017), testando modelos do RAxML v8.1.17 (Stamatakis, 2014). A análise filogenética foi conduzida utilizando como critério de otimalidade a máxima verossimilhança por meio do IQ-TREE (Nguyen et al., 2015). Como métricas para o suporte dos ramos foram usados o SH-aLRT (*Shimodaira-Hasegawa approximate likelihood ration test*; Anisimova & Gascuel, 2006) e UFboot2 (*Ultrafast bootstrap approximation*; Hoang et al., 2018), implementados no IQ-TREE.

A árvore gerada foi visualizada e editada por meio do programa FigTree v1.3.1 (Rambaut, 2010; disponível em; <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>). Para melhor visualização das relações entre os ramos do grupo-interno, o grupo externo (*Montezumia dimidiata*) foi removido graficamente da árvore, porém o mesmo foi utilizado no procedimento de enraizamento.

2.4 Análises de diversidade genética

Considerando o conjunto total de dados genômicos (sem o corte de 60% utilizado para a construção da matriz de dados concatenados), foi calculado o número de *loci* polimórficos entre e dentro das populações identificadas por meio da análise filogenética. Os alinhamentos de cada um dos lócus de UCE foi utilizado para calcular a diversidade dentro [D de Tajima: Tajima (1989)] e entre (Dxy corrigido) as populações utilizando o software PopGenome (Pfeifer et al. 2014), implementado na linguagem R (R Core Team, 2022). Como os níveis de variação

genética para cada locus é alto, a diversidade genética de cada locus foi calculada individualmente e, posteriormente, foi estimado o valor médio considerando todos os *loci*. O desvio-padrão foi calculado como a raiz quadrada da média das amostras/tamanho amostral (segundo o proposto em Tonione et al., 2022).

2.5 Modelagem de nicho ecológico (ENM)

Buscando estimar os limites de ocorrência e a adequabilidade de habitats para *P. ater* ao longo da FA foi realizada a modelagem de nicho ecológico (ENM) a partir dos registros de ocorrência da espécie [extraídos de Grandinete et al. (2015)]. A distribuição potencial da espécie foi inferida considerando variáveis climáticas obtidas por meio da plataforma WorldClim (Fick & Hijmans, 2017; disponível em: <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>). As variáveis foram arquetizadas em formato *raster* e cortadas para o *background* da região Neotropical (utilizando o shapefile de Löwenberg-Neto, 2014), com resolução de 10 km. Para a seleção das variáveis foram realizadas: i) correlação de Spearman ($-0.7 < x < 0.7$), ii) análise de influência da variância (< 2.0), e iii) análise fatorial.

A projeção das variáveis no espaço geográfico foi conduzida por meio de três algoritmos: MAXENT (Phillips et al. 2006), Random Forest (Breiman, 2001) e Support Vector Machine (SMV) (Drake et al., 2006) (com 10 aleatorizações para cada, na proporção de 70% para treino ou construção dos mapas e 30% para teste ou validação). A eficiência dos algoritmos foi testada por três métodos de validação: AUC (area under curve), LTP (limiar presence threshold) e TSS (true skill statistic) (Sillero et al., 2021). Os resultados das projeções foram concatenados na frequência em que as células foram preditas como presenças verdadeiras, gerando um mapa consensual. Todas as análises realizadas foram implementadas por meio da linguagem R (R Core Team, 2022).

3 Resultados

3.1 Caracterização dos dados genômicos

Foram capturados UCEs em quantidade e qualidade adequadas de 30 das 37 amostras utilizadas na extração de DNA genômico, considerando valores de cobertura e identidade mínima de 60% e 75%, respectivamente (Tabela 2). Um total de 2332 *loci* de UCEs foram gerados, mas nem todos estes *loci* foram amostrados em 60% das amostras. Em média, foram obtidos 1603,93 UCEs, com número médio de 121297 pares de bases nitrogenadas (pb). As médias dos comprimentos máximo e mínimo dos UCEs obtidos foi de 170 pb e 1686 pb, respectivamente. Para 16 das amostras, foram obtidos mais de 100 *contigs* com tamanho superior a 1000 kb (Tabela 2). O alinhamento resultou em uma matriz concatenada de 1704 *loci*, com comprimento total de 1228049 pb (média: 720.69 ± 6.45). Do total de pb, 52756 foram identificados como sítios informativos (variáveis) e 43066 como dados faltantes (gaps). A matriz final para ser utilizada na análise filogenética resultou em 32586406 caracteres, com “-” presente 4608232 vezes.

Tabela 1. Amostras sequenciadas de material genômico extraído de espécimes de *Pachymenes ater* de Saussure em que os limites de cobertura e identidade mínima foram acima de 60 e 75%, respectivamente.

Amostras	UCEs total	Total bp	L _{mín}	L _{máx}	L _{méd}	Contigs >1kb
SI4-10 (<i>Montezumia dimidiata</i>)	1178	613775	201	1020	533.0	2
PAAT01-2	1489	1005096	59	1352	665.0	102
PAAT02	993	462637	200	1023	442.0	2
PAAT03	1090	559930	59	1097	490.0	6
PAAT04-2	1317	772926	251	1249	564.0	18
PAAT05-2	1342	769358	59	1108	566.0	6
PAAT06-2	1244	863866	303	1645	702.0	92
PAAT07-2	1205	621075	59	1117	492.0	5
PAAT08	1462	969736	181	1577	651.5	98
PAAT09-2	1326	771314	86	1194	562.0	13
PAAT10-2	1030	483969	59	1240	440.5	2
PAAT13-2	1923	1782452	307	1931	928.0	828
PAAT14	1899	1610150	202	1957	851.0	557
PAAT15	1862	1470981	307	1883	789.0	415
PAAT16	2015	2306679	58	2464	1191.0	1345
PAAT17	1988	2177995	151	2264	1131.0	1262
PAAT18-2	1911	1890924	81	2752	987.0	944
PAAT19-2	1854	1323748	307	1759	707.0	225
PAAT20-2	1904	1650903	307	3241	883.5	640
PAAT21	1963	1838714	58	2708	943.0	835
PAAT22	1404	765687	263	1388	522.0	15
PAAT25	1703	1025073	246	1719	590.0	35

PAAT26	1636	931037	94	1321	566.0	7
PAAT27	1774	1174176	297	1462	658.0	80
PAAT29	1280	607150	67	985	462.5	0
PAAT30	1893	1440198	215	1631	773.0	277
PAAT31	1904	1631192	308	2239	873.5	599
PAAT32	2033	1818596	58	2226	908.0	751
PAAT33	1957	1696406	204	1900	881.0	657
PAAT34	1943	1653224	164	1994	863.0	589
PAAT37-2	774	305726	59	816	379.0	0

Legenda. UCEs: elementos ultraconservados do genoma; bp: pares de bases nitrogenadas; Lmín/máx/méd: comprimentos mínimo, máximo e médios dos UCEs capturados.

3.2 Análise filogenética

Foi possível identificar um possível padrão filogeográfico utilizando como ferramenta de análise a inferência filogenômica. A única amostra coletada ao norte do Rio Doce (PAAT19 – Sooretama/ES) foi recuperada como grupo-irmão do clado que reúne todas as outras amostras, referentes a exemplares coletados ao sul do rio Doce [em Ibitirama (ES); Santa Teresa (ES); e nos estados MG, SP, PR e RS]. Mesmo que as amostras de Ibitirama (ES) (PAAT18-2) e Santa Teresa (ES) (PAAT21-2) estejam geograficamente mais próximas da amostra de Sooretama (ES), as últimas foram recuperadas filogeneticamente mais relacionadas a amostras coletadas mais ao sul da Floresta Atlântica. Assim, o rio Doce pode ser hipotetizado como uma provável barreira geográfica separando a amostra PAAT19-2 das outras amostras e, portanto, determinando a divergência de duas populações de *P. ater* ao longo da Floresta Atlântica (Figs. 3, 4).

É provável que a amostra PAAT19-2, coletada ao norte do rio Doce, represente uma população de *P. ater* isolada geograficamente (população ao norte do rio Doce ou da Floresta Atlântica Central = CFA). Já todas as outras amostras associadas a exemplares coletados ao sul do rio Doce representam uma segunda população, de distribuição mais ampla (população mais ao sul da Floresta Atlântica = SAF) (Fig. 4). A divergência entre essas possíveis duas populações foram recuperadas com altos valores de suporte dos ramos para as duas métricas de suporte utilizadas (SH-aLRT e UFboot2) (Fig. 4).

A população SAF não demonstrou estruturação geográfica e associação entre a topologia da árvore e algum possível padrão biogeográfico, como rios ou formações geológicas. Em determinados subclados de SAF amostras de localidades distantes geograficamente encontram-se mais proximamente relacionadas que amostras de uma mesma localidade. Por exemplo:

PAAT29 (Ingaí/MG) foi recuperada como mais filogeneticamente relacionada a PAAT37 (Passa Quatro/MG) do que a PAAT22 (Ingaí/MG); e as três amostras de Santa Cruz do Sul (PAAT02, PAAT03 e PAAT04) foram recuperadas com maior proximidade filogenética a outras amostras do que entre si.

A população SAF representa uma população em que não existem grupos isolados ao longo da extensão de ocorrência da espécie abaixo do paralelo 20° S. É provável que isto esteja relacionado a capacidade de dispersão da espécie, que não encontra barreiras geográficas ao sul que limitem as suas subpopulações. Uma grande população SAF também é parcialmente suportada pela análise de modelagem de nicho ecológico (ver 3.4 Modelagem de nicho ecológico para mais detalhes).

Figura 3. Distribuição espacial das amostras com dados genômicos (elementos ultraconservados – UCEs) obtidos por meio de sequenciamento de nova geração para espécie *Pachymenes ater* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae).

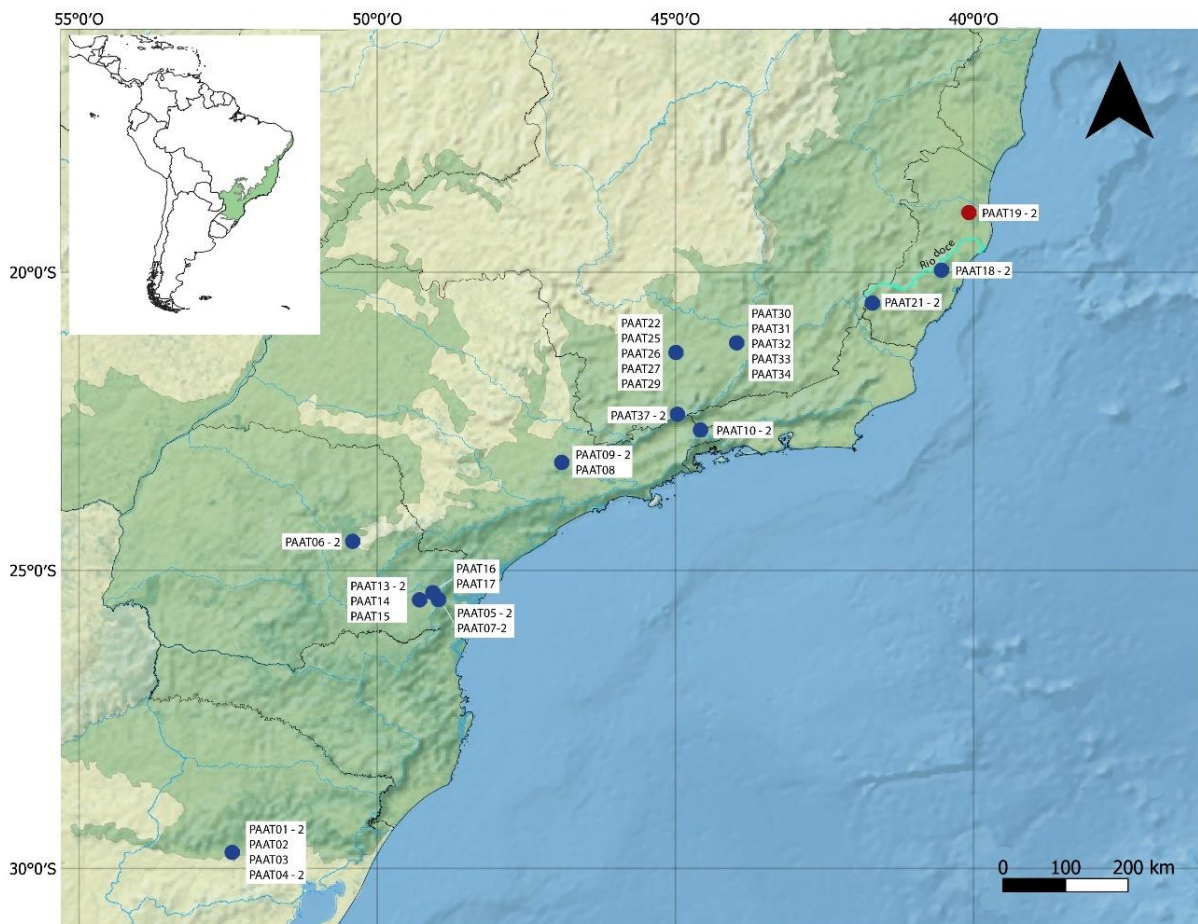
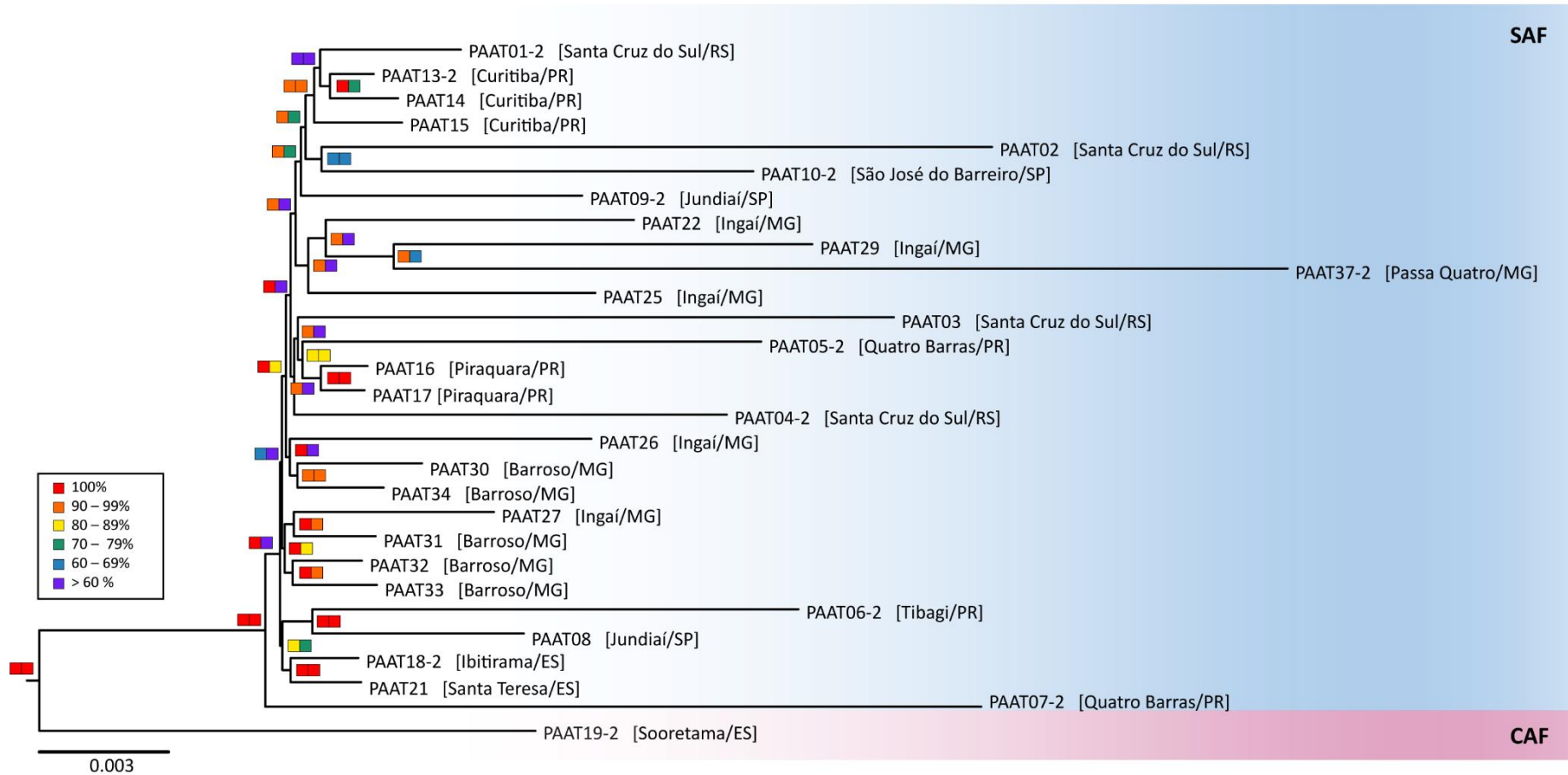


Figura 4. Árvore representando as relações filogenéticas entre as amostras de *Pachymenes ater* de Saussure coletadas ao longo da distribuição da espécie na Floresta Atlântica. Valores de suporte estão representados nos quadrados ao lado dos ramos: SH-aLRT (direita) e UFboot2 (esquerda).



Legenda. SAF: sul da Floresta Atlântica; CAF: centro da Floresta Atlântica (ao Norte do rio Doce); SP: São Paulo; MG: Minas Gerais; RS: Rio Grande do Sul; ES: Espírito Santo; PR: Paraná.

3.3 Diversidade genética

Usando o conjunto total de 2332 *loci* de UCEs capturados foram estimadas métricas da diversidade genética total, considerando as duas populações (SAF/CAF); diversidade genética para a população SAF (que apresenta mais de uma amostra); e, a divergência genética entre as populações SAF e CAF.

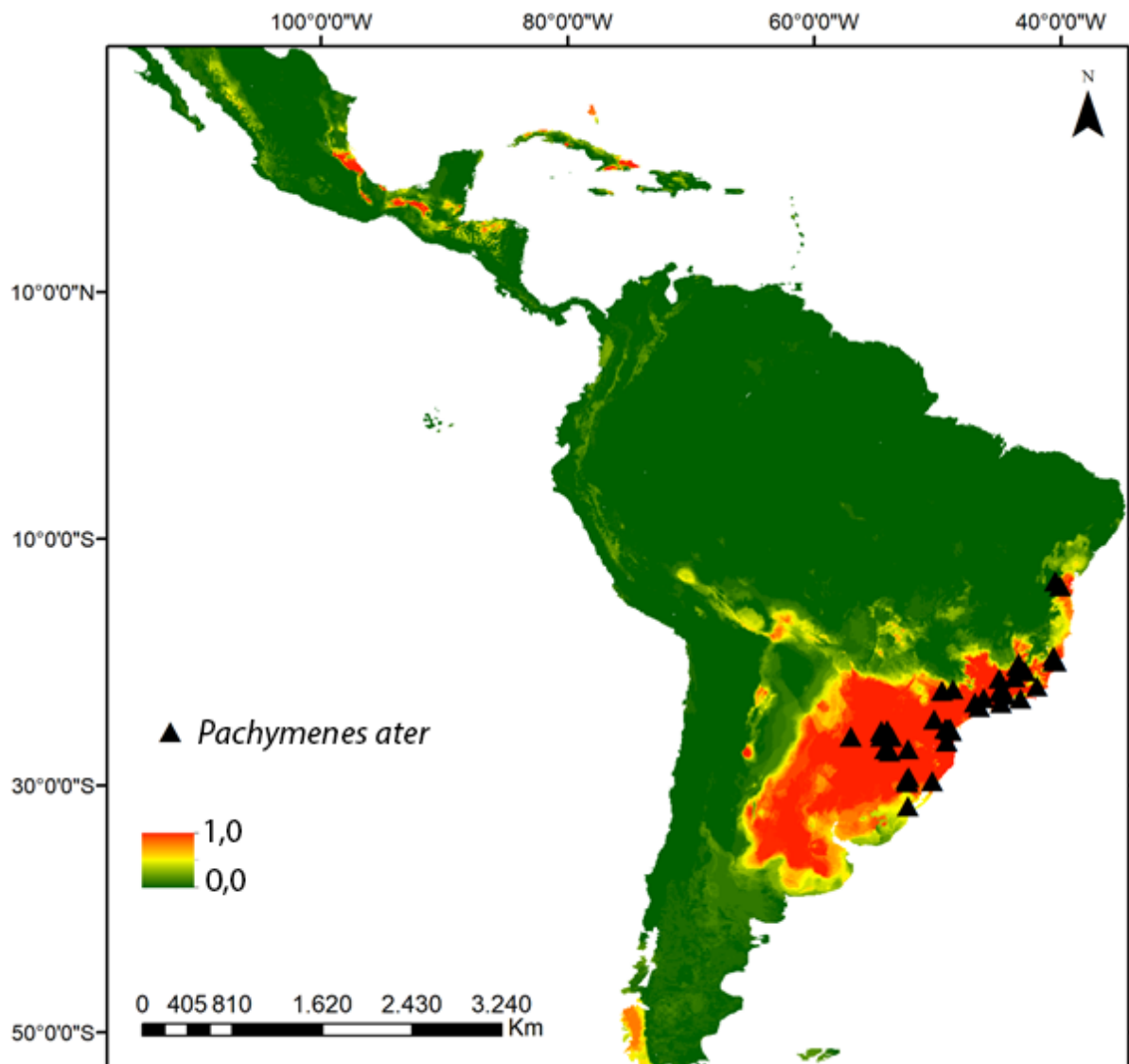
Considerando as duas populações (SAF/CAF) foram recuperados 15228 sítios bialélicos e 202 sítios polialélicos, indicando o alto polimorfismo dos UCEs. A diversidade haplotípica entre as populações foi de 59.00% e a diversidade nucleotídica 59.84%. Foi encontrado um valor de D de Tajima de $-1.39 (\pm 0.71)$ para a população SAF indicando uma possível expansão populacional após um gargalo genético recente. A divergência corrigida das sequências (Dxy) entre as populações SAF e CAF apresentou valor médio de $1.92 (\pm 1.39)$, reforçando a diferenciação genética entre as duas populações já indicada pelo resultado filogenético.

3.4 Modelagem de nicho ecológico

Uma maior adequabilidade de habitats para a ocorrência de *P. ater* foi estimada, por meio de variáveis ambientais, para região mais ao sul da Floresta Atlântica, abaixo do paralelo 20° S (Fig. 5). A análise por modelagem de nicho ecológico demonstrou que a distribuição da espécie se torna mais restritiva ao norte da FA, confirmando uma menor probabilidade de amostrar exemplares de *P. ater* para esta região.

A maior adequabilidade na região ao sul do rio Doce (abaixo do paralelo 20° S) inclui áreas da FA assim como porções de habitats caracterizados por domínios fitosionômicos mais abertos: como o Chaco argentino-paraguaio, mais no centro-sul do continente, e os campos sulinos, incluindo o extremo sul do Brasil, Uruguai e parte da Argentina. A adequabilidade em regiões mais distantes de onde os registros de ocorrência estão concentrados (triângulos pretos na Fig. 5) indicam áreas em que a espécie poderia ocorrer, caso dispersasse até essas. Nestas áreas, as variáveis ambientais selecionadas recuperam habitats adequados para ocorrência da espécie caso *P. ater* fosse introduzido em tais habitats.

Figura 5. Adequabilidade de habitats e distribuição potencial da espécie *Pachymenes ater* de Saussure, estimada a partir dos pontos de ocorrência obtidos de Grandinete et al. (2015) (triângulos pretos). O valor da adequabilidade varia de 0,0 (probabilidade de ocorrência mínima) à 1,0 (probabilidade de ocorrência máxima).



4 Discussão

4.1 Expandindo nosso conhecimento sobre genomas de Vespidae

Museômica é o nome dado ao uso de sequências, em nível genômico, extraídas a partir de exemplares de museus de história natural ou/e material conservado durante dezenas, centenas ou até mesmo milhares de anos (Card et al., 2021; Raxworthy & Smith, 2021). Mesmo na chamada era genômica, coleções biológicas continuam representando os principais repositórios de informações biológicas disponíveis para pesquisas que lidam com a biodiversidade. A manutenção e curadoria de coleções zoológicas e botânicas garante o acesso a um conjunto de dados precioso que pode ser utilizada para diferentes fins, incluindo estudos filogenéticos e filogeográficos (Young & Gillung 2019; Zhang et al 2019).

De nossas 37 amostras originais, 22 estavam armazenadas, a seco, em gavetas de uma coleção entomológica. Obtivemos eficiência na extração de DNA e captura de UCEs em mais de 80% dessas amostras. A efetividade da extração de UCEs de material de museus já havia sido sugerida em outros estudos utilizando vespídeos (Menezes et al., 2020) e também utilizada para outros grupos de insetos (Satler et al., 2021; Blaimer et al. 2016). Contudo ainda são poucos os estudos que aplicam o uso de UCEs em um número alto de réplicas para a mesma espécie para invertebrados (uma abordagem similar a nossa pode ser encontrada em Tonione et al., 2022). A preservação e investimento em coleções biológicas é um imperativo para que pesquisas futuras em museômica sejam realizadas, principalmente, considerando grupos de organismos megadiversos e ainda pouco estudados – situação da maioria dos grupos de insetos.

Apesar dos estudos recentes focados na filogenia de Vespidae/Eumeninae relacionados ao uso de dados genômicos e transcriptômicos gerados por NGS (Luo et al., 2021; Menezes et al., 2020; Bank et al., 2017; Piekarski et al., 2018), não existe ainda um trabalho que integre esse tipo de dados a aspectos relacionados a distribuição geográfica em nível intraespecífico para a família. A maioria dos dados genômicos gerados por NGS para gêneros de Eumeninae estão focados na fauna Holártica e Oriental (exceto para poucos exemplares utilizados em Menezes et al. (2020) e Piekarski et al. (2018)). Este é o primeiro trabalho que busca integrar dados genômicos gerados por NGS, em nível populacional, em um contexto biogeográfico para uma espécie Neotropical de Eumeninae. Além disso, *P. ater* é a primeira espécie de Eumeninae, com distribuição Neotropical, com dados genômicos sequenciados para um número maior que dois exemplares.

Um conjunto maior de amostras, em nível intraespecífico, é uma fonte de dados interessante para explorar a variabilidade genética existente em Eumeninae neste nível, uma vez que os dados disponíveis e provenientes de outros estudos estão restritos a um número reduzido de exemplares por espécie. Foram gerados mais de 2000 *loci* de UCEs para 30 espécimes de *P. ater*, o que representa uma quantidade imensa de dados que podem ser utilizados para análises mais aprofundadas e comparação com dados gerados para outras espécies de Hymenoptera (p. ex. formigas: Tonione et al., 2022).

4.2 Filogeografia da espécie *Pachymenes ater* de Saussure na FA

É provável que o rio Doce funcione como uma barreira geográfica dividindo *P. ater*, ao longo de sua distribuição na FA, em duas subpopulações: uma ao sul do rio Doce (SAF) e outra ao norte (CAF) (Figs. 3, 4). Barreiras geográficas abaixo do paralelo 20° S, como a bacia do Paraná ou o Lineamento Guapiara, não parecem determinar estruturação geográfica na população SAF de *P. ater*. A ausência de exemplares mais ao norte do rio Doce (além de PAAT19-2) impediu que fosse realizada qualquer inferência em relação a presença de outra subpopulação mais ao norte, na bacia do rio São Francisco, ou mesmo qualquer indicativo de estruturação da população CAF.

Um dos modelos que pode ser evocado quando buscamos explicar o padrão de distribuição espacial de táxons na FA é o isolamento de populações ou espécies ocasionado por rios funcionando como barreiras geográficas (“Hipótese das Barreiras Riverinas”; ver Naka et al., 2022). Esse modelo retoma as ideias do naturalista Alfred Russel Wallace (1823—1913) sobre como os grandes rios amazônicos poderiam influenciar a especiação de primatas devido ao isolamento geográfico (Wallace, 1852). Na FA, a transposição do mesmo modelo prediz que determinadas bacias hidrográficas, como a bacia do rio Doce, atuam como importantes barreiras de isolamento em diferentes níveis biológicos e grupos taxonômicos (Carnaval et al., 2014; Costa & Leite, 2012).

Vários estudos indicam o rio Doce como uma importante barreira geográfica no corredor central da FA para o isolamento de populações, espécies e até mesmo para níveis supraespecíficos (Cabanne et al., 2008; Costa, 2003; Pellegrino et al., 2005; Vieira et al., 2022). Todavia, esse padrão não é congruente para todos os táxons. Por exemplo, Santos et al. (2018), investigando a espécie de louva-a-deus *Miobantia fuscata* não encontrou indícios da influência dessa barreira para este grupo de insetos.

Para vespídeos, esse padrão biogeográfico foi sugerido por Menezes et al. (2017) para *Synoeca ilheensis* Lopes & Menezes. Trata-se de uma espécie de distribuição restrita a Floresta Atlântica, associada a região mais costeira desse bioma (Lopes e Menezes, 2017). A espécie possui diferenciação no número de cromossomos de, ao menos, uma população ao norte do rio Doce ($2n = 41$ cromossomos) e outra população ao sul do rio Doce ($2n = 38$ cromossomos) (Menezes et al., 2017; Lopes & Menezes, 2017). Nossos resultados sugerem que subpopulações de *P. ater* são isoladas geograficamente, com o rio Doce funcionando como uma barreira geográfica relevante, de modo similar ao que ocorre com *S. ilheensis*.

A espécie *Synoeca cyanea* (Fabricius) possui um padrão distribucional similar na FA a *P. ater* (Menezes et al., 2015; 2017). A sobreposição distribucional entre as duas espécies é reforçada por nossa modelagem de nicho ecológico que indica a extensão da distribuição potencial de *P. ater* para áreas mais ao centro sul do continente assim como ocorre com *S. cyanea* (Fig. 5). Ao contrário do demonstrado para *S. cyanea* (em Menezes et al., 2017), *P. ater* não apresenta estruturação geográfica ao sul do rio Doce. Duas subpopulações de *S. cyanea* são isoladas uma da outra devido ao lineamento Guapiara (Menezes et al., 2017). Esta mesma barreira neotectônica parece não ter efeito sobre a população SAF de *P. ater*. Isso pode estar relacionado a capacidade de dispersão da espécie e adequabilidade em habitats de maior e menor altitude. *Pachymenes ater* já foi reportada para áreas entre 630–2204 m de altitude na FA (Ribeiro et al., 2019), de modo que o vale formado pelo lineamento Guapiara pode não significar uma barreira para dispersão de *P. ater* ao contrário do que acontece com *S. cyanea*.

Menezes et al. (2017) sugerem que três exemplares de *S. cyanea*, ao norte do rio Doce, podem representar amostras de uma população com haplótipo e número cromossômico diferentes das duas populações identificadas ao sul do rio Doce. Os autores reforçam que necessitam de mais amostras do norte dos estados de Minas Gerais e Bahia para melhor esclarecer esse padrão, mas é interessante notar que essa espécie tem um indicativo de uma possível estruturação geográfica também relacionada a bacia hidrográfica do rio Doce como ocorre para *P. ater* e *S. ilheensis*.

A espécie *Protonectaria sylveirae* (Saussure), outra espécie de vespídeo social com filogeografia investigada por meio de dados moleculares, também apresenta distribuição parcialmente associada a FA (Silva et al., 2018). Ao contrário de *P. ater*, essa espécie possui vários registros de ocorrência ao norte do rio Doce – em uma população isolada no bioma Caatinga. Assim como ocorre com *S. cyanea* (Menezes et al., 2017) existe uma diferenciação entre as populações ao sul da FA ao contrário do demonstrado para *P. ater*. Apesar de os autores

indicarem uma forte estruturação geográfica para a espécie em relação as localidades amostradas, existe uma lacuna de amostras na região central e costeira da FA, o que impede realização de inferências e comparações com o padrão identificado para *P. ater* em relação ao rio Doce.

A presença de uma possível zona de estabilidade climática no centro da FA é predita na hipótese dos refúgios climáticos (Carnaval & Moritz, 2008). Para testar se a população CFA representa uma população isolada devido as retrações de áreas florestadas no último máximo glacial, é necessária uma maior amostragem ao norte do rio Doce, tanto em mais localidades ao norte do estado do Espírito Santo quanto no estado da Bahia.

4.3 Amostragem de Eumeninae

Estudos que demonstrem padrões biogeográficos de vespídeos neotropicais com uso de dados moleculares ainda são escassos e restritos apenas a Polistinae (Carvalho et al., 2015; Somavilla et al., 2021). As vespas solitárias da subfamília Eumeninae carecem de estudos em nível intraespecífico devido a pouco foco dado historicamente a esses organismos em comparação com as espécies de vespídeos sociais (Sumner, 2022). Soma-se a isso o fato de os Eumeninae serem pouco abundantes em estudos de inventário de fauna de vespídeos (p. ex. Ribeiro et al., 2019; Grandinete & Noll, 2013), o que dificulta a obtenção de material para estudos que envolvam a amostragem de vários indivíduos da mesma espécie.

Para fins de comparação, Grandinete & Noll (2013) inventariando fauna de vespídeos de uma região de Cerrado (Campo Sujo), amostraram 245 indivíduos de uma única espécie de vespídeos sociais (*Agelaia pallipes*) enquanto a espécie de Eumeninae mais amostrada no estudo destes autores foi representada por apenas 8 indivíduos (*Montezumia nigriceps*). Ribeiro et al. (2019) para uma área de FA obtiveram resultados similares: a maior abundância recuperada foi para uma espécie de vespídeo social, 134 indivíduos de *Agelaia angulata* (Fabricius), contra um total de 54 indivíduos de nove espécies de vespídeos solitários coletados.

Não é surpresa, portanto, a maior quantidade de estudos biogeográficos populacionais voltados para vespídeos de comportamento social nos neotrópicos (p. ex. Carvalho et al., 2014; Menezes et al., 2017; Silva et al., 2018). Há uma carência de estudos sobre o mesmo tema relacionada aos vespídeos solitários e isso pode ser explicado devido ao fato de vespídeos solitários serem pouco abundantes e pouco amostrados. Esse cenário pode ser alterado com mais inventários de

fauna com desenhos amostrais focados especificamente em Eumeninae (Barbosa et al., 2022), utilizando métodos de coleta mais específicos, incluindo ninhos-armadilha.

Preencher as lacunas de conhecimento sobre as populações de Eumeninae que ocorrerem em regiões-chave para responder a perguntas biogeográficas deveria ser um objetivo comum para pesquisadores que trabalham com o táxon em diferentes frentes. Estudos sobre a filogeografia de espécies de Eumeninae encontram neste trabalho seu primórdio e um maior esforço amostral é essencial para que esse programa de pesquisa avance. O déficit filogeográfico (Satler et al., 2021) que existe para os insetos neotropicais pode ter como contraexemplo os vespídeos.

Mesmo que existam registros de ocorrência de espécies em determinadas regiões reportados na literatura (como é o caso dos registros para a Bahia de *P. ater* em Grandinete et al., 2015), esses registros estão restritos a um ou poucos pontos e o acesso ao material referência nem sempre é possível. Novas amostras obtidas ao norte do Rio Doce para *P. ater* são fundamentais para testar a hipótese sugerida no presente estudo sobre a disjunção populacional desta espécie e o papel efetivo da barreira geográfica como um fator de isolamento. Além disso, aspectos como diversidade nucleotídica e haplotípica da população CAF só poderão ser mensurados com a obtenção de mais amostras dessa população.

5 Conclusões

O modelo dos rios como barreiras geográficas, ainda que remeta as ideias seminais da Biogeografia Histórica (Wallace, 1852), é uma hipótese que pode gerar respostas interessantes quando confrontada por meio de diferentes abordagens metodológicas e grupos de organismos. No presente estudo, essa hipótese foi investigada valendo-se de dados genômicos e para um grupo de insetos cuja biogeografia permanece inexplorada: os vespídeos solitários Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae).

Por meio do estudo dos padrões filogeográficos da espécie de Floresta Atlântica *Pachymenes ater* obtivemos um indicativo do rio Doce funcionando como uma possível barreira geográfica separando duas populações: uma ao norte do rio Doce, na região central da FA (CAF), e outra ao sul (SAF). Assim como ocorre com outros vespídeos (Menezes et al., 2017), é provável que o rio tenha uma influência no isolamento de subpopulações de *P. ater* e limite o fluxo gênico entre as populações SAF e CAF.

A população de *P. ater* recuperada ao sul do rio Doce (SAF) não demonstrou estruturação geográfica ao contrário do reportado para outros vespídeos (Menezes et al., 2017; Silva et al., 2018). É provável que a capacidade de dispersão da espécie *P. ater* e sua adequabilidade a habitats de altitude impeça o isolamento de subpopulações abaixo do paralelo 20° S, de modo que formações geológicas recentes, como o lineamento Guapiara, não limitem a dispersão da espécie ao longo do centro-sul do continente sul-americano.

Uma maior amostragem de espécimes de *P. ater*, em especial ao norte do rio Doce, é necessária para corroborar o padrão biogeográfico apresentado. Outras estratégias, como modelagem de nicho ecológico considerando eventos do passado e construção de uma rede de haplótipos baseada em mitogenomas, podem ser importantes no futuro para relacionar o padrão encontrado com eventos do passado.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa durante a realização do doutorado de W. D. Ferreira (processo 141168/2018-8) e financiamento do projeto (processo 408782/2018-8). À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES/ processo 88887.587757/2020-00) pelo financiamento do estágio pós-doutoral de M. G. Hermes no American Museum of Natural History, Nova York (AMNH).

Referências bibliográficas

- Anisimova M, Gascuel O (2006) Approximate likelihood-ratio test for branches: A fast, accurate, and powerful alternative. **Systematic Biology** 55 (4): 539–52.
<https://doi.org/10.1080/10635150600755453>
- Avice JC (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 447 p.
- Avice JC (2009) Phylogeography: retrospecto and prospect. *Journal of Biogeography* 36 (1): 3c15.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x>
- Avice JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC (1987) Intraspecific phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18 (1): 489–522.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002421>
- Bank S, Sann M, Mayer C, Meusemann K, Donath A, Podsiadlowski L, Kozlov A, Petersen M, Krogmann L, Meier R, Rosa P, Schmitt T, Wurdack M, Liu S, Zhou X, Misof B, Peters, RS, Niehuis O (2017) Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 116: 213–226.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.08.020>
- Barbosa LD, Jacques G, Souza MM, Teófilo-Guedes G, Hermes, MG (2022) Diversity of solitary wasps (Vespidae, Eumeninae) in Deciduous Seasonal Forest in the state of Minas Gerais, Brazil. **Acta Biológica Catarinense** 9: 45–53
<https://doi.org/10.21726/abc.v9i3.1694>
- Batalha-Filho H, Fjeldså J, Fabre PH, Miyaki CY (2013) Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **Journal of Ornithology** 154: 41–50.
<https://doi.org/10.1007/s10336-012-0866-7>
- Blaimer BB, Lloyd MW, Guillory WX, Brady SG (2016) Sequence capture and phylogenetic utility of Genomic Ultraconserved Elements obtained from pinned insect specimens. **PLoS ONE** 11(8): e0161531.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161531>
- Branstetter MG, Longino JT, Ward PS, Faircloth BC (2017) Enriching the ant tree of life: enhanced UCE bait set for genome-scale phylogenetics of ants and other Hymenoptera. **Methods in Ecology and Evolution** 8, 768–776.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12742>
- Breiman L (2001) Random Forests. **Machine Learning** 45, 5–32.
<https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Brito P, Edwards SV (2009) Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. **Genetica** 135: 439–455.

<https://doi.org/10.1007/s10709-008-9293-3>

Cabanne GS, d'Horta FM, Sari EH, Santos FR, Miyaki CY (2008). Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic Forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematics implications. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 49: 760–773.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.09.013>

Card DC, Shapiro B, Giribet G, Moritz C, Edwards SV (2021) Museum Genomics. **Annual Review of Genetics** 55 (1): 633–659.

<https://doi.org/10.1146/annurev-genet-071719-020506>

Carnaval AC, Moritz C (2008) Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography** 35: 1187–1201.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x>

Carnaval AC, Waltari E, Rodrigues MT, Rosauer D, VanDerWal J, Damasceno R, Prates I, Strangas M, Spanos Z, Rivera D, Pie MR, Firkowski CR, Bornschein MR., Ribeiro LF, Moritz C (2014) Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society B**: 2812014146120141461.

<http://doi.org/10.1098/rspb.2014.1461>

Carvalho AF, Menezes RST, Somavilla A, Costa MA, Del Lama MA (2015) Polistinae biogeography in the Neotropics: history and prospects. **Journal of Hymenoptera Research** 42: 93–105.

<https://doi.org/10.3897/JHR.42.8754>

Carvalho AF, Santos GMM, Menezes RST, Costa MA (2014) Genetic diversity of *Angiopolybia pallens* (Lepelletier) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) explained by the disjunction of South American rainforests. **Genetics and Molecular Research** 13: 89–94.

<https://doi.org/10.4238/2014.January.8.7>

Carpenter JM, Garcete-Barrett BR [2003 (2002)] A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay** 14, 52–73.

Castresana J (2000) Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. **Molecular Biology and Evolution** 17: 540–552.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>

Costa LP, Leite YLR (2012) Historical fragmentation shaping vertebrate diversification in the Atlantic Forest biodiversity hotspot. In: Paterson BD, Costa LP (Eds). **Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals**. Chicago (IL): The University of Chicago Press; p. 284–306.

Costa LP (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography** 30: 71–86.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00792.x>

Drake JM, Randin C, Guisan A (2006) Modelling ecological niches with support vector machines. **Journal of Applied Ecology** 43: 424–432.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01141.x>

Edwards SV, Schultz AJ, Campbell-Staton S (2015) Next-generation sequencing and the expanding domain of phylogeography. *Folia Zoologica* 64(3): 187–206.

<https://doi.org/10.25225/fozo.v64.i3.a2.2015>

Faircloth BC, McCormack JE, Crawford NG, Harvey MG, Brumfield RT, Glenn TC (2012) Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary timescales. **Systematic Biology** 61: 717–726.

<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys004>

Faircloth, BC (2013) **illumiprocessor**: a trimmomatic wrapper for parallel adapter and quality trimming.

<http://dx.doi.org/10.6079/J9ILL>

Faircloth BC (2016) PHYLUCE is a software package for the analysis of conserved genomic loci. **Bioinformatics** 32: 786–788.

<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv646>

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12): 4302–4315.

<https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Garraffoni AR, Moura FR, Lourenço AP (2017) Areas of endemism in the Atlantic Forest: quantitative biogeography insights from orchid bees (Apidae: Euglossini). **Apidologie** 48, 513–522.

<https://doi.org/10.1007/s13592-017-0494-6>

Giordani Soika A (1990) Revisione degli Eumenidi neotropicali appartenenti ai generi *Pachymenes* Sauss., *Santamenes* n. gen., *Brachymenes* G.S., *Pseudacaromenes* G.S., *Stenosigma* G.S. e *Gamma* Zav. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 39: 71–172.

Giordani Soika A (1978) Revisione degli Eumenidi neotropicali appartenenti ai generi *Eumenes* Latr., *Omicron* Sauss., *Pararhaphidoglossa* Schulth. ed affini. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 29: 1–420.

Grandinete YC, Hermes MG, Noll FB (2015) Systematics and phylogeny of the Neotropical *Pachymenes* de Saussure and *Santamenes* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology** 40: 365–384.

<https://doi.org/10.1111/syen.12105>

Grandinete YC, Noll FB (2013) Checklist of Social (Polistinae) and Solitary (Eumeninae) Wasps from a Fragment of Cerrado “Campo Sujo” in the State of Mato Grosso do Sul, Brazil. **Sociobiology** 60(1): 101–106.

<https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i1.101-106>

Hoang DT, Chernomor O, von Haeseler A, Minh BQ, Vinh LS (2018) UFBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. **Molecular Biology and Evolution** 35 (2): 518–522.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msx281>

Katoh K, Rozewicki J, Yamada KD (2019) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. **Briefings in Bioinformatics** 20 (4): 1160–1166.
<https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>

Ledo RMD, Colli GR (2017) The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. **Journal of Biogeography** 44: 2551– 2563.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13049>

Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, Senfeld T, Calcott B (2017) PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. **Molecular biology and evolution** 34 (3): 772–773.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>

Leaché AD, Chavez AS, Jones LN, Grummer JA, Gottscho AD, Linkem CW (2015) Phylogenomics of Phrynosomatid lizards: conflicting signals from sequence capture versus restriction site associated DNA sequencing. **Genome Biology and Evolution** 7(3): 706–719.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evv026>

Leite YLR, Costa LP, Loss AC, Rocha RG, Batalha-Filho H, Bastos AC, Quaresma VS, Fagundes V, Paresque R, Passamani M, Pardini R (2016). Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 113: 1008–1013.
<https://doi.org/10.1073/pnas.151306211>

Lopes RB, Menezes RST (2017) *Synoeca ilheensis* sp. nov., a new social wasp (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) from Brazilian lowland Atlantic Forest. **Zootaxa** 4300 (3): 445–450.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4300.3.8>

Löwenberg-Neto, P. (2014) Neotropical region: A shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. **Zootaxa** 3802 (2): 300.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3802.2.12>

Luo L, Carpenter JM, Chen B, Li T (2022) First Comprehensive Analysis of Both Mitochondrial Characteristics and Mitogenome-Based Phylogenetics in the Subfamily Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Insects** 13(6): 1–17.
<https://10.3390/insects13060529>

Martins FM (2011) Historical biogeography of the Brazilian Atlantic forest and the Carnaval–Moritz model of Pleistocene refugia: what do phylogeographical studies tell us? **Biological Journal of the Linnean Society** 104 (3): 499–509.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01745.x>

Marques MCM, Grelle CEV (Eds) (2021) **The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest**. Springer Cham, Springer Nature Switzerland AG. XXX, 517 p.

<https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7>

McCormack JE, Hird SM, Zellmer AJ, Carstens BC, Brumfield RT (2013) Applications of next-generation sequencing to phylogeography and phylogenetics. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 66 (2): 526–538.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.12.007>

Menezes RST, Lloyd MW, Brady SG (2020) Phylogenomics indicates Amazonia as the major source of Neotropical swarm-founding social wasp Diversity. **Proceedings of the Royal Society B**: 28720200480–20200480.

<http://doi.org/10.1098/rspb.2020.0480>

Menezes RST, Brady SG, Carvalho AF, Del Lama MA, Costa MA (2017) The roles of barriers, refugia, and chromosomal clines underlying diversification in Atlantic Forest social wasps. **Scientific Reports** 7, 7689.

<https://doi.org/10.1038/s41598-017-07776-7>

Morrone J. J., Escalante T., Rodríguez-Tapia G., Carmona, A., Arana, M., Mercado-Gómez, J. D. (2022) Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94: e20211167.

<https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403 (6772): 853–858.

<https://doi.org/10.1038/35002501>

Naka LN, Werneck FP, Rosser N, Pil MW, Boubli JP (2022) Editorial: The role of rivers in the origins, evolution, adaptation, and distribution of biodiversity. **Frontiers in Ecology and Evolution** 10: 1035859.

<https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1035859>

Nguyen L.-T, Schmidt HA, von Haeseler A, Minh BQ (2015) IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. **Molecular Biology and Evolution** 32: 268–274.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>

Pellegrino KC, Rodrigues MT, Waite AN, Morando M, Yassuda YY, Sites JW Jr. (2005) Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Journal of the Linnean Society** 85: 13–26.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00472.x>

Pfeifer B, Wittelsbuerger U, Ramos-Onsins SE, Lercher MJ (2014) PopGenome: an efficient Swiss army knife for population genomic analyses in R. **Molecular Biology and Evolution** 31: 1929–1936.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msu136>

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modeling** 190: 231–259.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Piekarski PK, Carpenter JM, Lemmon AR, Lemmon EM, Sharanowski BJ (2018) Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution in Wasps (Vespidae). **Molecular Biology and Evolution** 35, 1–13.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msy124>

Prjibelski A, Antipov D, Meleshko, D, Lapidus A, Korobeynikov, A (2020) Using SPAdes de novo assembler. **Current Protocols in Bioinformatics** 70: e102.

<https://doi.org/10.1002/cpbi.102>

Rambaut A (2010) **FigTree v1.3.1**. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh.

<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

R Core Team (2022) **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

<https://www.R-project.org/>

Raxworthy CJ, Smith BT. Mining museums for historical DNA: advances and challenges in museomics. **Trends in Ecology & Evolution** 36 (11): 1049–1060.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.07.009>

Ribeiro DG, Silvestre R, Garcete-Barrett BR (2019) Diversity of wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae) along an altitudinal gradient of Atlantic Forest in Itatiaia National Park, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 63 (1): 22–29.

<https://doi.org/10.1016/j.rbe.2018.12.005>

Reneker J, Lyons E, Conant GC, Pires JC, Freeling M, Shyu CR, Korkin D (2012) Long identical multispecies elements in plant and animal genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 109 (19): E1183–E1191.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1121356109>

Reuter JA, Spacek DV, Snyder MP (2015) High-throughput sequencing technologies. **Molecular Cell** 58 (4): 586–97.

<https://doi.org/10.1016/j.molcel.2015.05.004>

Santos BF, Scherrer MV, Loss AC (2018) Neither barriers nor refugia explain genetic structure in a major biogeographic break: phylogeography of praying mantises in the Brazilian Atlantic Forest. **Mitochondrial DNA Part A**.

<https://doi.org/10.1080/24701394.2018.1445242>

Satler JD, Carstens BC, Garrick RC, Espíndola A (2021) The Phylogeographic Shortfall in Hexapods: A Lot of Leg Work Remaining. **Insect Systematics and Diversity** 5 (5): 1–18.

<https://doi.org/10.1093/isd/ixab015>

Smith BT, Harvey MG, Faircloth BC, Glenn TC, Brumfield RT (2014) Target capture and massively parallel sequencing of ultraconserved elements (UCEs) for comparative studies at shallow evolutionary time scales. **Systematic Biology** 63 (1): 83–95.

<https://doi.org/10.1093/sysbio/syt061>

Sillero N, Arenas-Castro S, Enriquez-Urzelai U, Vale C, Sousa-Guedes D, Martínez-Freiría F, Real R, Barbosa, M (2021) Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. **Ecological Modelling** 456(2021): 1–19.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>

Silva M da, Noll FB, Castro ACM (2018) Phylogeographic analysis reveals high genetic structure with uniform phenotypes in the paper wasp *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera: Vespidae). **PLoS One** 13 (3): e0194424.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194424>

Silva JL, Vaz-de-Mello FZ. Areas of endemism in the Brazilian Atlantic Forest based on the distribution of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). **Iheringia – série Zoologia** 110: e2020003.

<https://doi.org/10.1590/1678-4766e2020003>

Sobral-Souza T, Lima-Ribeiro MS, Solferini VN (2015) Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology** 29: 643–655.

<https://doi.org/10.1007/s10682-015-9780-9>

Somavilla A, Carvalho AF, Menezes RST (2021). Biogeographical Hypotheses for the Neotropical Social Wasps. In.: Prezoto F, Nascimento FS, Barbosa BC, Somavilla A (Eds) **Neotropical Social Wasps**. Springer, Cham. 472 p.

https://doi.org/10.1007/978-3-030-53510-0_13

Stamatakis A (2014) RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. **Bioinformatics** 30 (9): 1312–1313.

<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>

Sumner, S. (2022) *Endless Forms: The Secret World of Wasps*. HarperCollins UK: London, UK. 387 p.

Tajima F (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics** 123 (3): 585–95.

<https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>

Talavera G, Castresana J (2007) Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. **Systematic Biology** 56: 564–577.

<https://doi.org/10.1080/10635150701472164>

Tonione MA, Bi K, Dunn RR, Lucky A, Portik DM, Tsutsui ND (2022). Phylogeography and population genetics of a widespread cold-adapted ant, *Prenolepis imparis*. **Molecular Ecology** 31: 4884–4899.

<https://doi.org/10.1111/mec.16624>

Vieira L, Costa C, Vaz-de-Mello FZ, Louzada J (2022) Riverine barrier hypothesis explains the structure of dung beetle communities in Brazilian Coastal Sand-dune forests. **Acta Oecologica** 115: 103835.

<https://doi.org/10.1016/j.actao.2022.103835>

Young AD, Gillung JP (2019) Phylogenomics – principles, opportunities and pitfalls of big-data phylogenetics. **Systematic Entomology** 45 (2): 225–247.
<https://doi.org/10.1111/syen.12406>

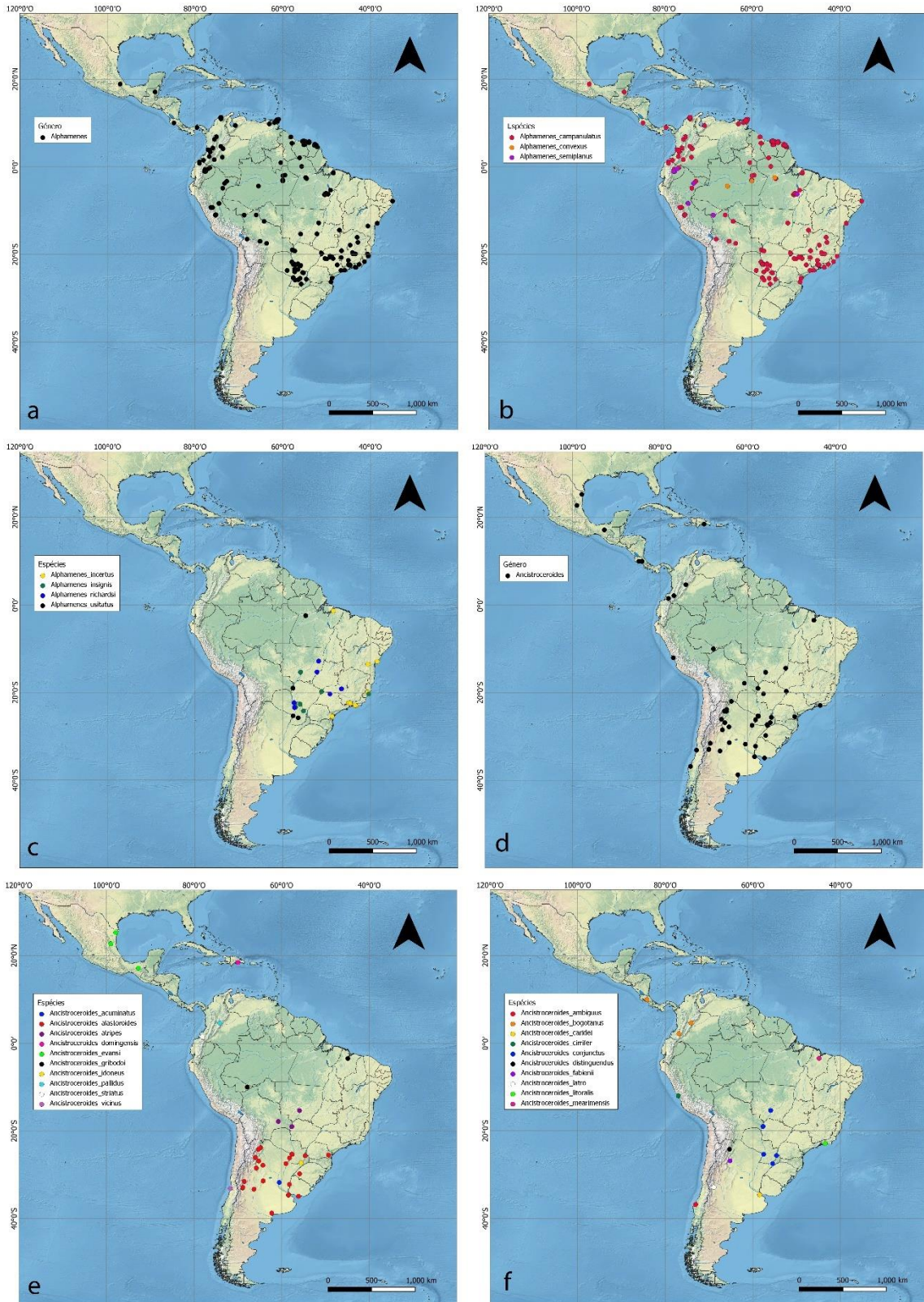
Wallace, AR (1852) On the monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society** 20: 107–110.

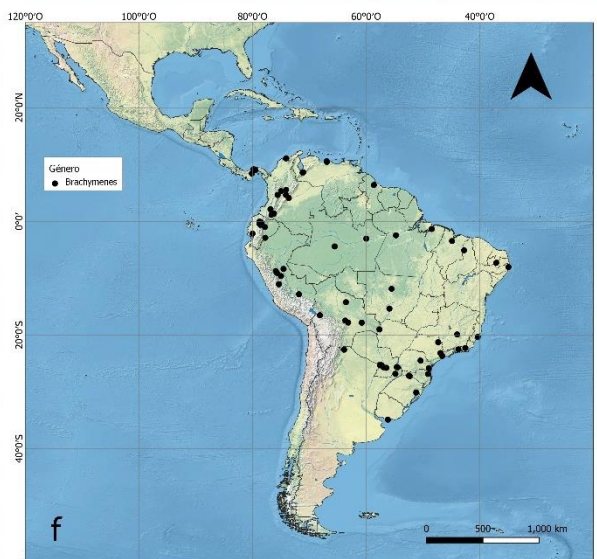
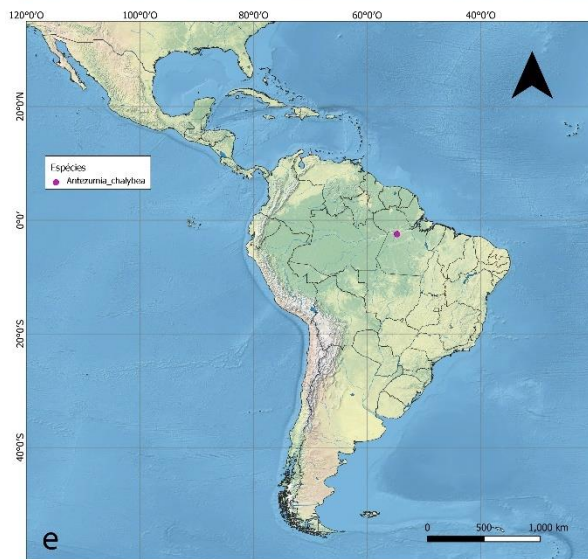
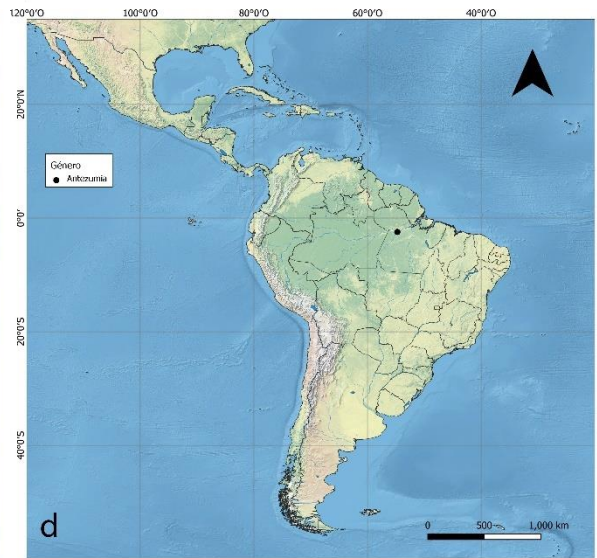
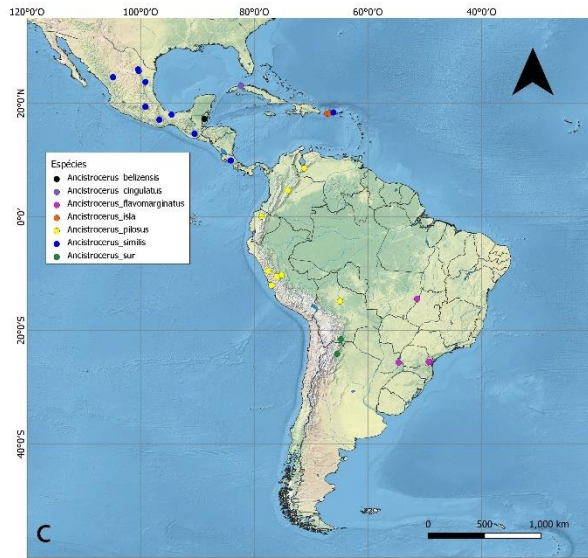
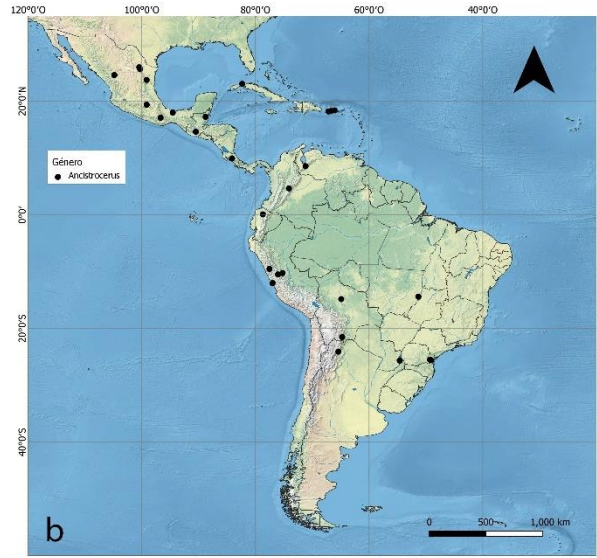
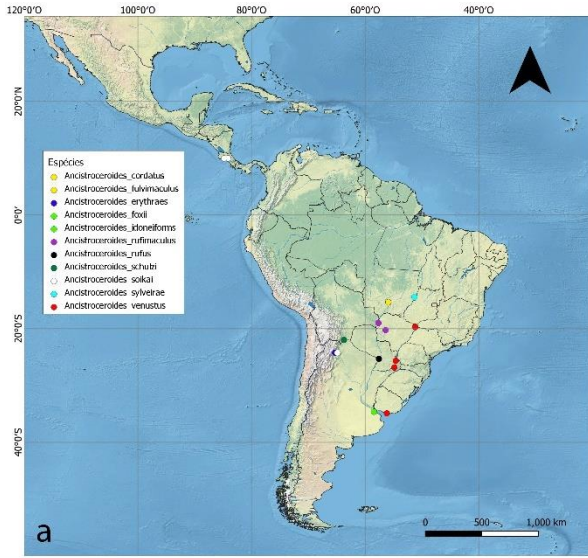
Winker K, Glenn TC, Faircloth BC (2018) Ultraconserved elements (UCEs) illuminate the population genomics of a recent, high-latitude avian speciation event. **PeerJ** 6: e5735.
<https://doi.org/10.7717/peerj.5735>

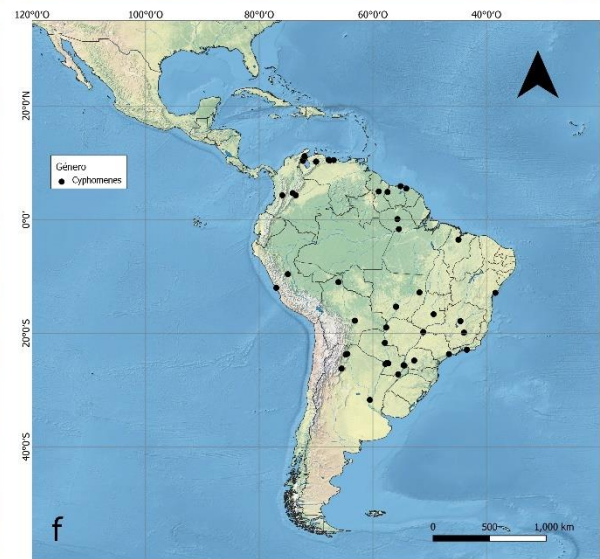
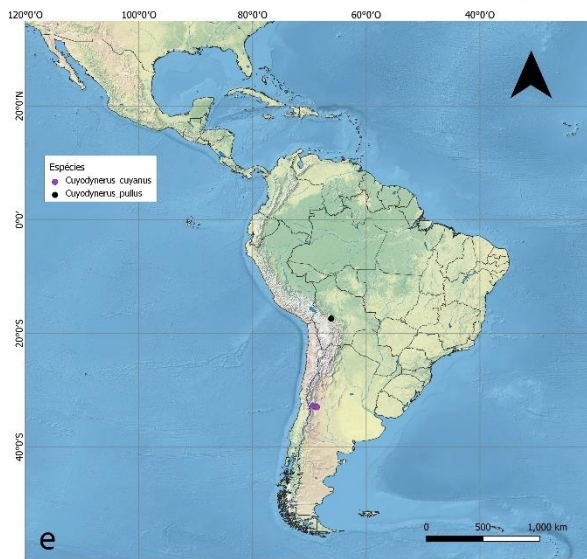
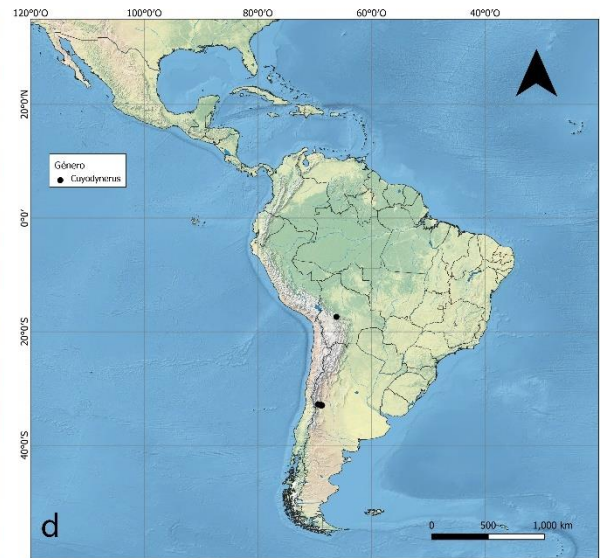
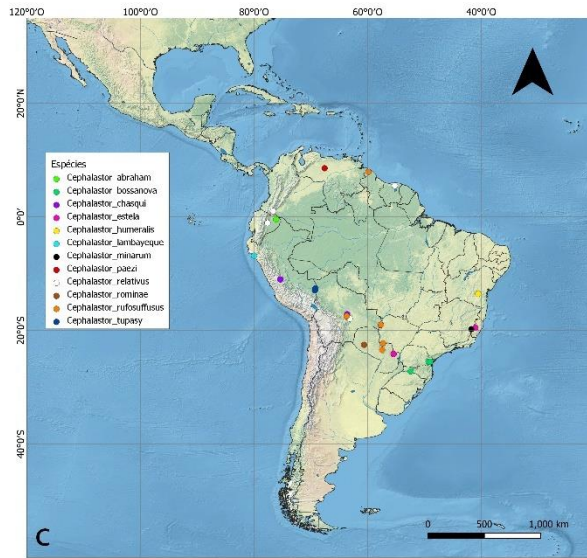
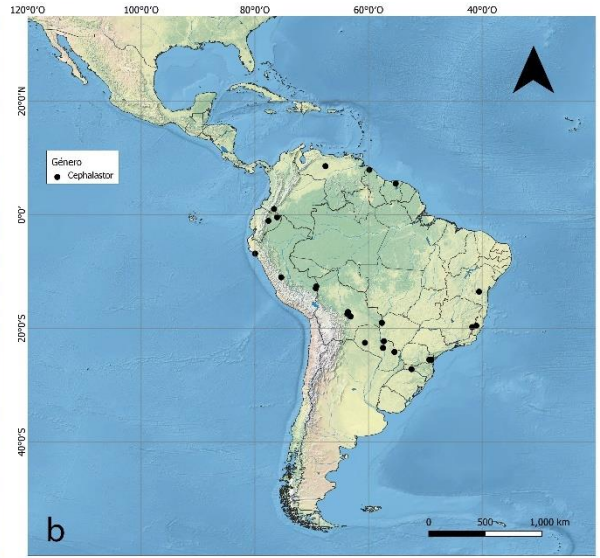
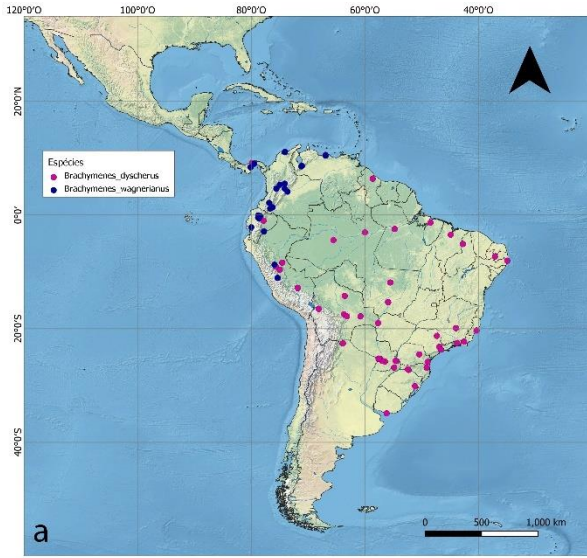
Zhang YM, Williams JL, Lucky A (2019) Understanding UCEs: A comprehensive primer on Using Ultraconserved Elements for arthropod phylogenomics. **Insect Systematics and Diversity** 3 (5): 3; 1–12
<https://doi.org/10.1093/isd/ixz016>

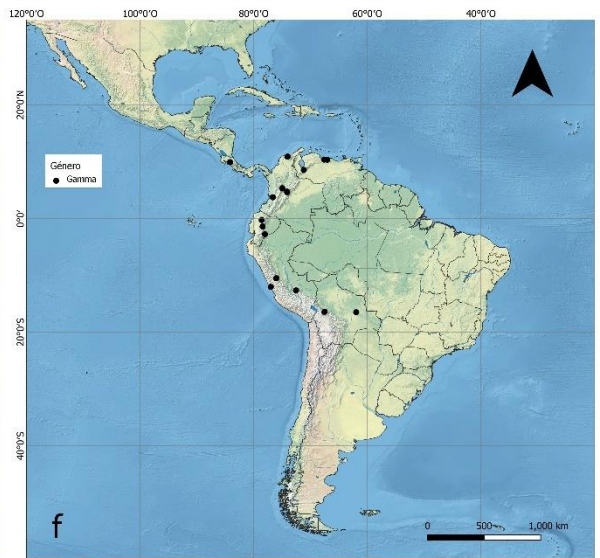
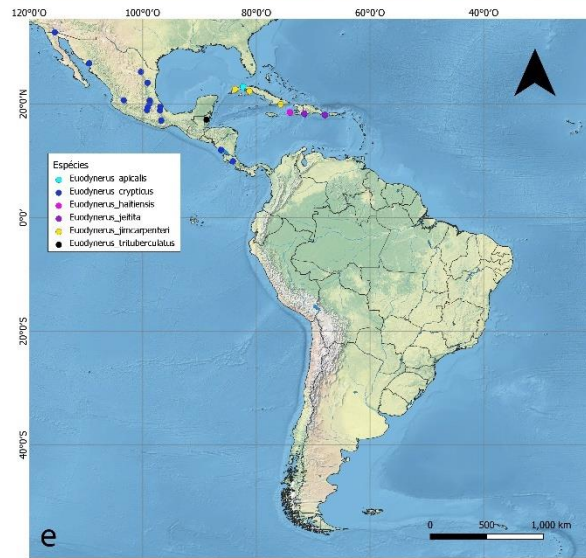
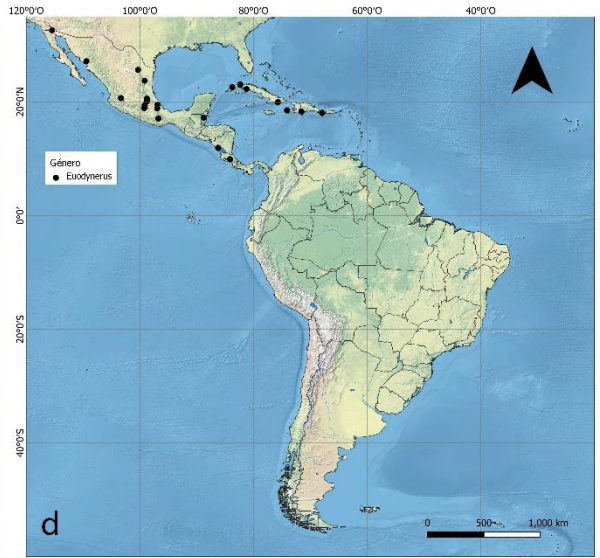
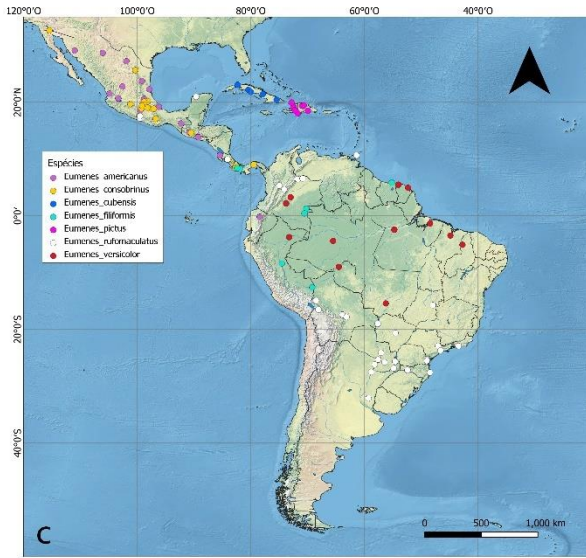
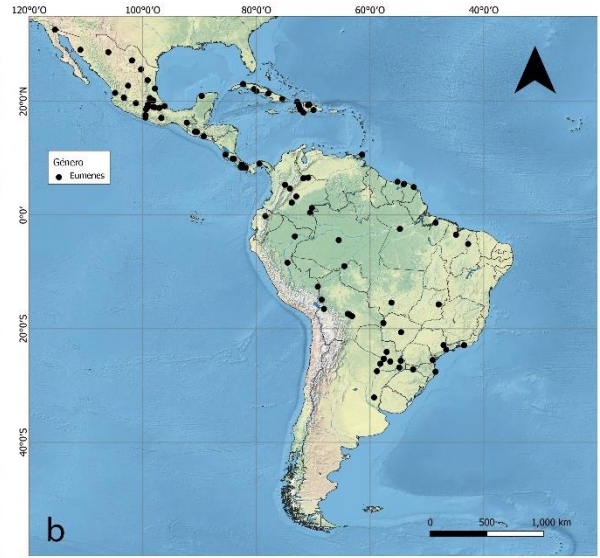
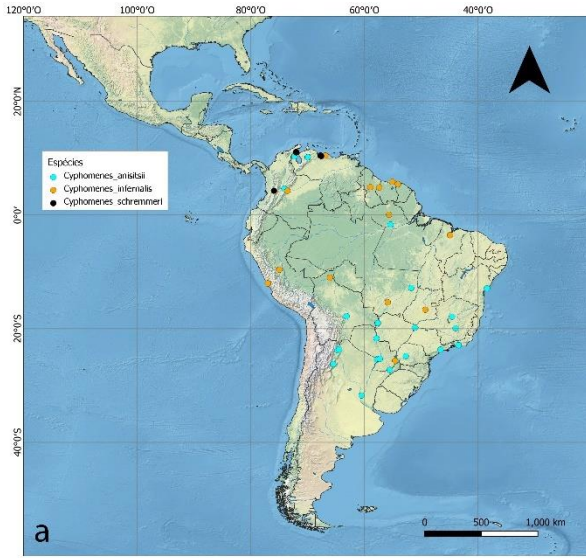
ANEXO I – Registros de ocorrência dos Eumeninae Neotropicais e Andinos

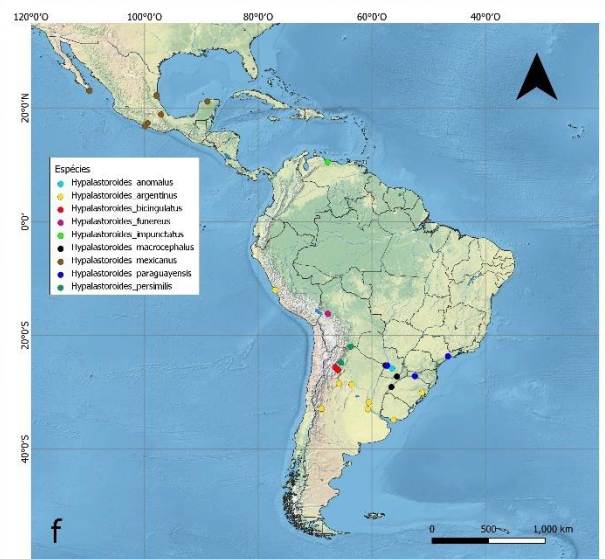
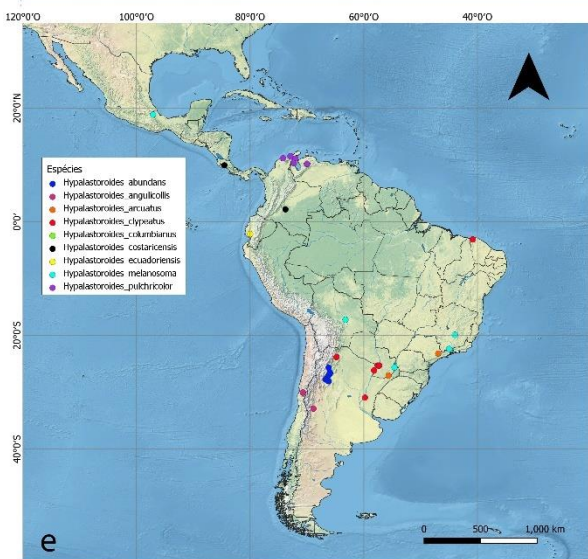
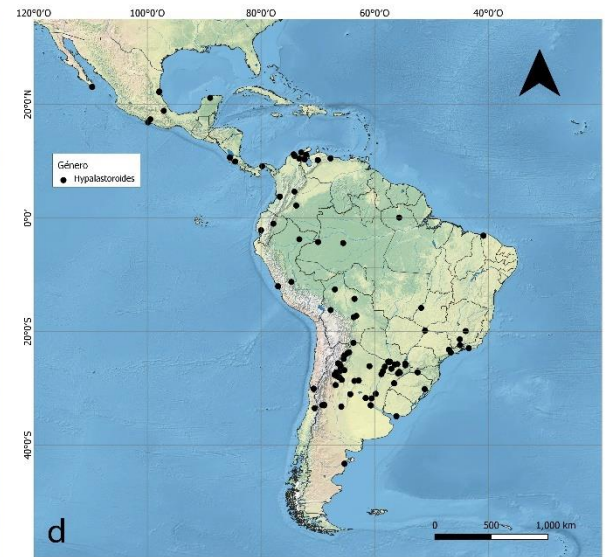
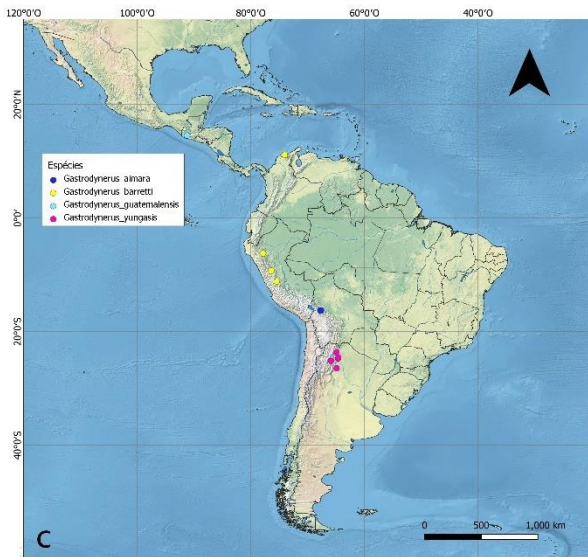
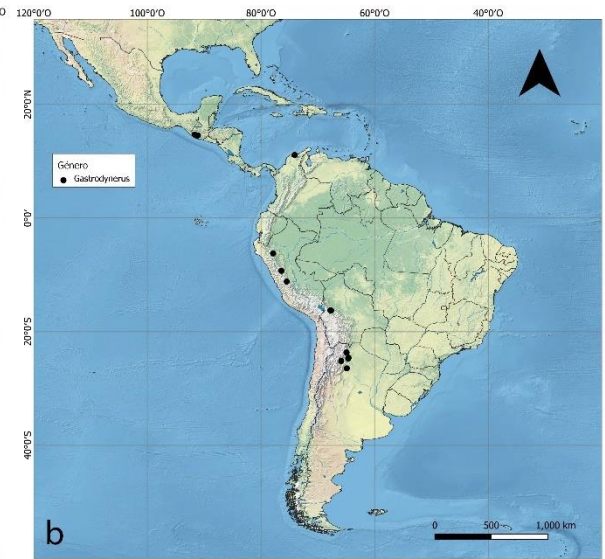
Mapas com os registros de ocorrência dos Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) das regiões Neotropical e Andina utilizados no presente estudo.

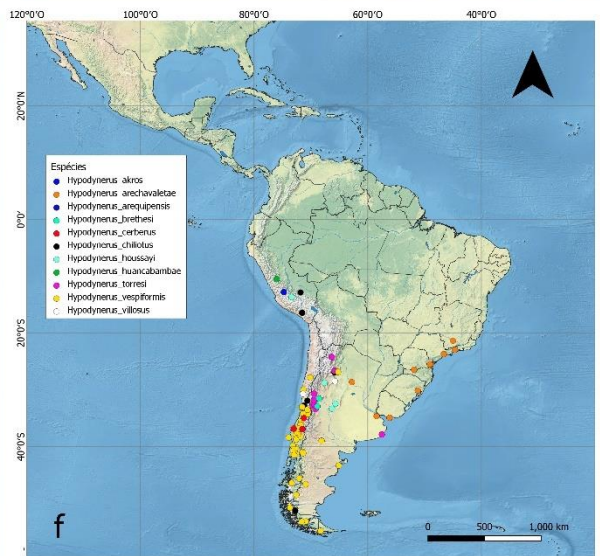
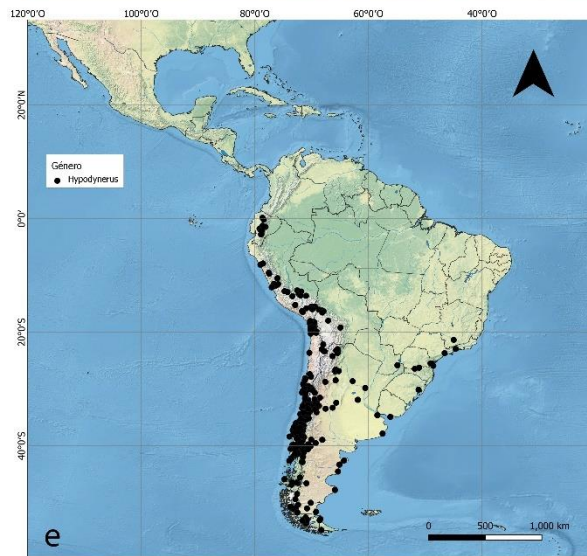
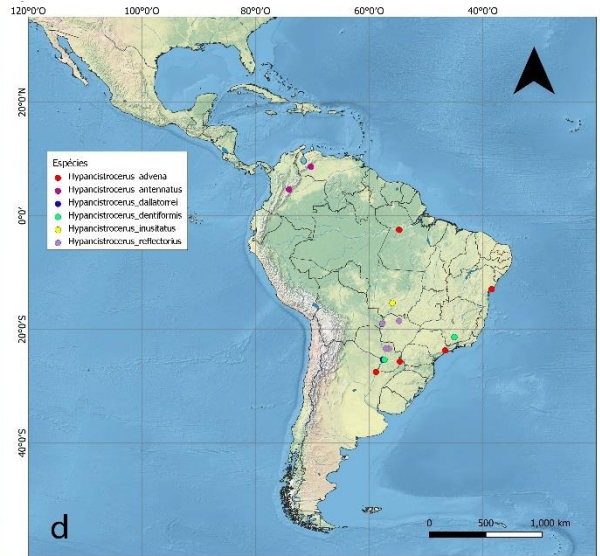
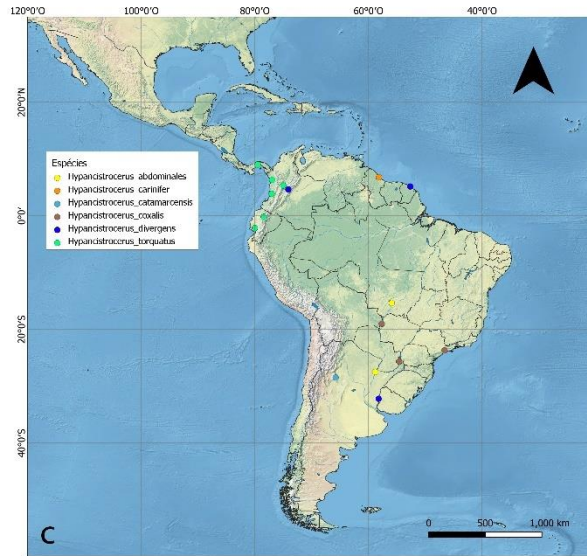
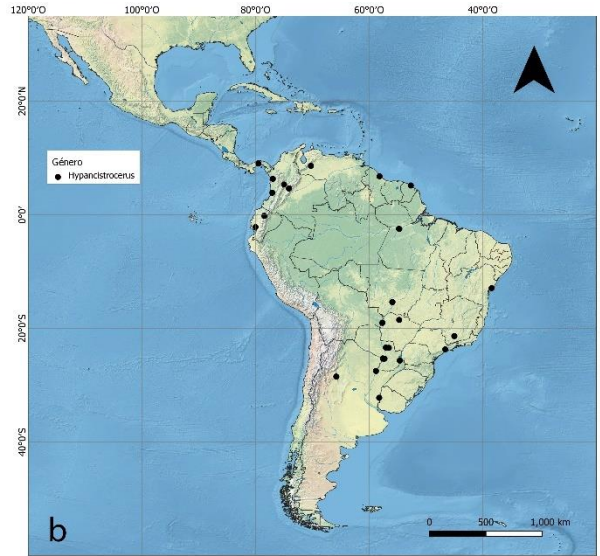
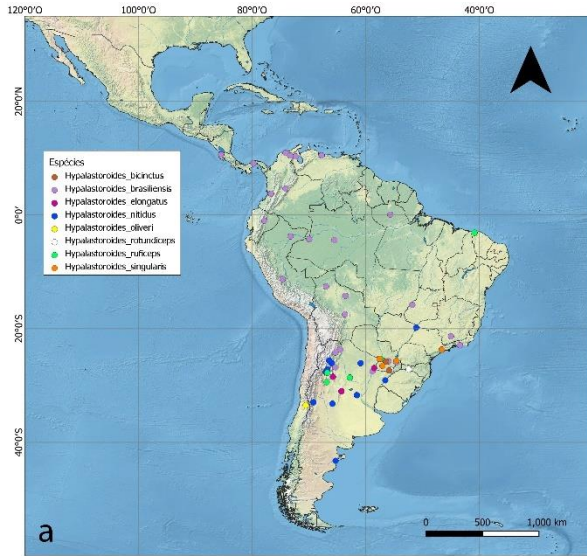


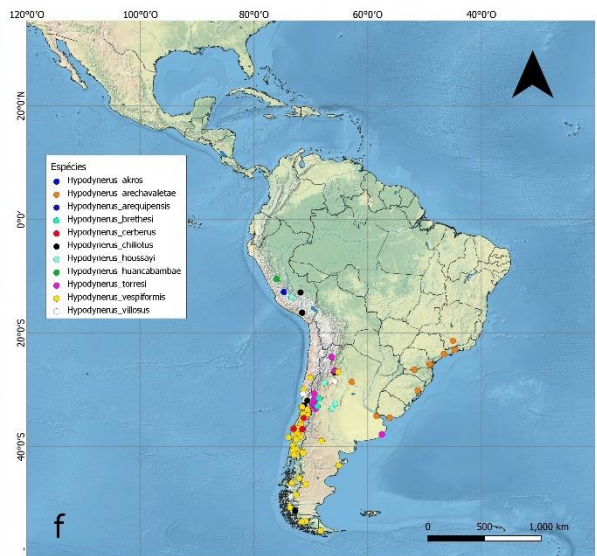
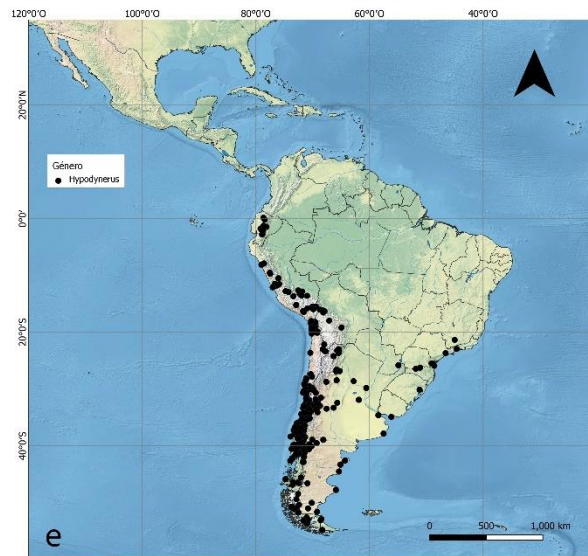
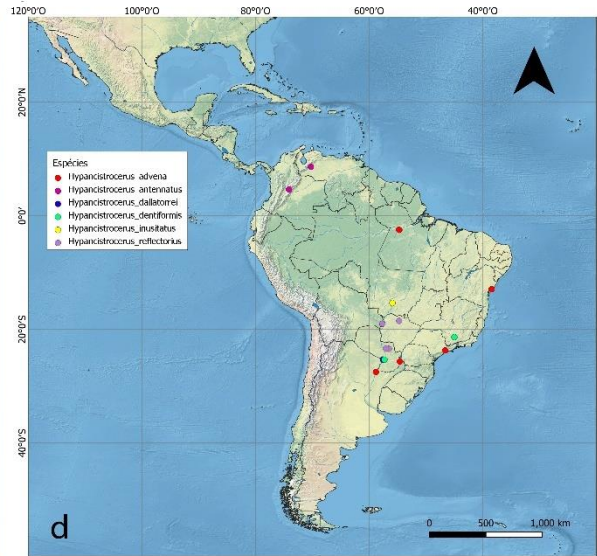
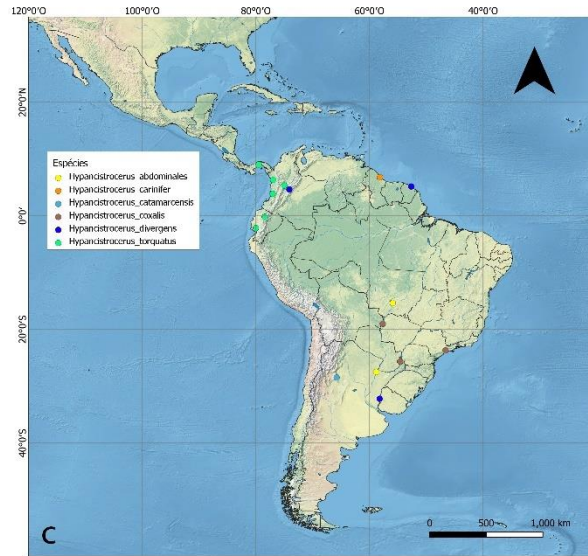
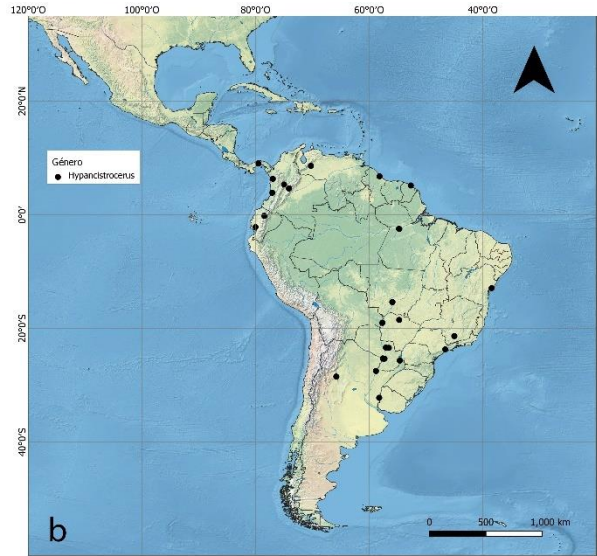
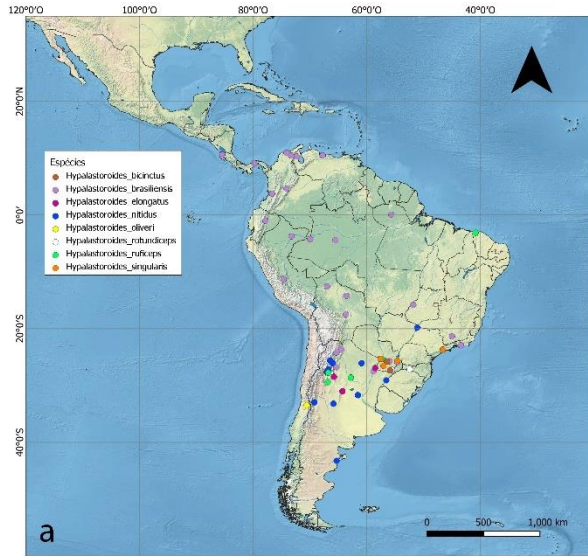


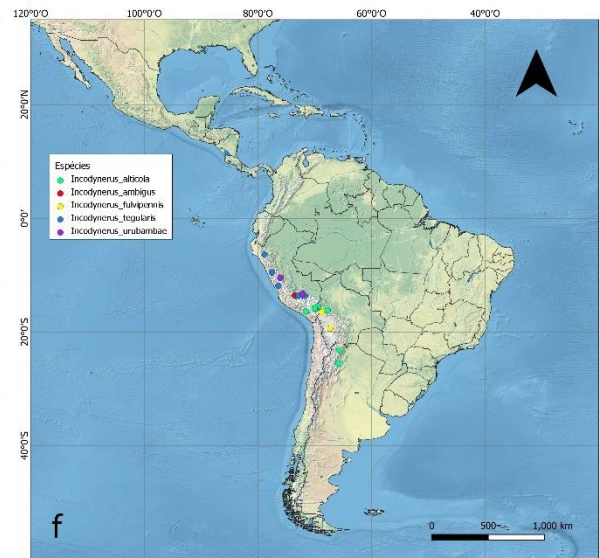
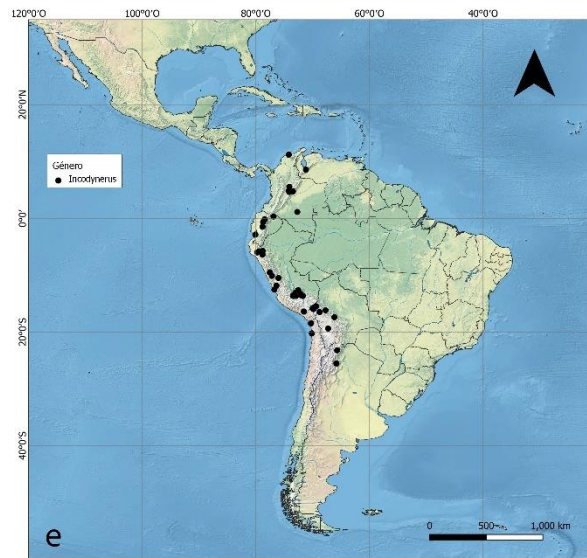
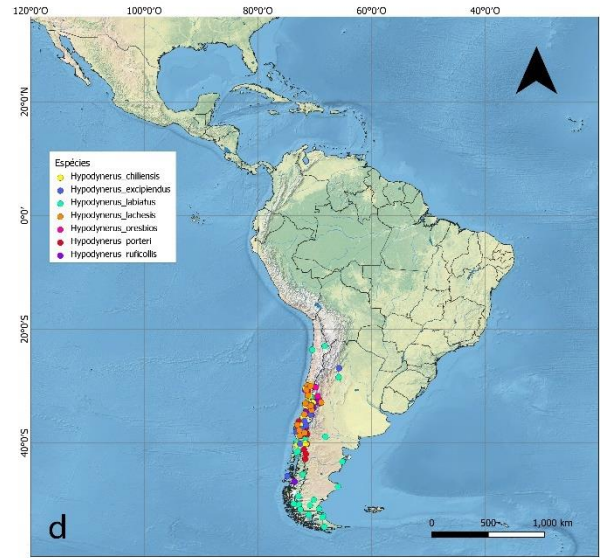
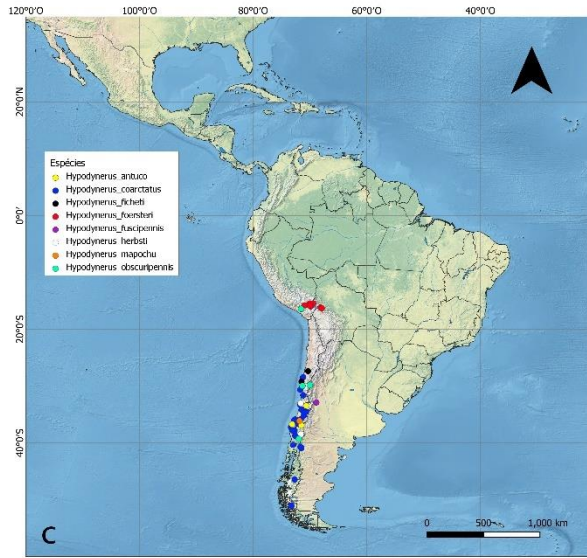
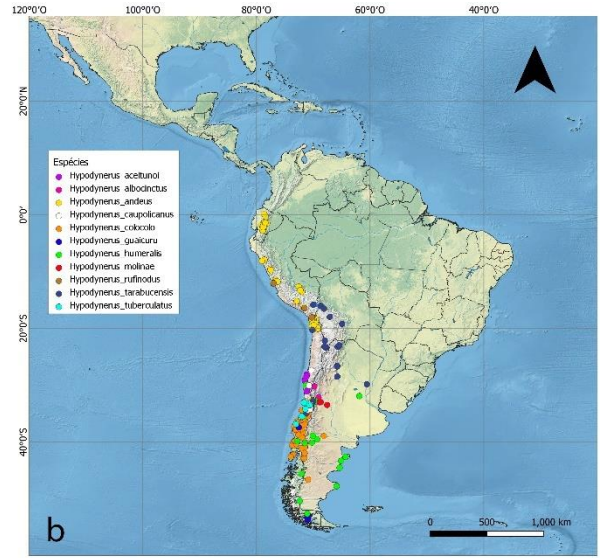
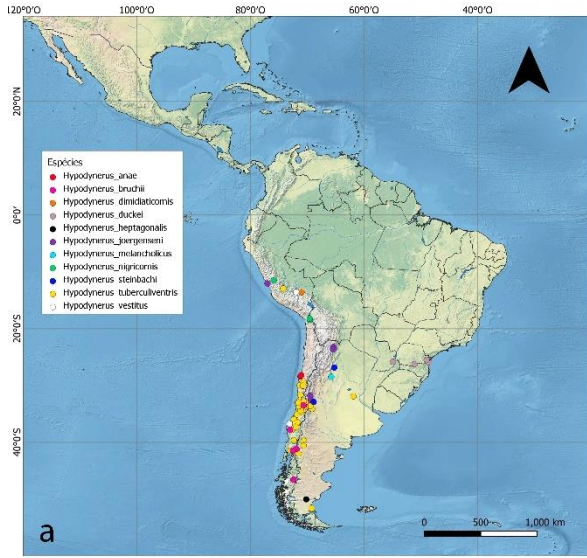


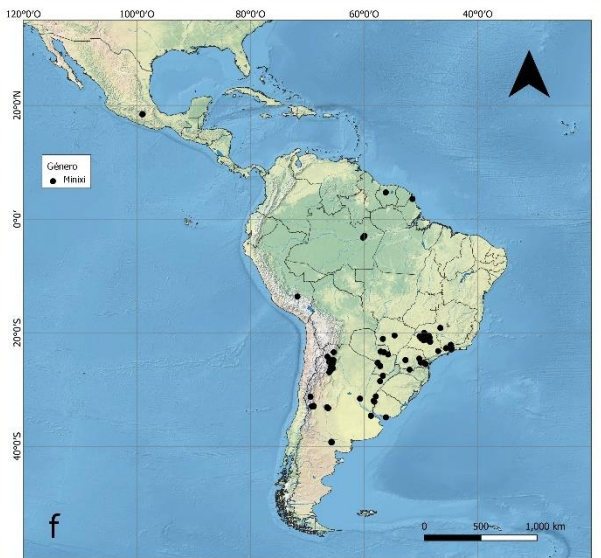
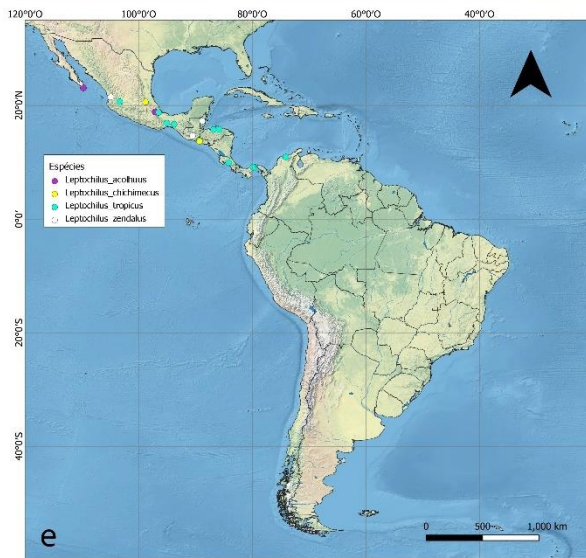
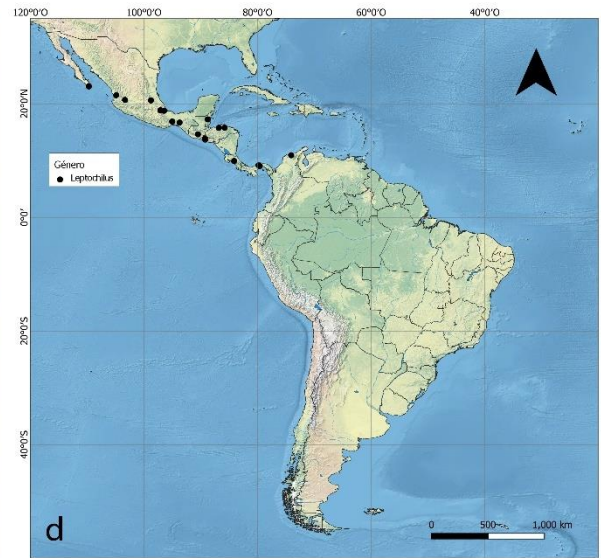
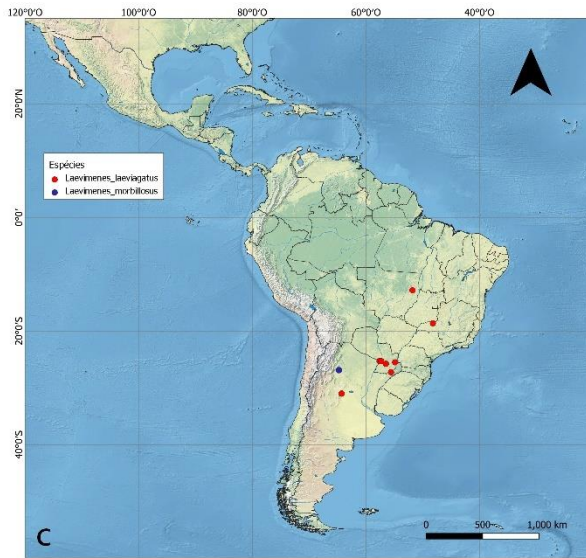
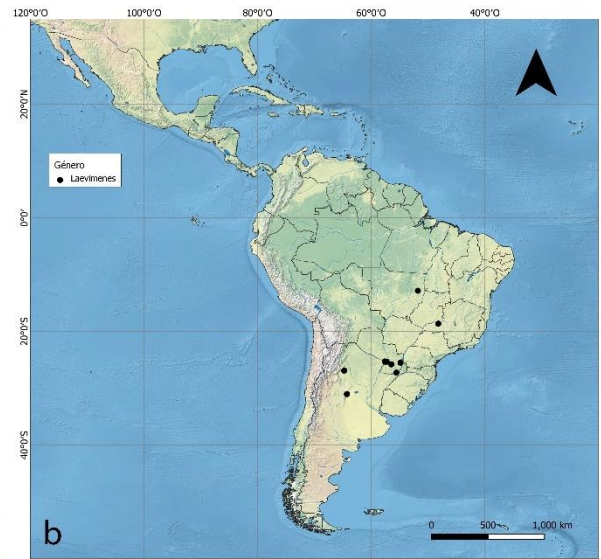
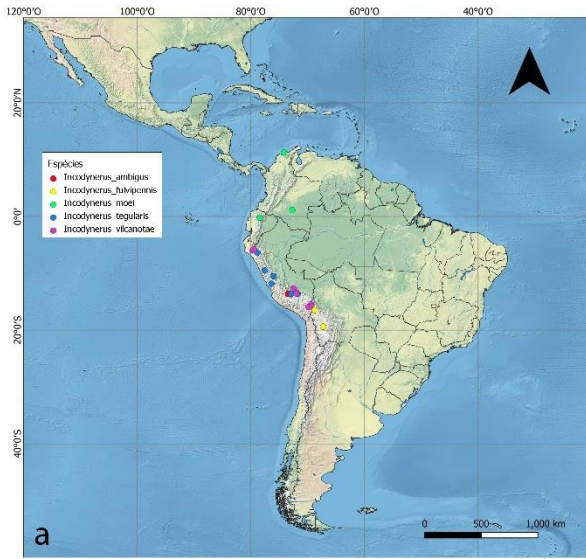


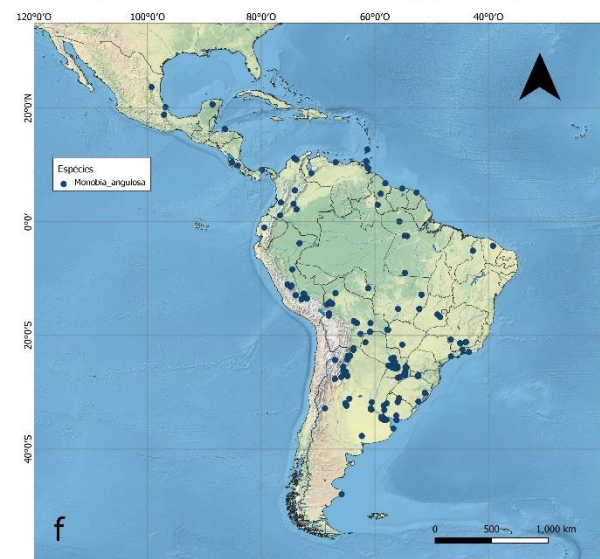
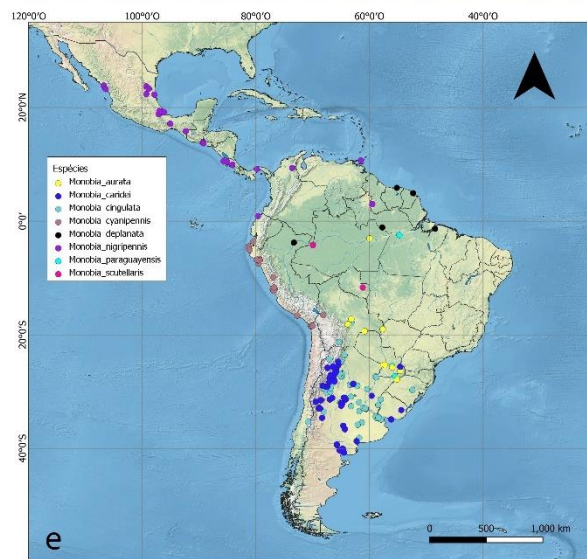
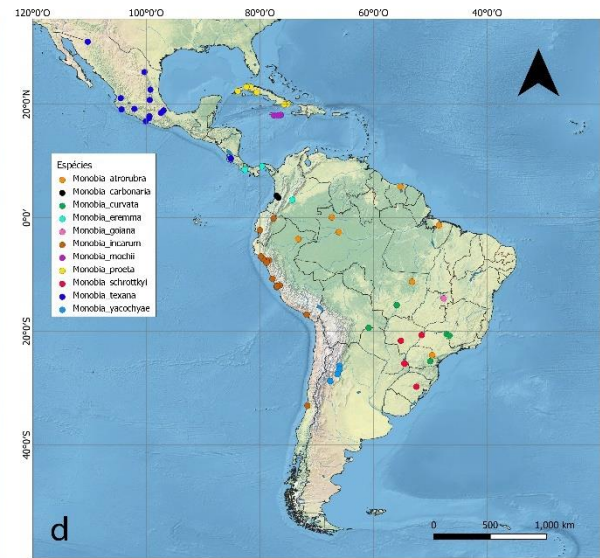
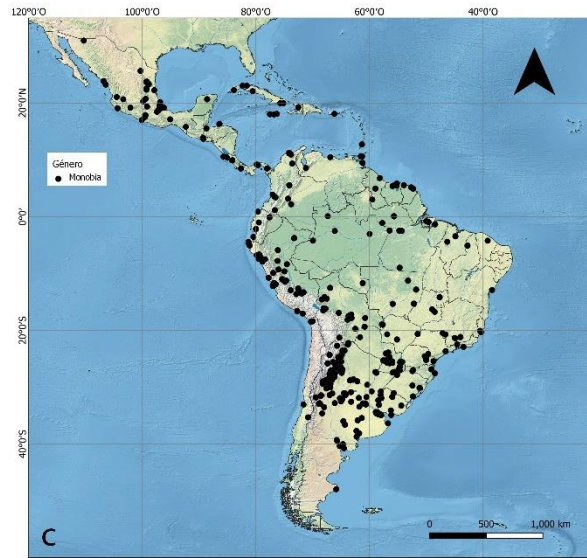
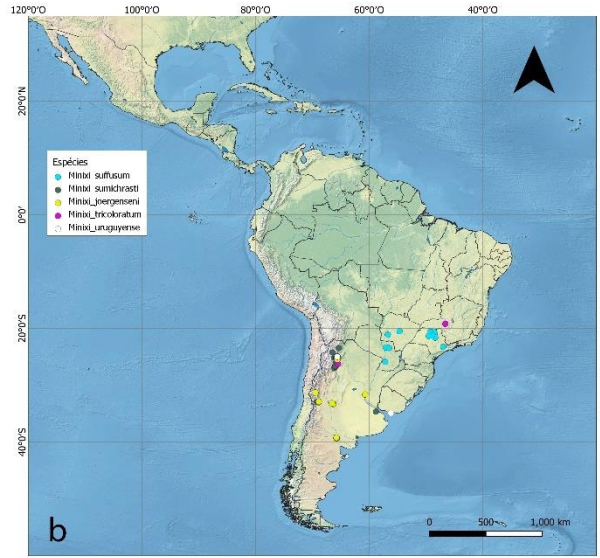
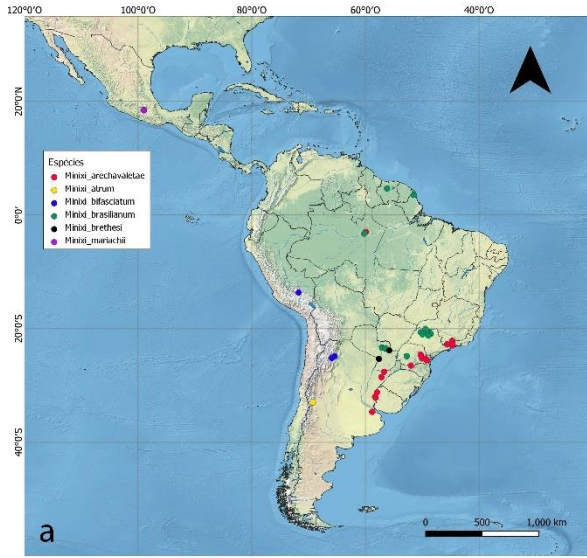


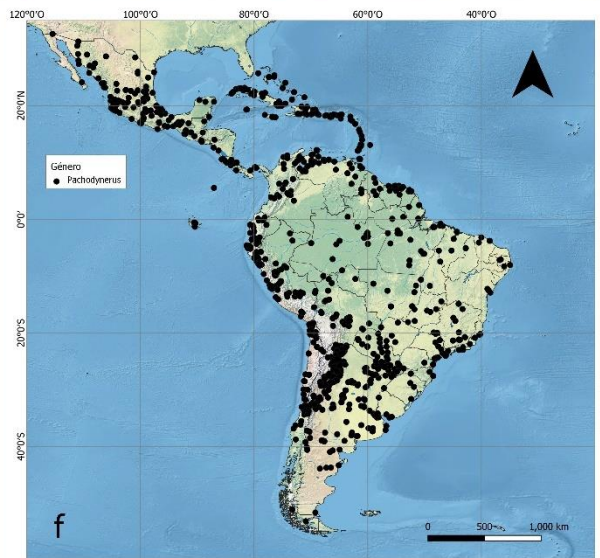
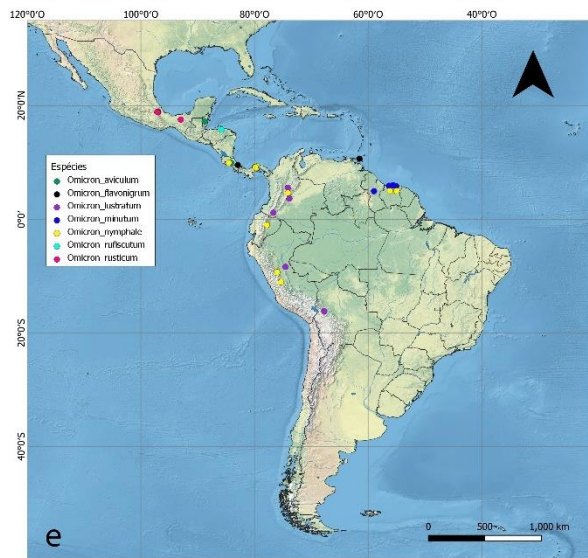
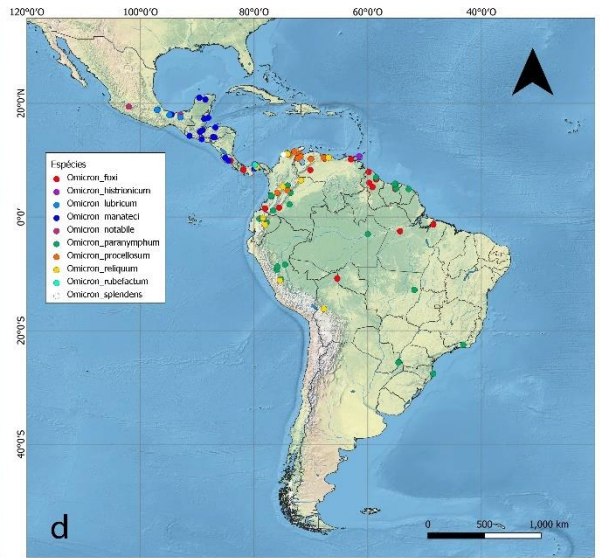
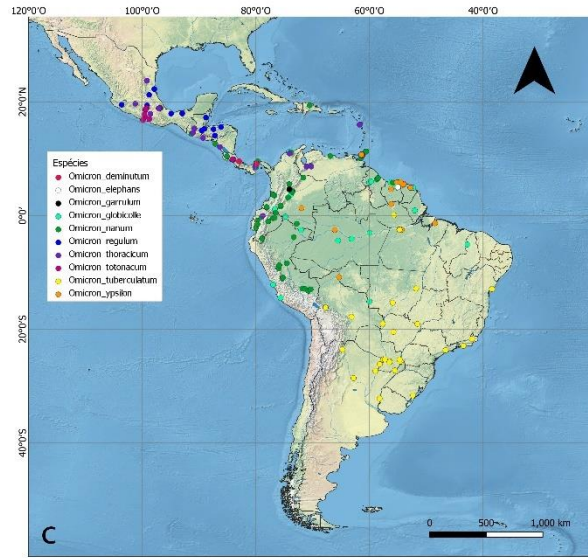
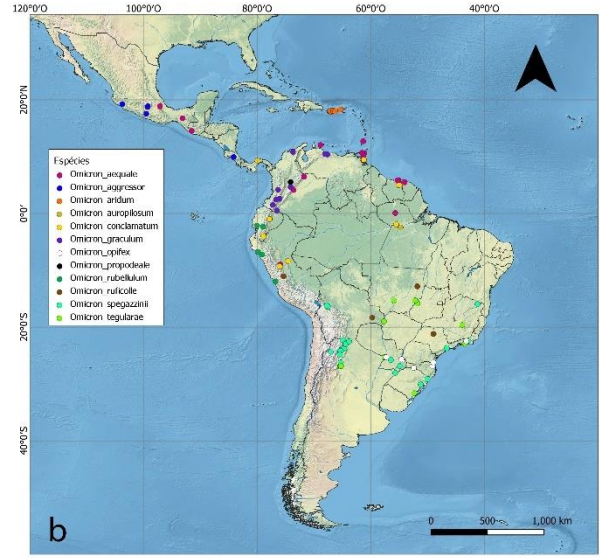
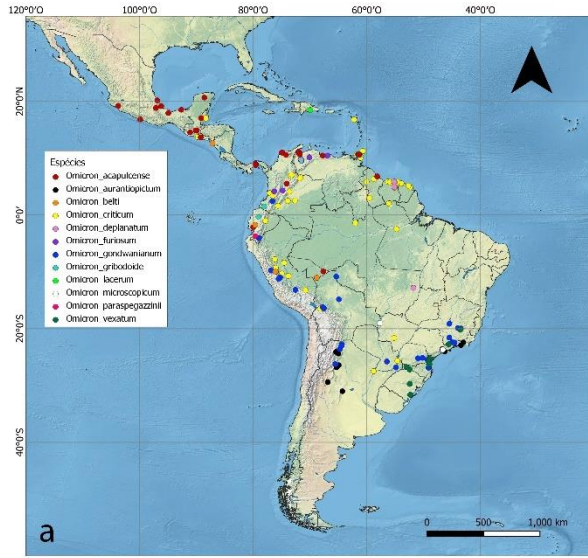


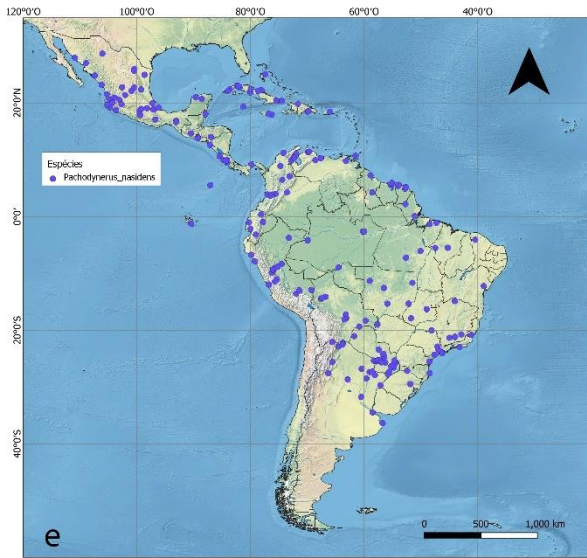
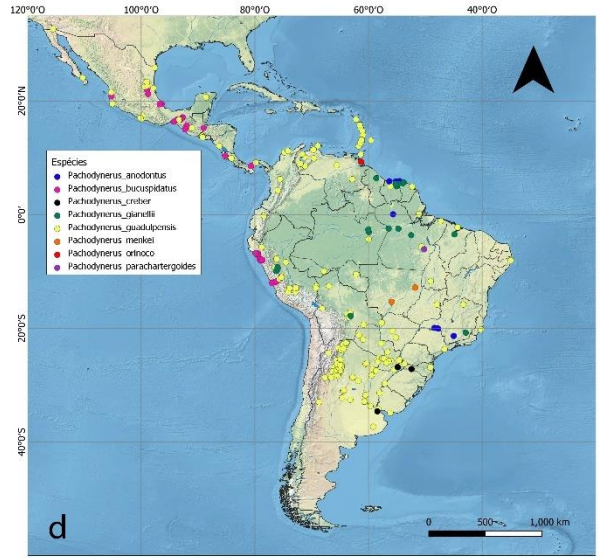
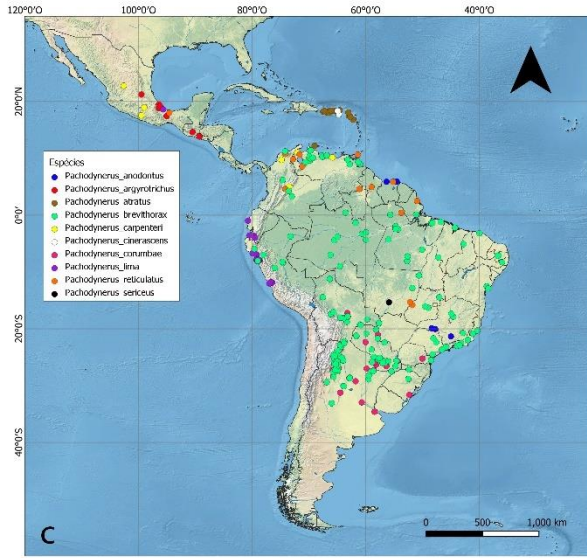
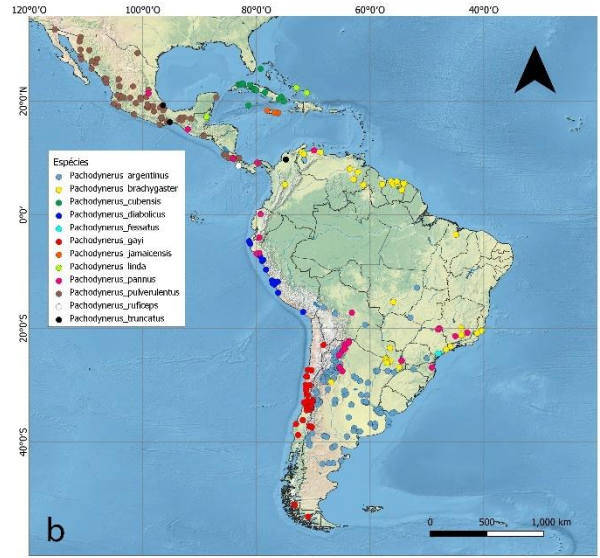
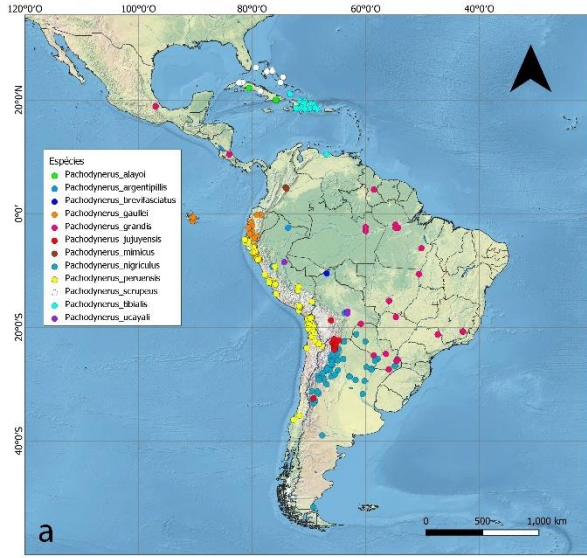


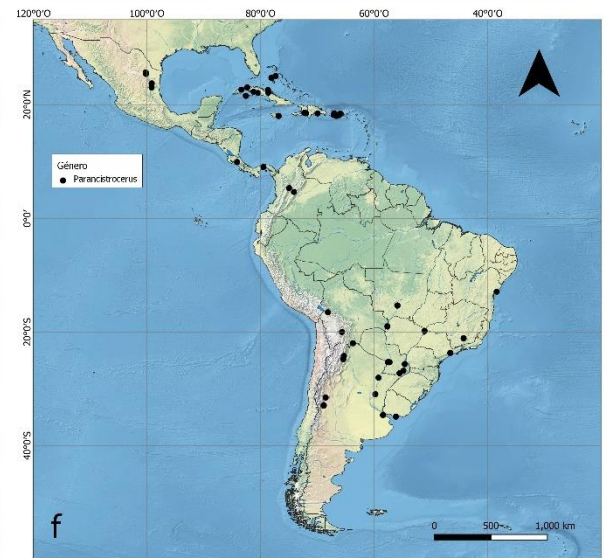
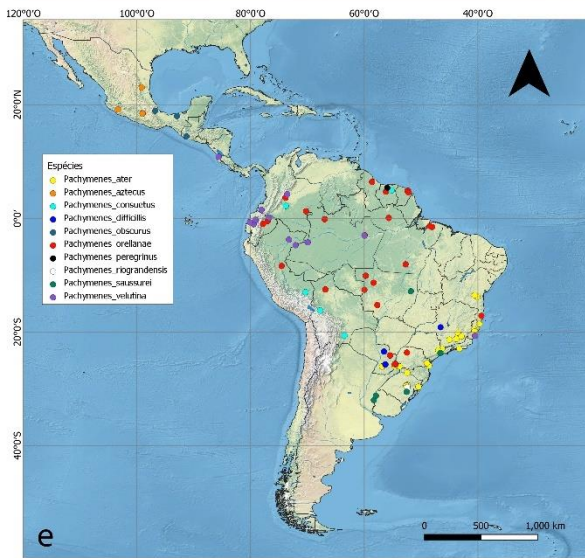
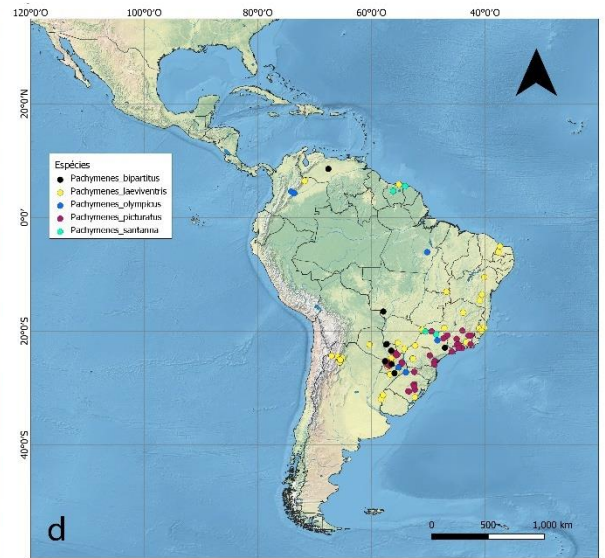
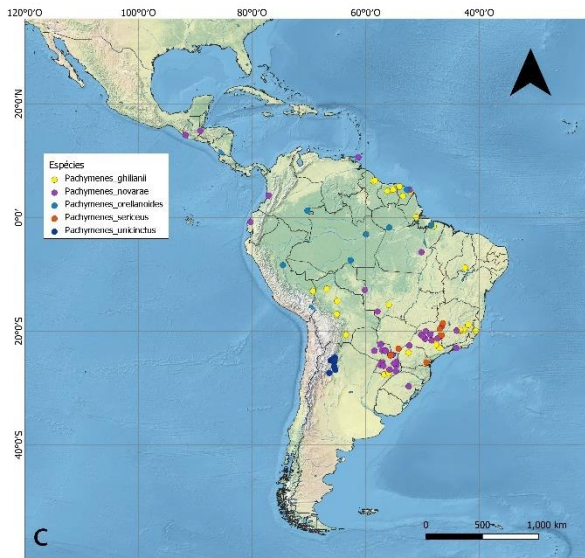
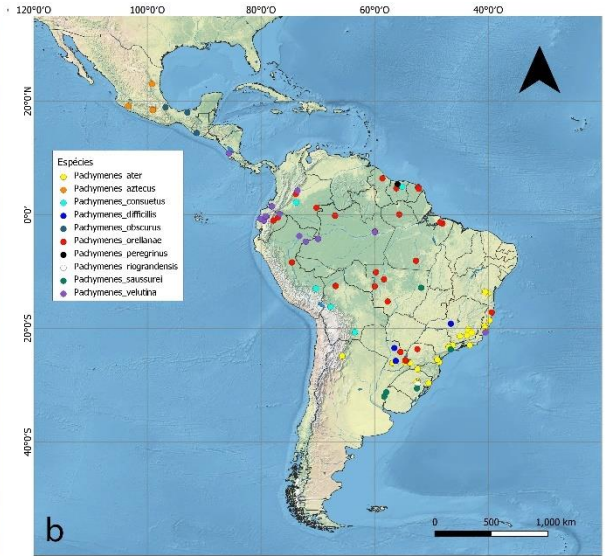
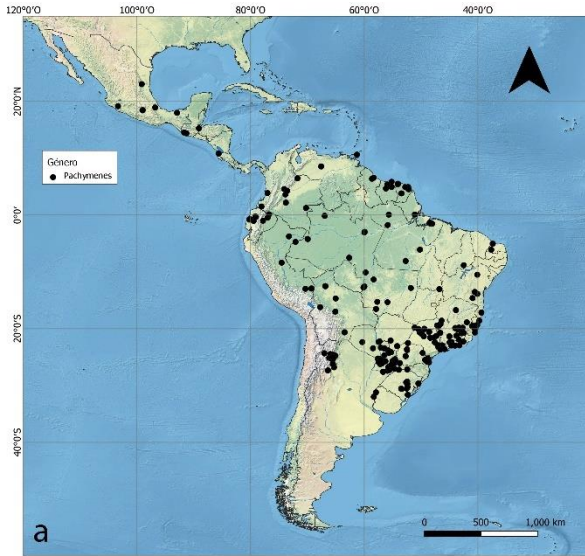


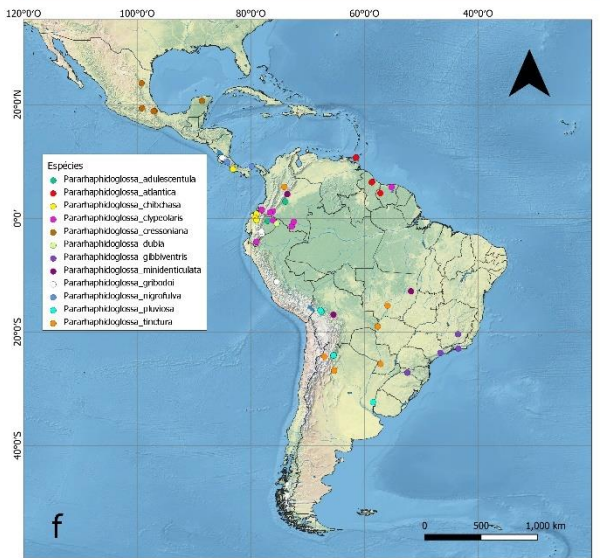
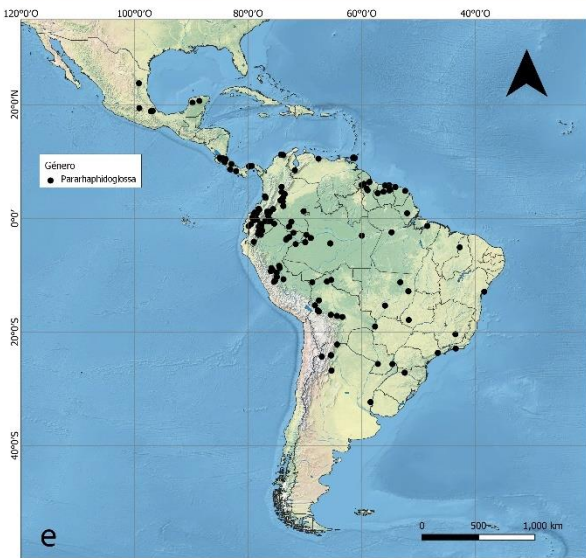
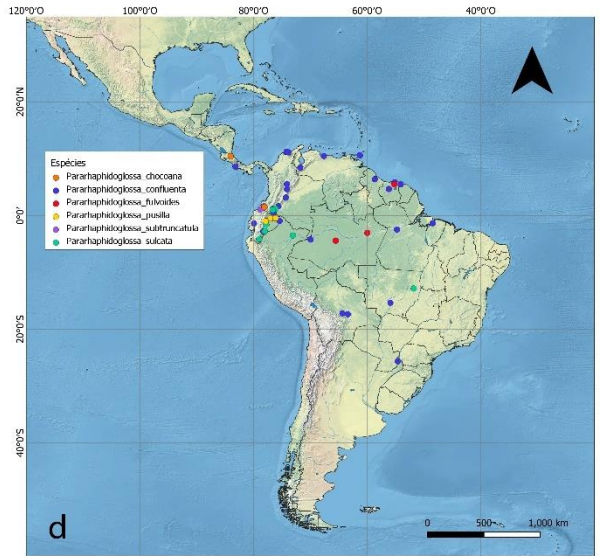
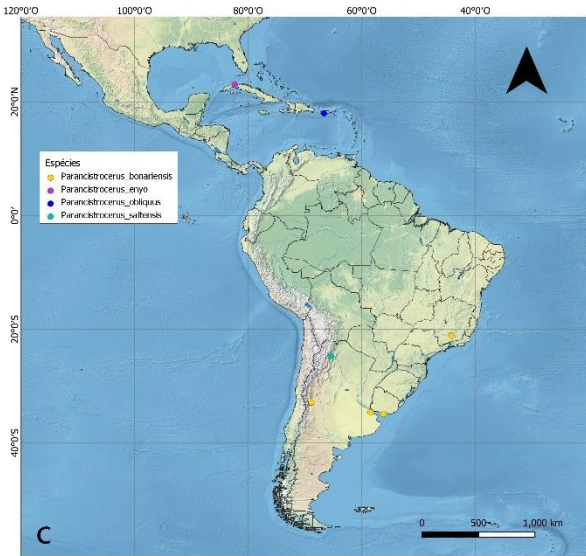
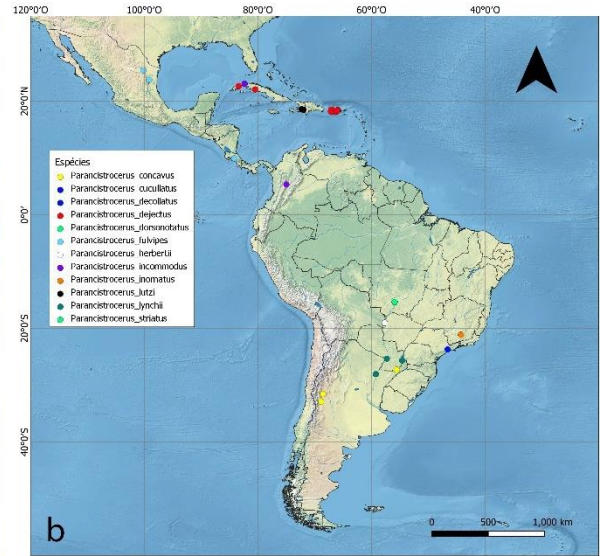
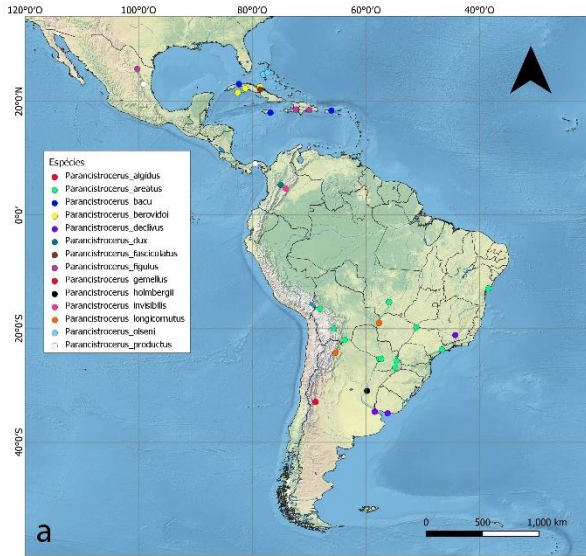


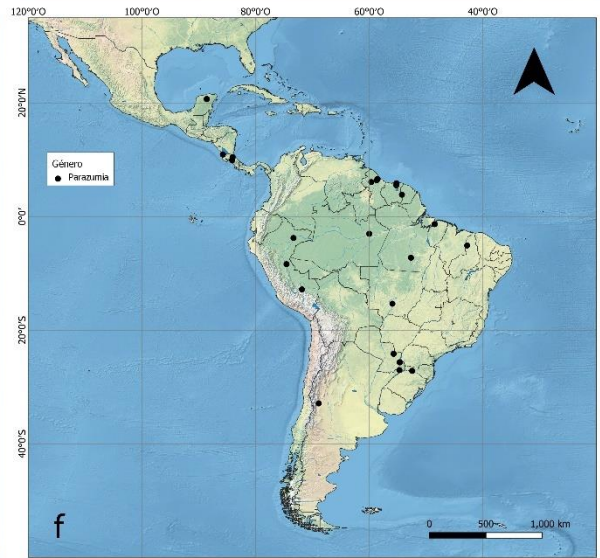
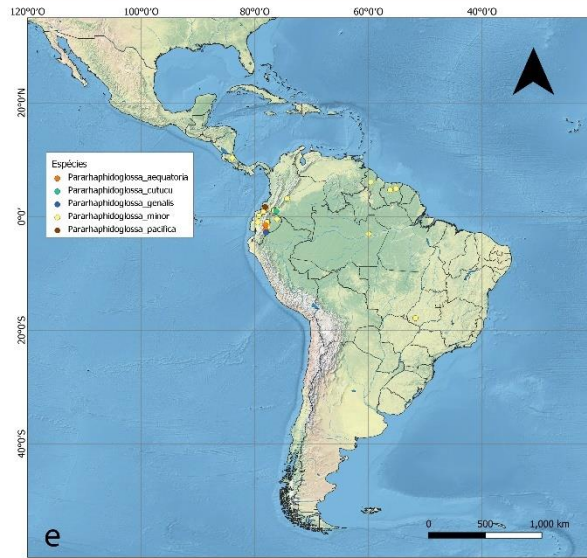
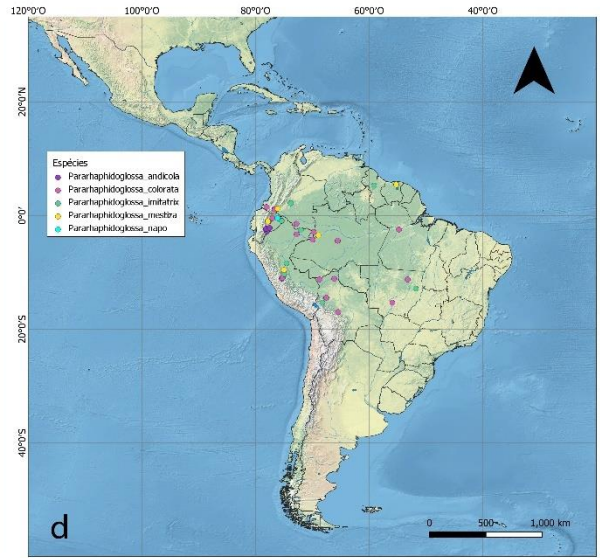
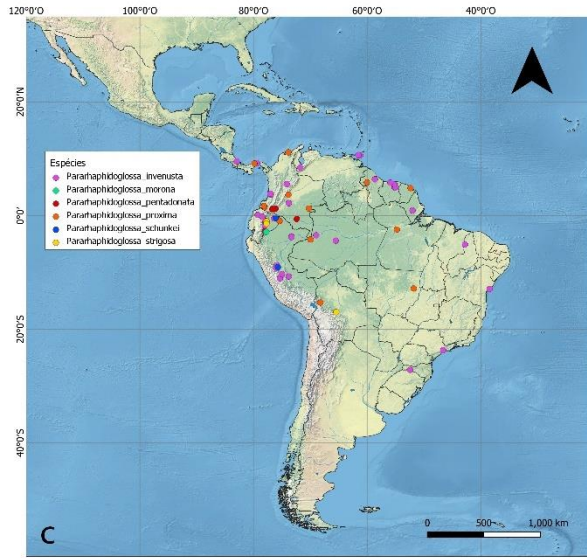
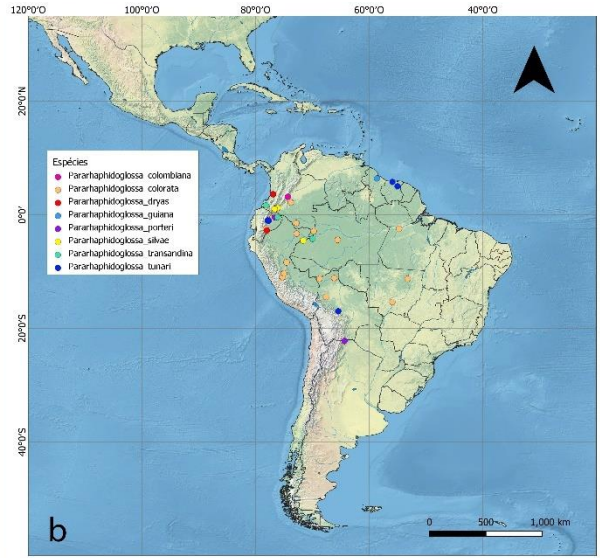
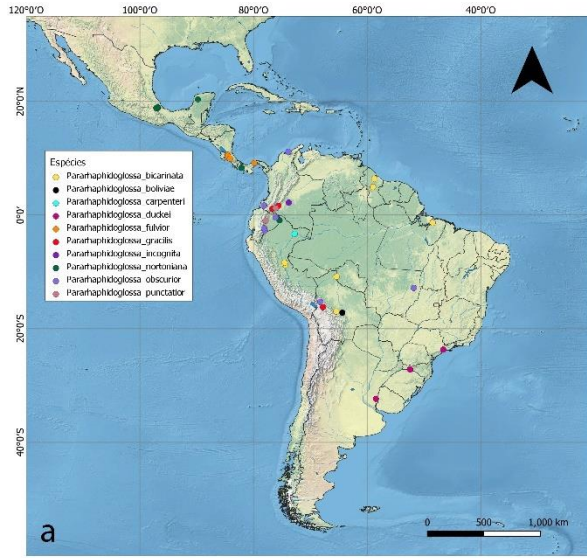


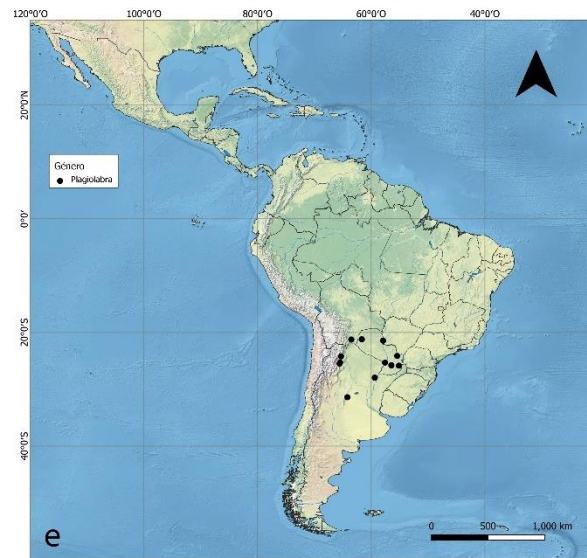
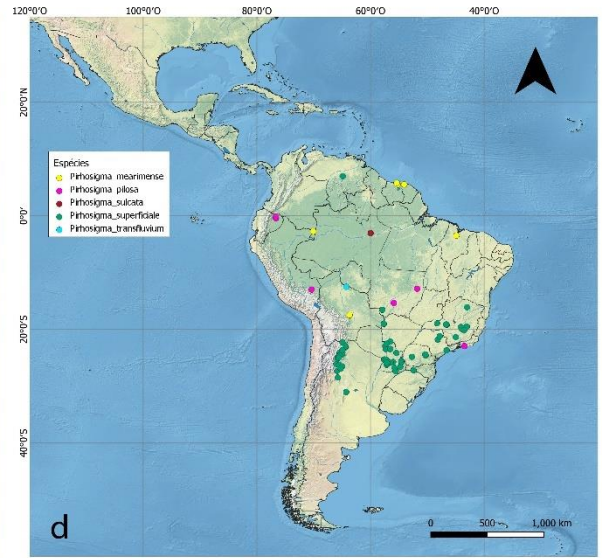
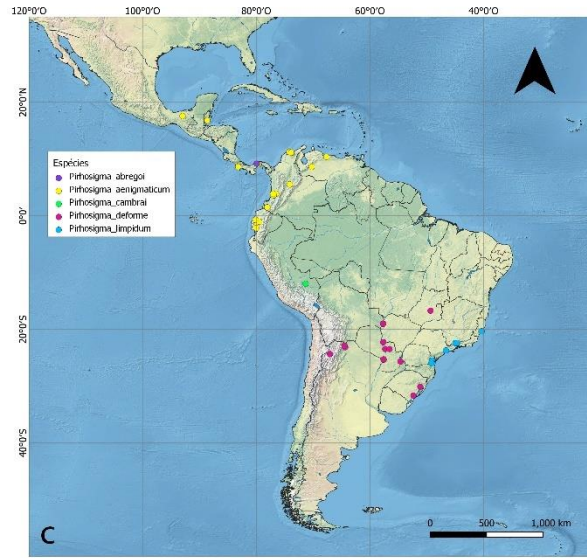
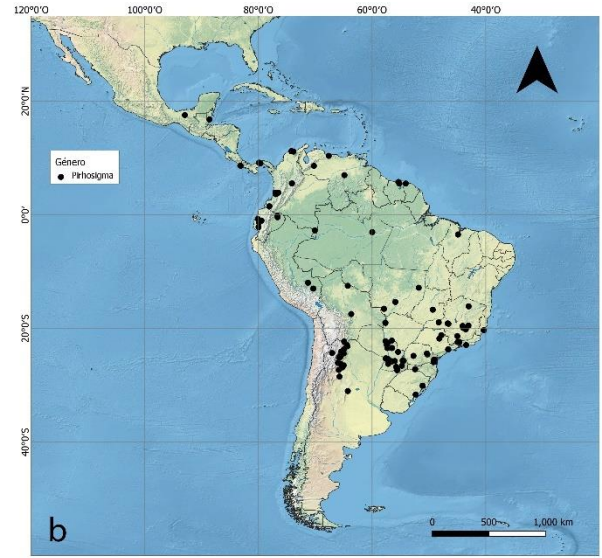
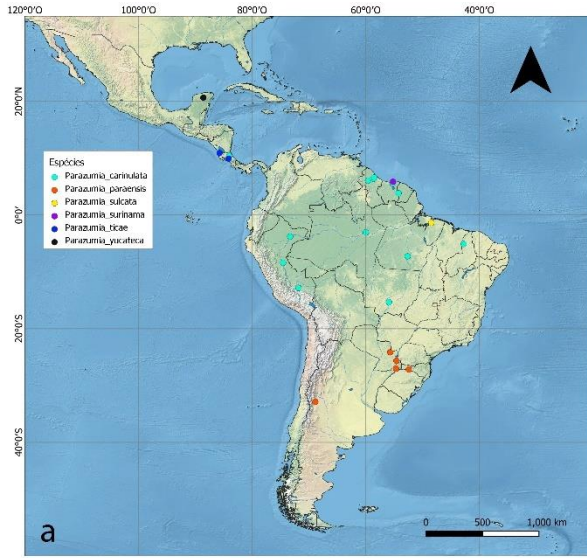


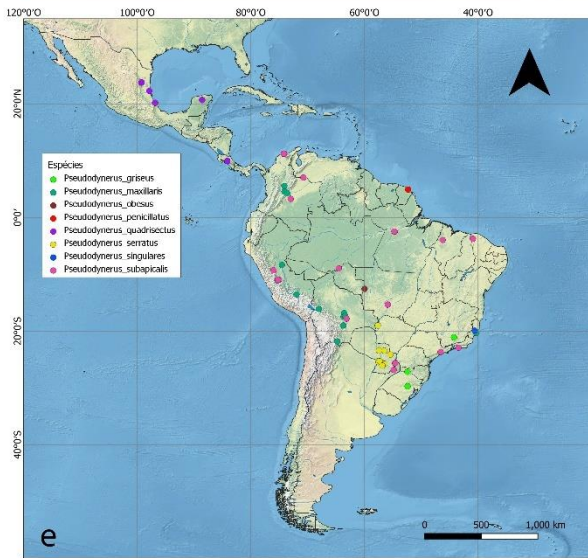
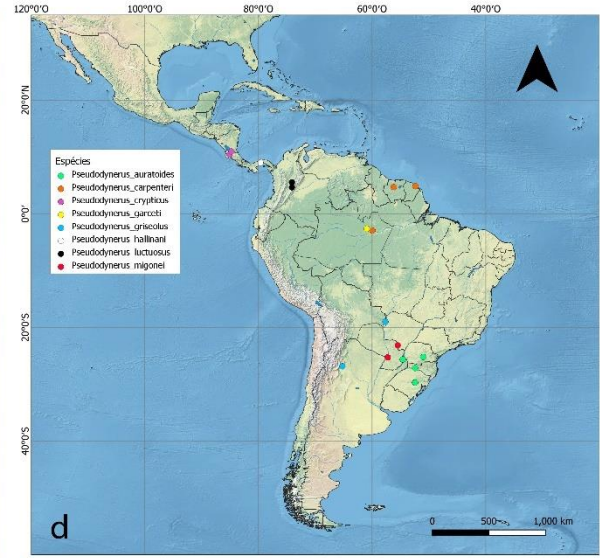
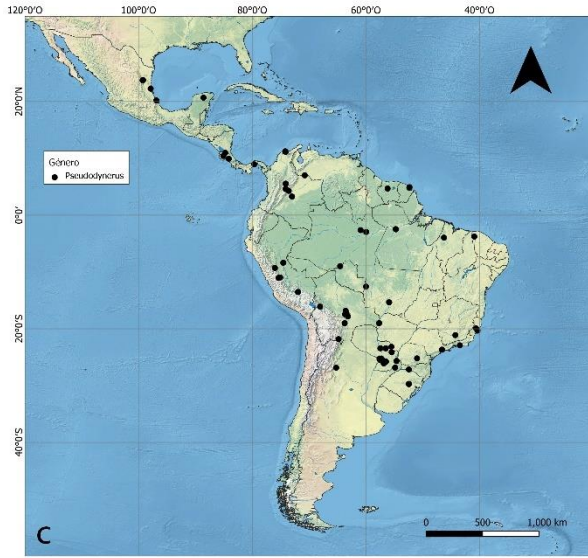
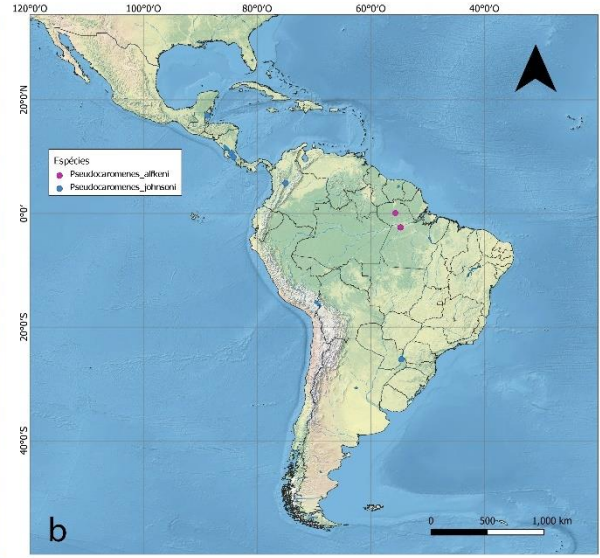
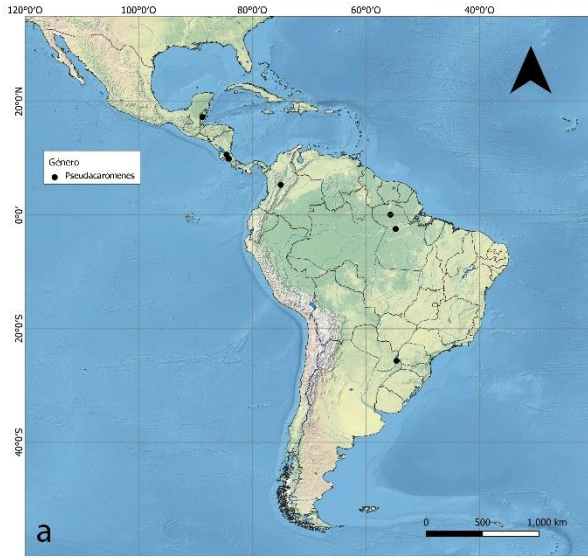


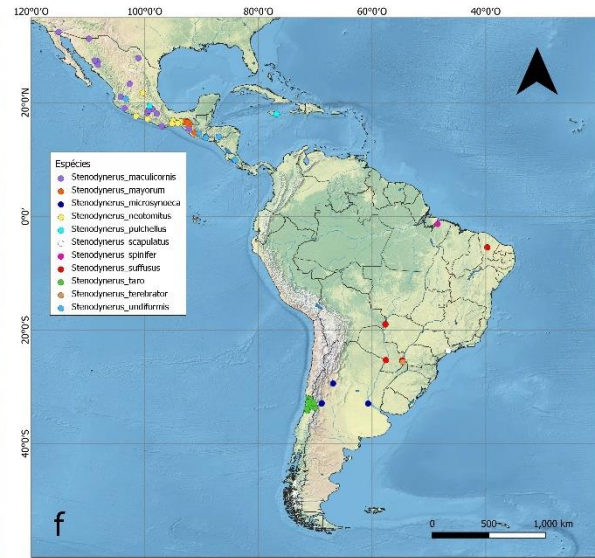
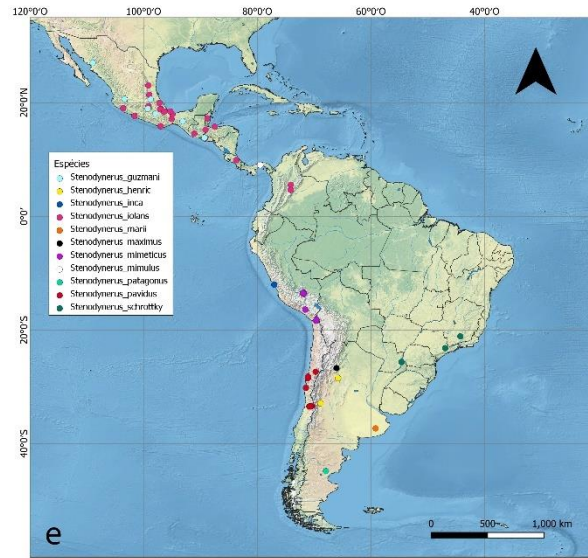
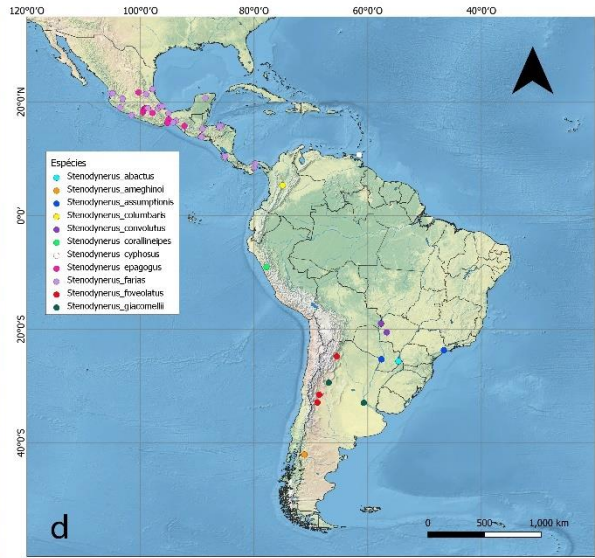
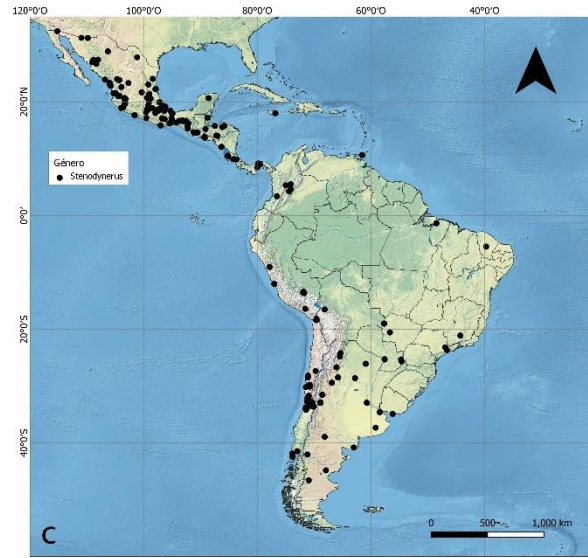
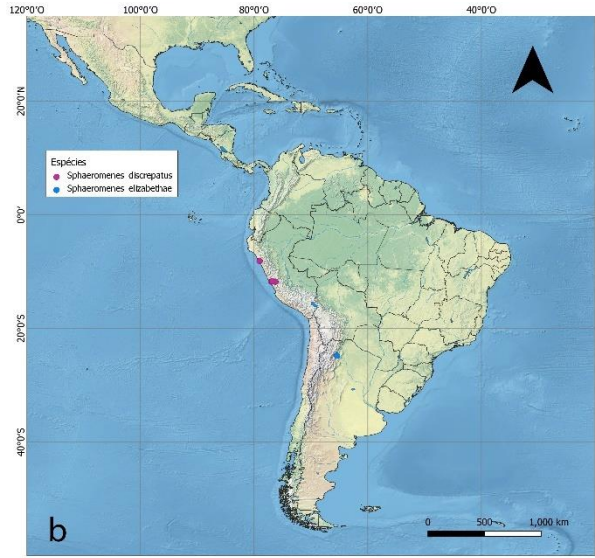
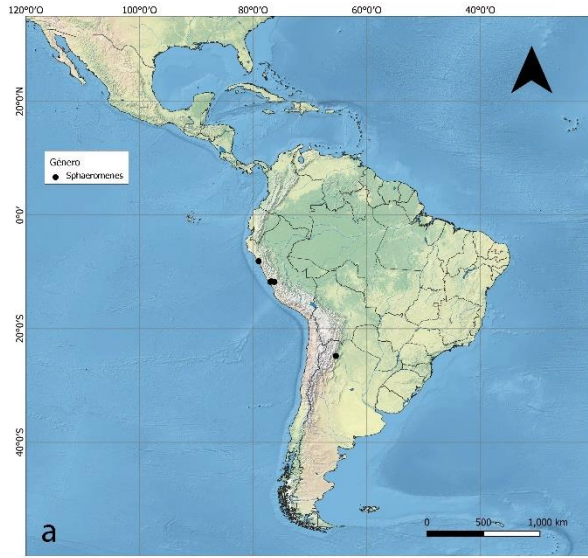


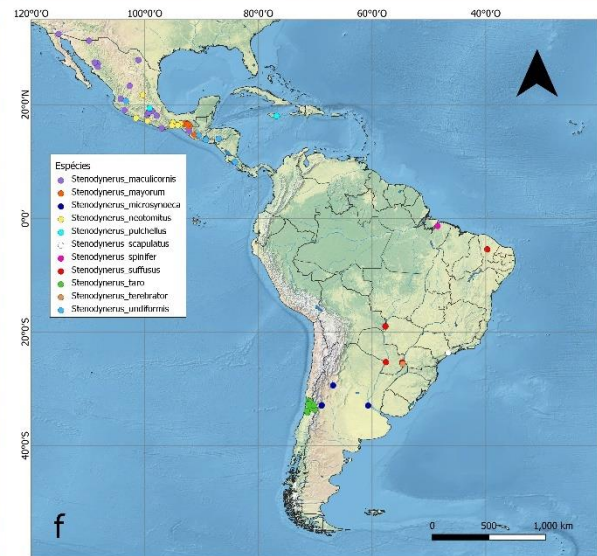
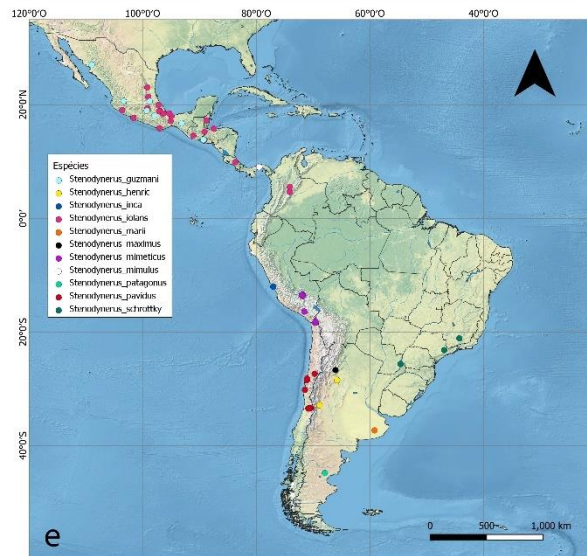
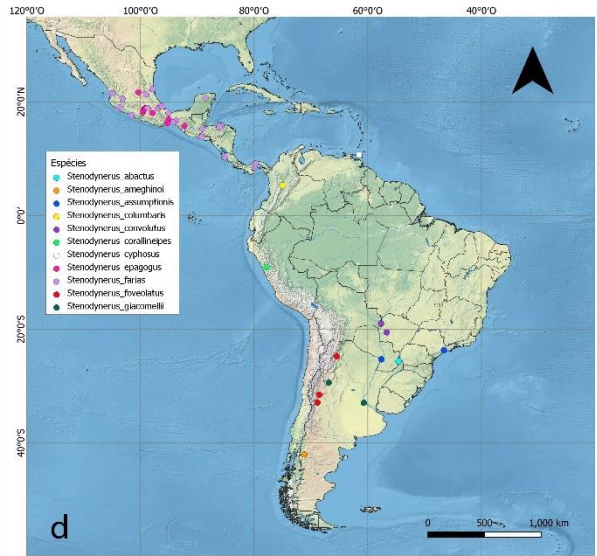
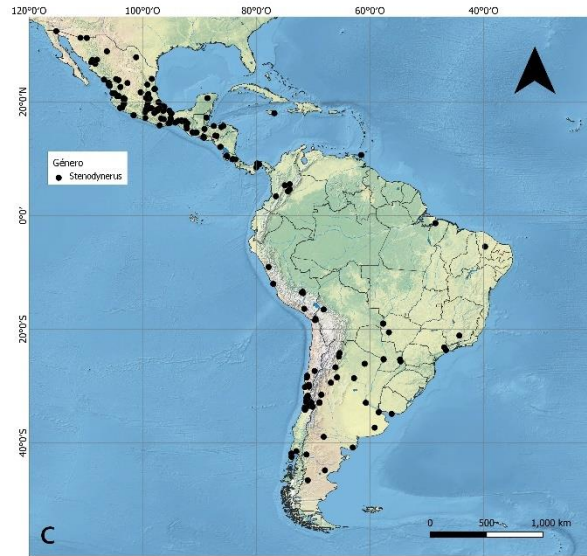
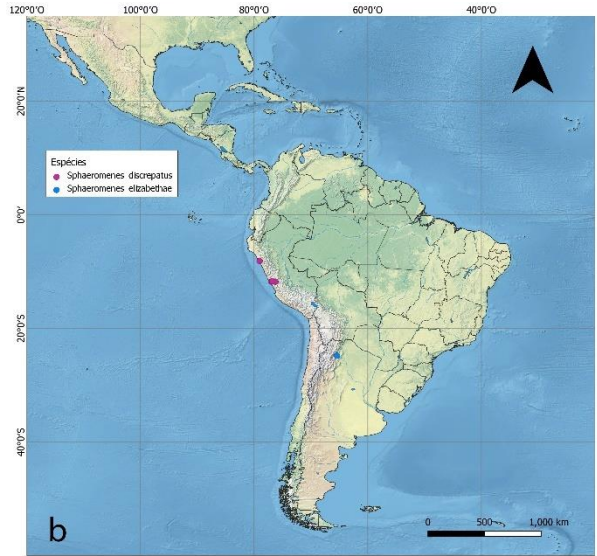
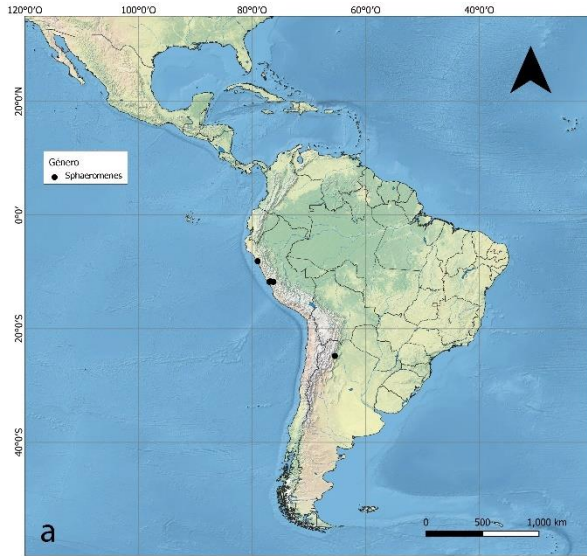


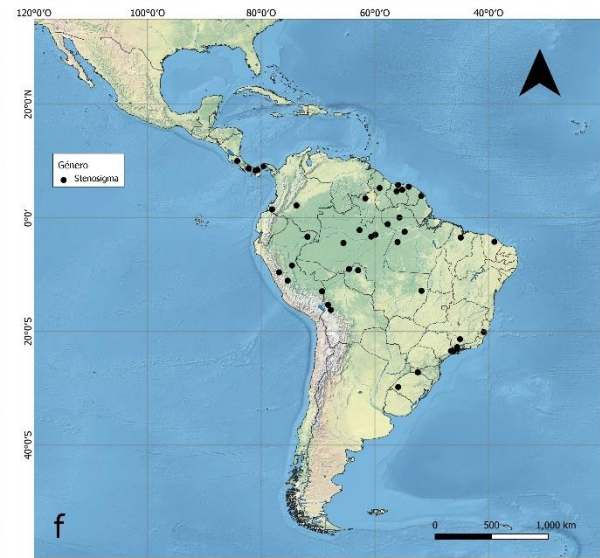
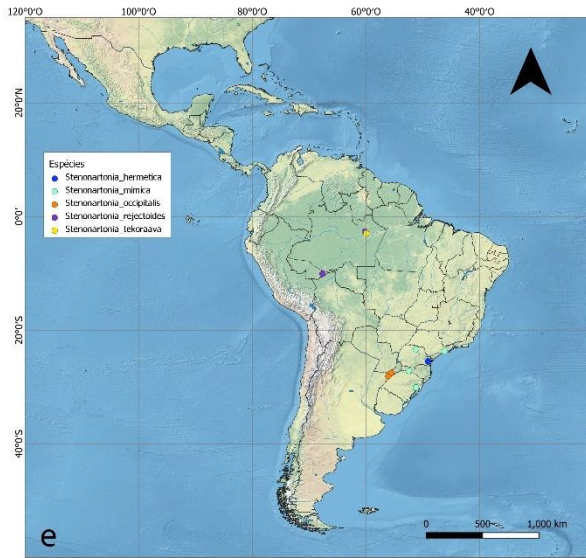
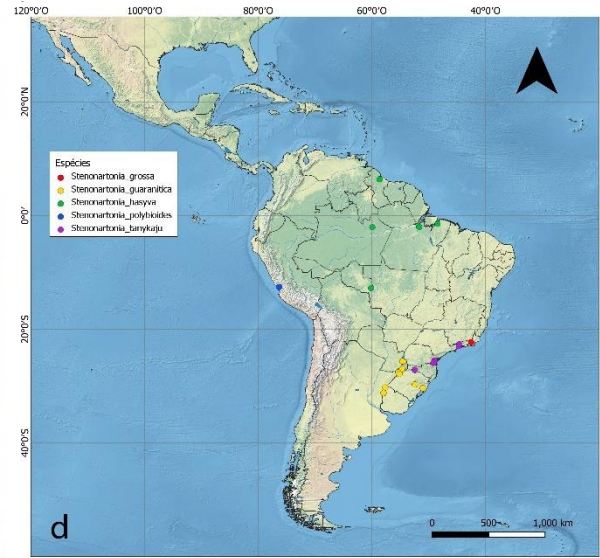
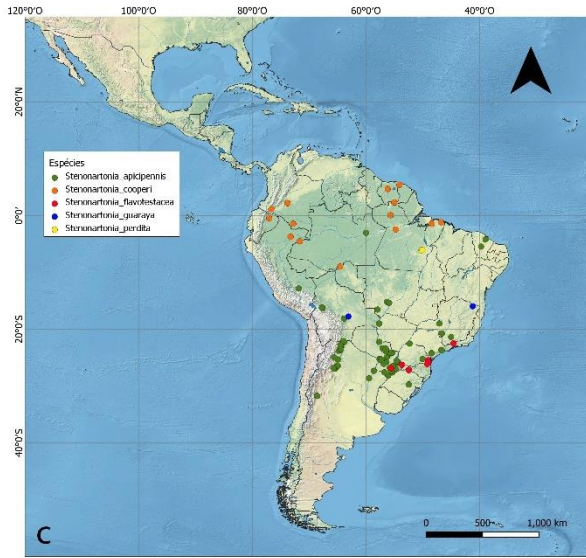
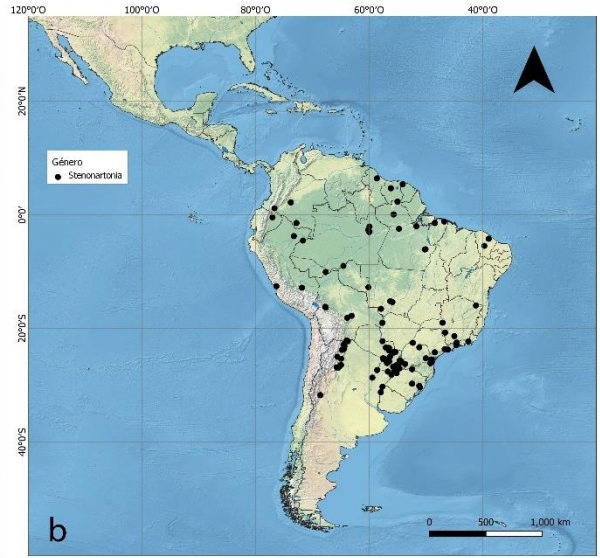
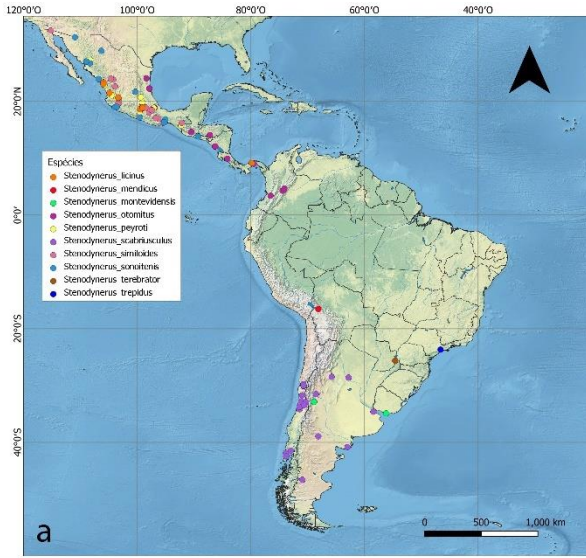


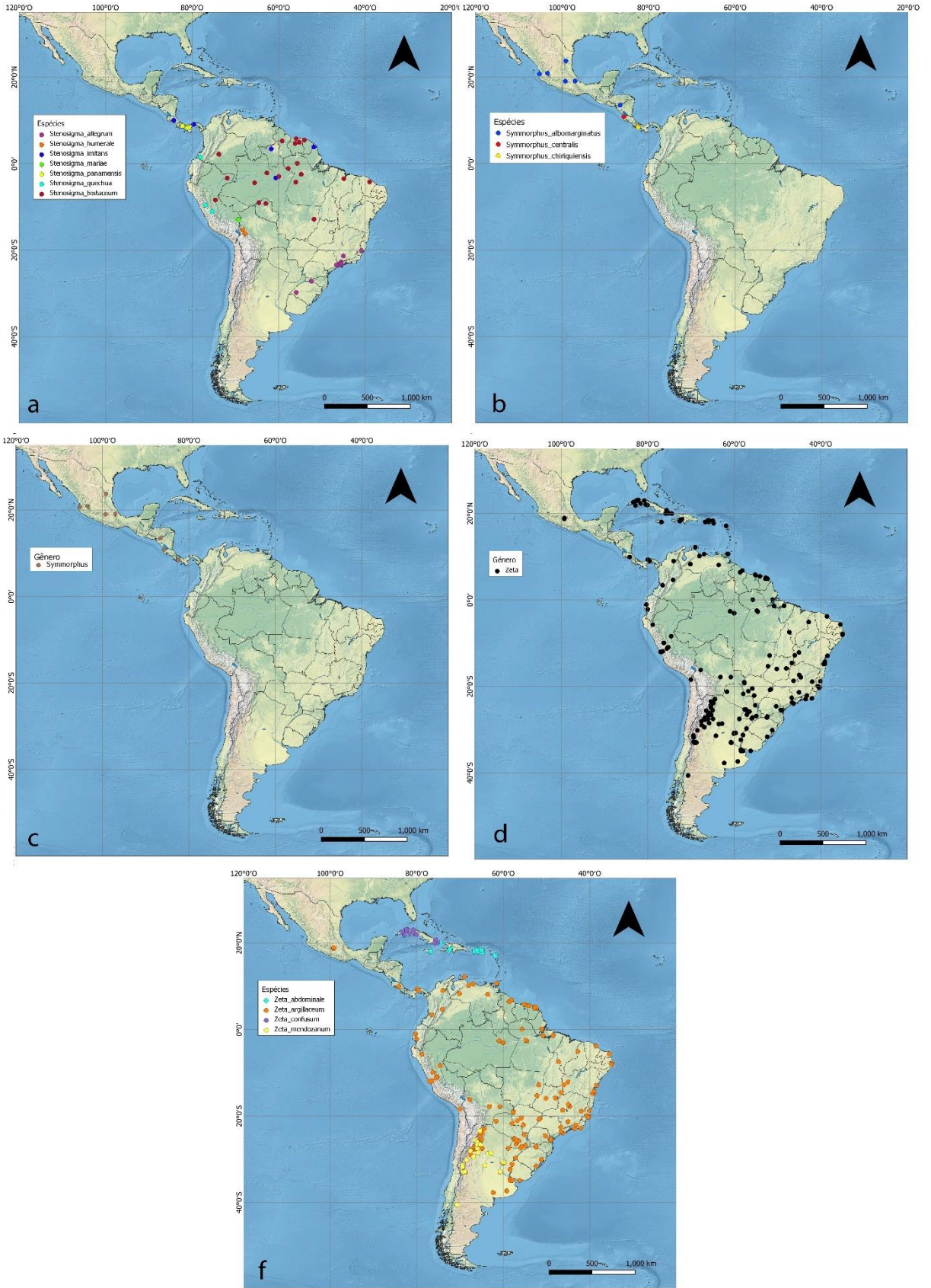












ANEXO II – Lista da literatura consultada para obtenção dos registros de ocorrência dos Eumeninae neotropicais/andinos. Os nomes dos autores dos trabalhos estão indicados apenas pelo sobrenome. Nomes das revistas científicas encontram-se abreviados.

Autor(es). Ano da publicação, Revista Volume: número

- Ajmat and Willink. 1980, *Acta Zool. Lilloana* 36: 82
 Ashmead, 1900, *Trans. Entomol. Soc. London* 1900: 311
 Auko et al., 2015, *Tropic. Zool.* DOI:10.1080/03946975.2015.1027103
 Barrera Medina and Garcete Barrett, 2021, *Revista Chilena de Entomología* (2021) 47 (1): 165-176
 Barrera-Medina, 2011, *Bol. Soc. Entomol. Aragon.* 48: 157
 Barrera-Medina, 2013, *Bol. Soc. Entomol. Aragon.* 53: 87, 94
 Buysson, 1905, *Bull. Soc. Entomol. Fr.* 1905: 10
 Bequaert and Ruiz, 1943 (1941), *Rev. Chil. Hist. Nat.* 45 (1941): 69
 Bequaert and Salt, 1931, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 24: 786
 Bequaert, 1925, *Trans. Am. Entomol. Soc.* 51: 61
 Bequaert, 1925, *Trans. Am. Entomol. Soc.* 51: 61
 Bequaert, 1925, *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.* 20: 135
 Bequaert, 1928, *Ann. Mag. Nat. Hist.* (10) 2: 170
 Bequaert, 1940, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 33: 100
 Bequaert, 1941, *Am. Mus. Novitates* 1106: 1-10
 Bequaert, 1941, *Am. Mus. Novitates* 1106: 1-10
 Bequaert, 1949, *Bol. Entomol. Venez.* 7 (1948): 127
 Berg, 1900, *Comun. Mus. Nac. Buenos Aires* 1: 239
 Brethes, 1909, *Asal. Mus. Nac. Bs. As.. Sek. 3**, t. xii. Septiembre 22, 1909
 Bertoni, 1911, *An. Mus. Nac. Buenos Aires* 22: 111
 Bertoni, 1918, *An. Cient. Parag.* (2) 3: 207
 Bertoni, 1918, *An. Cient. Parag.* (2) 3: 207
 Bertoni, 1918, *An. Cient. Parag.* (2) 3: 207
 Bertoni, 1921, *Rev. Soc. Cient. Paraguay* 1: 11
 Bertoni, 1923, (1921), *Rev. Soc. Cient. Parag.* 1: 53
 Bertoni, 1925, *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 74:79
 Bertoni, 1934, *Rev. Soc. Cient. Parag.* 3: 116
 Bodkin, 1918, *Trans. Entomol. Soc. London* 1917: 312
 Bohart, 1948, *Proc. Calif. Acad. Sci.* (4) 24 (9): 315
 Bohart, 1949, *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 51: 243
 Bohart, 1965, *Pan-Pacif. Entomol.* 41: 110
 Bohart, 1980, *Polski Pismo Entomol.* 50: 71-108
 Brethes, 1903, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tom. II.* 16:39
 Brethes, 1903, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tom. II.* 232:320
 Brethes, 1905, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. VI.* 22:39
 Brethes, 1906, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. VI.* 312:377
 Brethes, 1906, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. VI.* 312:377
 Brethes, 1909, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. XII.* 226:256
 Brethes, 1909, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. XII.* 226:256
 Brethes, 1909, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. XII.* 50:69
 Brethes, 1909, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. X.* 456:463
 Brethes, 1910, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III. Tomo. XIII.* 206:316
 Brethes, 1913, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Tomo. XXIV.* 36:165
 Brethes, 1918, *Revista Chilena de Historia Natural, Año XXII, N. 5 y 6.* 162:171

- Brethes, 1918, *Revista Chilena de Historia Natural*, Año XXII, N. 5 y 6. 162:171
- Brethes, 1920, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, Entregas I-IV. Tomo. LXXIX. 36:165
- Brethes, 1920, *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, Entregas I-IV. Tomo. LXXIX. 392:410
- Brethes, 1924, *Revista Chilena de Historia Natural*, Año XXVIII. 67:239
- Buysson, 1913, *Miss. Serv. Geogr. Mes. Merid. Equat. Amer. Sud.* 10, Zool. 1, Ins.: 10
- Cameron, 1906, *Invert. Pacif.* 1: 153
- Cameron, 1906, *Invert. Pacif.* 150: 153
- Cameron, 1907, *Invert. Pacif.* 1: 184
- Cameron, 1908, *Trans. Am. Entomol. Soc.* 34: 230
- Cameron, 1912, *Timehri* 2: 225
- Camillo, 1999, *Rev. Biol. Trop.* 47(4): 949-958
- Camillo, 2001, *Rev. Biol. Trop.* 49 (3-4): 1005-1012
- Carpenter and Garcete-Barrett, 2005, *Fol. Entomol. Mex.* 44 (Suppl. 1): 21-34
- Carpenter and Genaro, 2011, *Insect. Mund.* 0202: 1, 14
- Carpenter and van der Vecht, 1991, *Ann. Carnegie Mus.* 60: 231
- Carpenter, 2004, *J. Kansas Entomol. Soc.* 77 (4): 722
- Cooper, 1996, *Entomol. Mon. Mag.* 132: 183-184
- Cooper, 1999, *Entomol. Mon. Mag.* 135: 39
- Cooper, 2001, *Entomol. Mon. Mag.* 137: 135
- Cooper, 2012, *Entomol. Mon. Mag.* 148: 164, 166
- Cooper, 2013, *Entomol. Mon. Mag.* 149: 219
- Cooper, 2013, *Entomol. Mon. Mag.* 149: 219
- Cooper, 2013, *Entomol. Mon. Mag.* 149: 219
- Cooper, 2014, *Entomol. Mon. Mag.* 150: 110
- Cooper, 2015, *Entomol. Mon. Mag.* 151: 202
- Cooper, 2016, *Entomol. Mon. Mag.* 152: 281
- Cresson, 1865, *Proc. Entomol. Soc. Philad.* 4: 157
- Cresson, 1869, *Transactions of the American Entomological Society*, Vol. II. 293:298
- de Saussure, 1855, *Ét. Fam. Vesp.* 3: 147
- de Saussure, 1857, *Rev. Mag. Zool.* (2) 9: 270
- de Saussure, 1870, *Rev. Mag. Zool.* (2) 22: 55
- de Saussure, 1875, *Smithson. Misc. Coll.* 254: 159
- Delfin, 1900, *Rev. Chil. Hist. Nat.* 4: 20
- Dewitz, 1881, *Berl. Entomol. Zeitschr.* 25: 200
- dos Santos et al., 2015, *Zookeys* 519: 41
- Ducke, 1904, *Zeitschr. Hymenopterol. Dipterol.* 4: 141.
- Ducke, 1908, *Rev. Entomol.* 27: 46
- Ducke, 1910, *Rev. Entomol.* 28: 187
- Ducke, 1910, *Revue D'Entomologie*, Tome. XXVIII.. 180: 192
- Ducke, 1910, *Revue D'Entomologie*, Tome. XXVIII.. 78: 122
- Ducke, 1911, *Rev. Entomol.*, Caen 28: 188
- Evans and Matthews, 1974, *Entomol. News* 85: 153
- Evans and Matthews, 1974, *Entomol. News* 85: 149-152
- Evans, 1973, *Entomol. News* 84: 286, 287
- Fabricius, 1804, *Systema Piezatorum.* 3:439
- Ferreira et al., 2015, *Zootaxa* 3981 (1): 117, 119
- Ferreira et al., 2017, *Zootaxa* 4300 (2): 277
- Ferreira et al., 2018, *Zootaxa* 4455 (3): 500
- Ferreira et al., 2019, *J. Hym. Res.* 71: 234
- Fox, 1891, *Trans. Am. Entomol. Soc.* 18: 343
- Fox, 1894, *Can. Entomol.* 26: 172

- Fox, 1894, Proc. Calif. Acad. Sci. (2) 4: 109
 Fox, 1899, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 1899: 457
 Fox, 1899, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 1899: 406:464
 Fox, 1902, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.: 64, 69
 Fraga, 1938 (1937), Rev. Chil. Hist. Nat. 41: 200
 Garcete-Barrett, 2001, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag. 13: 39
 Garcete-Barrett and Hermes, 2010, J. Nat. Hist. 44 (25-26)
 Garcete-Barrett and Hermes, 2011, Revision of *Stenonartonia*, Zootaxa 2868 © 2011 Magnolia Press. 1:27
 Garcete-Barrett and Hermes, 2013, Zookeys 296: 27
 Garcete-Barrett, 2001, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag. 13: 39
 Garcete-Barrett, 2001, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag. 13: 40
 Garcete-Barrett, 2003 (2002), Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag. 14 (1-2): 40
 Garcete-Barrett, 2003 (2002), Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag. 14 (1-2): 40
 Garcete-Barrett, 2011, Zootaxa 2868: 7
 Garcete-Barrett, 2014, Zootaxa 3860 (1): 97, 98
 Gay, 1851, Historia Fisica y Politica de Chile, Zoologia. 6:572
 Carpenter, 2011, Linz. Biol. Beitr. 43 (2): 1123
 Genaro, 2004, Solenodon 4: 68
 Giordani Soika, 1961, Atti Soc. Ital. Sci. Nat. 100: 379
 Giordani Soika, 1969, Mem. Soc. Entomol. Ital. 48: 382
 Giordani Soika, 1990, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 39: 74-134
 Giordani Soika, 1974, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 24 (1973): 112
 Giordani Soika, 1978, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 29: 11
 Giordani Soika, 1941, Boll. Soc. Veneziana Stor. Nat. 2: 234
 Giordani Soika, 1941, Boll. Soc. Venez. Stor. Nat. 2:272
 Giordani Soika, 1958, Bol. Mu. Civ. Venezia, XI. 35:102
 Giordani Soika, 1960 (1958), Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 11: 94
 Giordani Soika, 1961, Verh. XI. Intl. Kongr. Entomol. Wien 1: 243
 Giordani Soika, 1973, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 24: 100
 Giordani Soika, 1975, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 27: 133
 Giordani Soika, 1976, Ann. Hist.-nat. Mu. Nat. Hung, Tomus 68. 288:293
 Giordani Soika, 1978, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 29: 15
 Giordani Soika, 1982, Boli. Mus. Civ. Venezia, XXXII. 33:59
 Giordani Soika, 1982 (1981), Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 32: 33, 40
 Giordani Soika, 1990, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 39: 159
 Giordani Soika, 1990, Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia 39: 166-170
 Grandinete and Carpenter, 2016, in Grandinete et al., Zootaxa 4162 (2): 391, 396
 Grandinete and Noll, 2013, Sociobiology 60 (1): 103
 Grandinete, 2014, in Grandinete et al., Syst. Entomol.:1, 10
 Grandinete, 2016, Zootaxa 4162 (2) © 2016 Magnolia Press. 391:400
 Grandinete, 2018, Zootaxa 4459 (1) © 2018 Magnolia Press. 1:40
 Grandinete et al., 2016, Neotrop. Entomol. 46 (3): 299
 Grandinete et al., 2018, Zootaxa 4459 (1): 1-52
 Grandinete et al., 2019, Zootaxa 4671 (2): 240-250
 Gribodo, 1891, Boll. Soc. Entomol. Ital. 23: 266
 Gundlach, 1887, An. Soc. Espan. Hist. Nat. 16 (1): 159
 Hermes and Carpenter, 2012, Am. Mus. Novitat. 3733: 1, 17
 Hermes and Garcete-Barrett, 2013, Rev. Bra. Entomol. 57 (2): 169
 Hermes and Kohler, 2004, Caderno de Pesquisa Sér. Bio., Santa Cruz do Sul, v. 16, n. 2, p. 65-115
 Hermes and Melo, 2008, Syst. Entomol. 33: 365-369

- Hermes, 2007, *Zootaxa* 1583: 15-22
Hermes, 2010, *Zootaxa* 2441: 63, 64, 66-68
Hermes et al., 2005, *Iheringia* (Sér. Zool.) 95 (2): 189
Howard, 1890 (1889), *Proc. U. S. Natl. Mus.* 12: 202
Joergensen, 1912, *An. Mus. Nac. Buenos Aires* 22: 296
Joergensen, 1912, *An. Mus. Nac. Buenos Aires* 22: 298
Kirsch, 1878, *Mitt. Zool. Mus. Dresden* 3: 378
Kohl, 1905, *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 55: 341
Kohl, 1907, *Denkschr. Akad. Wiss., Wien, Math.-Naturw. Kl.* 71 (1): 248
Lepeletier, 1841, *Hist. Nat. Insect.* 2: 643
Lucas, 1857, in Guérin-Méneville, *Anim. Artic in La Sagra, Hist. Phys. Pol. Nat. Cuba*: 769
Maes, 1989, *Rev. Nicarag. Entomol.* 8: 86
Méndez-Abarca et al., 2012, *Rev. Bra. Entomol.* 56 (2): 240-243
Oliveira et al., 2019, *Rev. Bra. Entomol.* 63: 75,76
Packard, 1869, *Rep. Peabody Acad. Sci.* 1: 60
Parker, 1966, *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* 5: 191
Perez, 1999, *Hypodynerus Guaicura N.SP., Una Avispa Albanil de La Region de Magallanes.* 84:89
Perez, 2000, *Anales Instituto Patagonia, Serie Cs. Nat. (Chile)*, 28:119-126
Pérez d'Angello, 1967, *Bol. Mus. Hist. Nat.* 29: 57
Pérez d'Angello, 1991, *Acta Entomol. Chil.* 16: 273-276
Philippi, 1862, *An. Univ. Chile* 21: 413
Piekarski et al., 2017, *ZooKeys* 718: 148
Porter, 1897, *Rev. Chil. Hist. Nat.* 1: 34
Porter, 1899, *Rev. Chil. Hist. Nat.* 3: 36
Porter, 1981, *Florida Entomologist* 64(2). 260:267
Puls, 1869, *The Annals and Magazine of Natural History, Vol. IV.* 291:296
Ramos, 1946, *J. Agric. Univ. Puerto Rico* 30 (1): 68 (Mona)
Rasmussen and Asenjo, 2009, *ZooKeys* 15: 38
Reed, 1893, *An. Univ. Chile* 86: 875, 896, 1894, *Proc. Zool. Soc. London* 1893: 689
Rocha, 1981, *Ciênc. Cultur.* 33: 87-92
Rodríguez-Palafox, 1996, in Llorente-Bousquets et al., *Biodiv. Taxon. Biogeogr. Artrópod. México*: 481
Rodríguez-Palafox, 1999, *Univ. Kansas Nat. Hist. Mus. Spec. Publ.* 24: 139
Rohwer, 1913, *Proc. U. S. Natl. Mus.* 44: 445
Ruiz and Stuardo, 1936 (1935), *Rev. Chil. Hist. Nat.* 39: 321
Ruiz, 1924 (1923), *Rev. Chil. Hist. Nat.* 27: 103
Ruiz, 1933, *Rev. Chil. Hist. Nat.* 37: 159
Ruiz, 1934, *Rev. Univ., Santiago* 19: 290
Ruiz, 1937 (1936), *Rev. Chil. Hist. Nat.* 40: 165
Ruiz, 1938, *Rev. Chil. Hist. Nat.* 142: 145
Ruiz, 1940, *Rev. Chil. Hist. Nat.* 44: 290
Ruiz Cancino, 1993, *Folia Entomol. Mex.* 88:79-88
Salt and Bequaert, 1929, *Psyche* 36: 261
dos Santos et al., 2015, *Zookeys* 519: 41
Sarmiento, 1993, *Bol. Mus. Entomol. Univ. Valle* 1 (2): 7
Sarmiento, 1999, *Los Vesprios Solitarjos de Colombia, Insectos de la Colombia, Vol. II.* 56:105
Sarmiento, 2003, *Journal of the New York Entomological Society, Vol. 110, No. 3/4 (Fall - Winter, 2002)*, pp. 413-416
Saussure, 1852, *Ét. Fam. Vesp.* 1: 94
Saussure, 1853, *Ét. Fam. Vesp.* 1: 154
Saussure, 1855, *Ét. Fam. Vesp.* 3: 254, pl. XI

- Saussure, 1857, *Rev. Mag. Zool.* (2) 9: 271
 Saussure, 1857, *Rev. Mag. Zool.* (2) 9: 280
 Saussure, 1858, *Rev. Mag. Zool.* (2) 10: 167
 Saussure, 1870, *Rev. Mag. Zool.* (2) 22: 57
 Saussure, 1875, *Smithson. Misc. Coll.* 254: 229
 Schrottky, 1907, *Smithson. Misc. Coll.* 48: 274
 Schrottky, 1909, *An. Soc. Cient. Argent.* 68: 242
 Schrottky, 1911, *Entomol. Rundsch.* 28: 20
 Schrottky, 1911, *Entomol. Rundsch.* 10: 11
 Schrottky, 1911, *Entomol. Rundsch.* 19: 20
 Schrottky, 1913, *An. Soc. Cient. Argent.* 75: 207
 von Schulthess, 1910, *Dt. Entomol. Z.* 1910: 187
 von Schulthess, 1903, *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien.* 53: 364
 von Schulthess, 1904, *Zeitschr. Hymenopterol. Dipterol.* 4: 277, 281 (key), 282, 283 (list)
 von Schulthess, 1936, *Konowia* 15: 178
 Schulz, 1903, *Sber. Bayer. Akad. Wiss. Math. -Phys. Kl.* 33: 787
 Schulz, 1906, *Spolia Hym.*: 214
 Selis, 2017, *Linz. Biol. Beitr.* 49 (1): 688, 689
 Smith, 1857, *Cat. Hym. Br. Mus.* 5: 29
 Soukup, 1943, *Bol. Mus. Hist. Nat. Javier Prado* 7: 264
 Spinola, 1841, *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 10: 127
 Spinola, 1851, *Mem. Acad. Sci. Torino* 13 (preprint): 69
 Spinola, 1851, preprint of *Mem. R. Accad. Sci. Torino* (2) 13: 64
 Stahl, 1882, *Fauna Puerto-Rico*: 201
 Strand, 1912, *Zool. Jahrb. Syst.* 33: 305
 Ureta, 1935, *Bol. Mus. Nac.* 14: 91
 van der Vecht, 1977, *Proc. K. Ned. Akad. Wet. (Ser. C)* 80: 238, 241
 van der Vecht, 1980, *Entomol. Ber., Amsterdam* 40: 14
 van der Vecht, 1970, *Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C* 73: 21
 West-Eberhard et al., 1995, *Hym. Costa Rica*: 573
 Willink and Chiappa, 1993, *Acta Entomol. Chil.* 18: 120
 Willink and Lobo, 1991, *Acta Zool. Lilloana* 40: 79, 81
 Willink and Roig-Alsina, 1998, *Contrib. Am. Entomol. Inst.* 30 (5): 1-117
 Willink, 1981, *Rev. Per. Entomol.* 24: 57
 Willink, 1969, *Acta Zool. Lilloana* 24: 65-86
 Willink, 1970, *Acta Zool. Lilloana* 25: 231 234
 Willink, 1972, *Proc. K. Ned. Akad. Wet. (Ser. C)* 75: 68, 69, 70
 Willink, 1978, *Natl. Geogr. Soc. Res. Rep. 1978 Proj.*: 702
 Willink, 1981, *Rev. Per. Entomol.* 24: 57
 Willink, 1982, *Bol. Acad. Nac. Cienc., Córdoba* 55: 3-321
 Willink, 1978, *Natl. Geogr. Soc. Res. Rep. 1978 Proj.*: 702
 Wolcott, 1951 (1948), *J. Agric. Univ. Puerto Rico* 32: 862
 Zavattari, 1906, *Boll. Musei Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino* 21 (523): 2
 Zavattari, 1906, *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino* 21 (529): 19
 Zavattari, 1911, *Zool. Jahrb. Syst.* 31: 57
 Zavattari, 1912, *Arch. Naturgesch.* 78A (4): 254 (key), 259
-