



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de São José do Rio Preto

Marjorie da Silva

**BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA DO GÊNERO *BRACHYGASTRA* PERTY, 1833
(HYMENOPTERA: VESPIDAE: POLISTINAE: EPIPONINI)**

São José do Rio Preto

Fevereiro, 2012

Marjorie da Silva

**BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA DO GÊNERO *BRACHYGASTRA* PERTY, 1833
(HYMENOPTERA: VESPIDAE: POLISTINAE: EPIPONINI)**

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração - Sistemas e Evolução, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

São José do Rio Preto

Fevereiro, 2012

Silva, Marjorie da.

Biogeografia histórica do gênero *Brachygastra* Perty, 1833
(Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) / Marjorie da Silva. -
São José do Rio Preto : [s.n.], 2012.

60 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Fernando Barbosa Noll

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Zoologia. 2. Vespas – Distribuição geográfica. 3. Vespas -
Biogeografia histórica. 4. Região Neotropical. I. Noll, Fernando
Barbosa. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências,
Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 595.798

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
Campus de São José do Rio Preto - UNESP

MARJORIE DA SILVA

Biogeografia histórica do gênero *Brachygastra* Perty, 1833 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini)

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, área de Sistemática e Evolução junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll
UNESP – São José do Rio Preto
Orientador

Prof. Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida
USP – Ribeirão Preto

Prof. Dr. Charles Morphy Dias dos Santos
UFABC – Santo André

São José do Rio Preto, 10 de Fevereiro de 2012

“Vivemos uma pobreza essencial. Dependemos objetivamente dos outros.”

Leonardo Boff

A água e a galinha

Dedico aos companheiros do laboratório de Aculeata,
em especial para “as meninas”, por tornarem
o trabalho mais fácil e divertido.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll, pelos inúmeros ensinamentos como orientador e pela confiança nas minhas idéias.

Ao Dr. Sérgio Ricardo Andena pelos dados que me permitiram realizar este trabalho.

A todos que colaboraram com este trabalho permitindo-me acessar ou me enviando material: Dr. Augusto Loureiro Henriques (INPA), Dr. Carlos R. F. Brandão (MZUSP), Dr. Miguel A. Monné (Museu Nacional, RJ), Dr. Gabriel A. R. Mello e Dr. Marcel Gustavo Hermes (UFPR), Dr. Eduardo A. B. Almeida e Dr. Sidnei Mateus (FFCLRP), Orlando Tobias Silveira (MPEG, PA), Mcs. Zioneth J. G. Galeano e Msc. Eduardo Fernando dos Santos, James M. Carpenter (American Museum of Natural History) e Gavin Broad (British Museum of Natural History).

À minha família pela paciência, pelo constante apoio e por se orgulharem do meu trabalho.

Ao Fábio pela companhia sempre presente, mesmo que às vezes à distância.

À Fapesp pelo fomento.

“As relações geológicas que existem entre a fauna atual e a fauna extinta da América meridional, assim como certos fatos relativos à distribuição dos seres organizados que povoam este continente, impressionaram-me profundamente quando da minha viagem a bordo do Beagle, na condição de Naturalista. Estes fatos, como se verá nos capítulos subseqüentes deste volume, parecem lançar alguma luz sobre a origem das espécies – mistérios – para empregar a expressão de um grande filósofo.”

Charles Darwin
A Origem das Espécies

RESUMO GERAL

A Biogeografia é a porção das ciências biológicas encarregada de explicar como a distribuição geográfica dos organismos se formou. A aceitação da dinâmica das placas tectônicas e o desenvolvimento de novos métodos filogenéticos foram dois importantes fatores que revitalizaram a biogeografia nos últimos 40 anos. Este estudo apresenta em três capítulos algumas respostas para questões inerentes à história biogeográfica do gênero *Brachygastra*. No capítulo I é apresentada uma descrição da atual distribuição das 17 espécies deste gênero de vespas sociais, enquanto uma análise cladística visando estabelecer as relações históricas entre as áreas em que as espécies ocorrem foi realizada no capítulo II e por fim, no capítulo III, uma síntese dos eventos geológicos que tem afetado a região Neotropical e que possivelmente influenciaram a cladogênese e moldaram a distribuição das espécies foi realizada com a finalidade de se identificar a provável origem do gênero. Foram obtidos registros para todas as espécies de *Brachygastra*, e a maioria delas está na América do Sul e possui ampla distribuição. Observou-se que a altitude constitui uma barreira para as espécies. Os métodos de biogeografia cladística mostraram dois componentes principais, um Neártico e um Neotropical, onde a América Central é a região mais basal e a Amazônia está mais proximamente relacionada à floresta Atlântica. DIVA mostra um cenário que requer diversos eventos de dispersão para os táxons terminais, que podem representar na verdade, eventos de expansão. A provável origem do gênero é Neotropical, no Cretáceo tardio e início do Terciário. As análises vão de encontro à hipótese de Amorim & Pires (1996) para o relacionamento entre as áreas do Neotrópico, com a América Central mais basal às demais áreas do Neotrópico e Amazônia dividida em ao menos dois componentes.

Palavras-chave: Biogeografia histórica, Região Neotropical, *Brachygastra*, Epiponini

GENERAL ABSTRACT

The Biogeography is the part of Biological sciences in charge to explain how the geographical distribution of species was formed. The acceptance of the tectonic drift and the development of new phylogenetic methods were two important factors that revitalized the biogeography in the last 40 years. This work presents in three chapters some answers related to the biogeographical history of the genus *Brachygastra*. In chapter I was presented a description of present distribution of the 17 *Brachygastra*'s species, while a cladistic analysis with aimed to establish the historical relationship among the areas that species occur was performed in the chapter II and lastly, in the chapter III, a synthesis of the geological events that have been affected the Neotropical region and possibly influenced the cladogenesis and shaped the species distribution were raised in order to identify the period and the place of probable origin of the genus. Record for all the species of *Brachygastra* were obtained, the most of them are in South America and are widespread. It was observed that the height is a barrier to the species. The methods of cladistic biogeography showed two main components, a Nearctic and Neotropical, where the Central America is the basal region and the Amazonia is more closely related to Atlantic forest. DIVA presents a setting that requires several dispersal events for the terminal taxa that can represent in fact, expansion events. The origin of the genus is Neotropical, in late Cretaceous and beginning of Tertiary. The analysis corroborate the hypothesis of Amorim & Pires (1996) for relations among the Neotropical áreas, with de Central América most basal to the other ares of Neotropics and Amazonia divided into, at least two components.

Keywords: Historical biogeography, Neotropical region, *Brachygastra*, Epiponini

SUMÁRIO

Introdução Geral	04
Capítulo I – Distribuição Geográfica de <i>Brachygastra</i> (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini)	06
Introdução	09
Objetivos	10
Material e Métodos	10
Resultados e Discussão	10
Capítulo II – Biogeografia Cladística de <i>Brachygastra</i> (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini)	14
Introdução	17
Objetivos	18
Material e Métodos	18
Resultados e Discussão	19
BPA	19
Componentes	20
DIVA	21
Capítulo III – Evolução Geológica da Região Neotropical: Influência da Cladogênese das espécies de <i>Brachygastra</i> (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini)	23
Introdução	26
Objetivos	26
Origem e Diversificação de <i>Brachygastra</i>	26
Conclusão	31
Referências bibliográficas	34
Figuras e Tabelas	41
Apêndice	54

INTRODUÇÃO GERAL

Os organismos podem ser encontrados em quase todos os lugares da Terra: desde as gélidas cumeeiras rochosas das montanhas mais altas até as dunas varridas pelos ventos nos desertos; nas escuras e quase congeladas áreas das profundezas do assoalho oceânico até as águas em ebulição de fontes térmicas. Nenhuma espécie, no entanto, vive em todos esses lugares (BROW & LOMOLINO, 2006), havendo conseqüentemente uma distribuição desigual das espécies ao longo do planeta. A Biogeografia é a porção das ciências biológicas encarregada de explicar como a distribuição geográfica dos organismos se formou e tem duas questões fundamentais para responder: “Porque as espécies são diferentes em regiões diferentes?” e “Porque espécies ou grupos imediatamente aparentados (que formam grupos monofiléticos) têm distribuições disjuntas, ou seja, separados por barreiras?” (AMORIM, no prelo). A aceitação da dinâmica das placas tectônicas e o desenvolvimento de novos métodos filogenéticos foram dois importantes fatores que revitalizaram a biogeografia nos últimos 40 anos (BROW & LOMOLINO, 2006).

Alfred Wegener em 1915 propôs a hipótese da deriva continental, mas somente na década de 1960 com o desenvolvimento de um mecanismo para a movimentação dos continentes e evolução da crosta, a partir de novas evidências, alcançou grande aceitação no campo das geociências (CONDIE, 1997). O rearranjo das massas continentais de terras e ilhas e a abertura e fechamento das bacias de mares e oceanos, iniciados por esses movimentos, tem afetado profundamente a distribuição e a história dos organismos (CRISCI, et al., 2003). Biológica e historicamente, as relações filogenéticas entre os táxons e suas distribuições geográficas estão intimamente ligadas. Os nós de um cladograma são potencialmente informativos sobre a história da distribuição dos organismos e sobre o relacionamento entre as áreas geográficas que eles ocupam (CRISCI, 1998). Por essa razão, as filogenias têm um papel crucial na biogeografia histórica.

O grande desafio da Biogeografia histórica é identificar se a distribuição disjunta de um táxon foi causada por um evento de dispersão ou vicariância. Como dispersão se entende a migração de um táxon através de uma barreira, da área A para a área B. Já na vicariância há o surgimento de uma barreira entre áreas A e B, sendo que o táxon já ocupava as duas áreas. Simplificando, se a ocupação de ambas as áreas ocorreu antes ou depois do surgimento da barreira (STACE, 2006). Tanto as barreiras geográficas e climáticas quanto a capacidade de

dispersão podem influenciar na diferenciação das populações e especiação (GARCIA et al, 2008).

Para melhor compreensão dos assuntos abordados, este trabalho foi organizado em três capítulos. O primeiro deles traz uma abordagem geral sobre onde estão as 17 espécies de *Brachygastra*, com uma descrição da atual distribuição das mesmas. No capítulo seguinte os dados foram analisados com a finalidade de se estabelecer a relação entre as áreas onde as espécies ocorrem e especulam-se quais foram os processos responsáveis por sua atual distribuição. Por fim, uma síntese dos eventos geológicos que tem afetado a região Neotropical e que possivelmente influenciaram a cladogênese e moldaram a distribuição das espécies são descritos no terceiro capítulo com a finalidade de se identificar o período e local da provável origem do gênero.

CAPÍTULO I

Distribuição Geográfica de *Brachygastra* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini)

RESUMO

A proposição de que cada espécie possui uma amplitude geográfica única é o foco de toda a biogeografia. Os biogeógrafos estudam diversos fenômenos, processos ecológicos e eventos históricos que moldaram a amplitude das espécies. Com aproximadamente 4.000 espécies, a família Vespidae inclui as “vespas verdadeiras”, sendo os vespídeos, sobretudo as espécies eussociais (subfamília Polistinae), muito evidentes na fauna neotropical. *Brachygastra* pertence à tribo Epiponini e tem ampla distribuição no Neotrópico, estendendo-se da Argentina até o sudoeste dos Estados Unidos, e Caribe (Trinidad e Tobago), e inclui dezesseis espécies descritas e uma sob descrição. A atual distribuição das espécies foi acessada a partir de registros de coleções entomológicas trabalhos de levantamento e outros dados da literatura e foram plotadas em um mapa com o auxílio do *software* MapWindow GIS. As coordenadas geográficas foram obtidas das etiquetas coleta, do Global Gazetteer ou da literatura. Foram obtidos registros para as 17 espécies de *Brachygastra*. *B. azteca* e *B. mellifica* estão na América do Norte, enquanto as demais espécies ocorrem na América do Sul, com apenas *B. augusti*, *B. lecheguana* e *B. smithii* alcançando também a América Central. A maioria das espécies possui ampla distribuição no Neotrópico, no entanto, a altitude parece constituir uma barreira para as espécies, uma vez que apenas *B. borelli* e *B. baccalaurea* ocorrem acima dos mil metros. As áreas mais áridas também parecem constituir um fator limitante para a ocorrência de várias espécies deste gênero.

ABSTRACT

The proposition that each species has a single biogeographical distribution is the focus of all the biogeography. Biogeographers study several phenomena, ecological process and historical events that shaped the spread of species. With about 4.000 species, the family Vespidae includes the “true wasps”, and the eusocial species (subfamily Polistinae) are typical of the neotropical fauna. *Brachygastra* belongs to the Epiponini tribe and it is widespread in the Neotropics, extending from Argentine to the southwest EUA and Caribbean (Trinidad and Tobago), and includes sixteen species and one under description. The current distribution of species was accessed from records of entomological collections, species inventory and another data of literature, and was plotted in a map using the software Map Window GIS. The geographical coordinates were obtained from Global Gazetteer or from literature. Records were gotten for the 17 species of *Brachygastra*. *B. azteca* and *B. mellifica* are in North America while the other species occur in South America, with only *B. augusti*, *B. lecheguana* e *B. smithii* reaching the Central America. Most species are widespread in the Neotropics, although, the height seems to be a barrier for the species, since only *B. borelli* and *B. baccalaurea* are over one thousand meters. More arid areas also appear to be a limiting factor for the occurrence of many species of this genus.

INTRODUÇÃO

A proposição de que cada espécie possui uma amplitude geográfica única é o foco de toda a biogeografia. Os biogeógrafos estudam muitos fenômenos – locais de ocorrência de organismos individuais, alterações na distribuição local ou regional de uma população, as distribuições presentes e pretéritas de táxons mais elevados ou clados, padrões de biodiversidade – mas os processos ecológicos e eventos históricos que moldaram a amplitude das espécies são relevantes a todos eles (BROWN & LOMOLINO, 2006).

Com aproximadamente 4.000 espécies, a cosmopolita (porém predominantemente tropical) família Vespidae inclui as “vespas verdadeiras” (GILLOTT, 2005) sendo os vespídeos, sobretudo as espécies eussociais (subfamília Polistinae), muito evidentes na fauna neotropical (HANSON & GAULD, 2006). Esta subfamília engloba quatro tribos: Polistini (cosmopolita, exceto na Nova Zelândia), Mischocyttarini (Argentina até sudeste dos Estados Unidos e Columbia Britânica), Ropalidiini (Austrália, África Sub-Sahariana e Equatorial, Península Arábica, Trópicos Orientais, China, Coreia, Japão, Irã e Índia) e Epiponini, cuja distribuição atual das espécies é Neotropical, variando desde a Argentina até o México, com algumas poucas espécies chegando aos EUA. No Caribe, excetuando-se Trinidad e Tobago, a tribo está quase totalmente ausente, com apenas uma espécie com registro para as Pequenas Antilhas (CARPENTER & GRIMALDI, 1997).

Brachygastra Perty, 1833, um Epiponini, tem ampla distribuição dentro do Neotrópico, estendendo-se da Argentina até o sudoeste dos Estados Unidos, incluindo o Caribe (Trinidad e Tobago). O gênero inclui dezesseis espécies descritas e uma ainda não nomeada (ANDENA, em preparação). Essas vespas apresentam o escutelo muito alto e frequentemente projetado sobre o metanoto, formando junto com este mais o propódeo, uma superfície vertical e achatada; o escuto é truncado, mais largo que longo dando as espécies do gênero a espécies do gênero uma aparência truncada (NAUMANN, 1968; RICHARDS, 1978). Os machos são raros. NAUMANN (1968) em sua revisão analisou 4754 espécimes, das quais apenas 99 eram machos (2%) (RICHARDS, 1978). Os ninhos são bastante variáveis, arborícolas e de iniciação sésil. O material é geralmente marrom ou cinza, quebradiço e composto por pequenas lascas flexíveis ou fibras longas, sem secreção evidente. A entrada varia de uma única e simples a várias delas dispostas caoticamente (WENZEL, 1998). Duas espécies, *B. mellifica* e *B. lecheguana* armazenam grande quantidade de néctar. *Brachygastra azteca* também armazena, mas em menor quantidade que as espécies citadas

acima. (RICHARDS, 1978). Em *Brachygastra*, há desde espécies que nidificam em áreas de mata fechada e apresentam tamanho populacional bastante reduzido (*B. augusti*), até aquelas que apresentam ninhos gigantescos e apresentam uma nidificação completamente distinta, em árvores bastante altas e de forma exposta (*B. lecheguana*).

OBJETIVOS

O objetivo deste capítulo foi acessar e descrever a atual distribuição das espécies de *Brachygastra*.

MATERIAL E MÉTODOS

O projeto foi executado no Laboratório de Aculeata: Sistemática e Comportamento, na UNESP, campus de São José do Rio Preto, SP.

Para acessar a distribuição atual das espécies de *Brachygastra* foram anotados registros (anexo) de coleções entomológicas de Museus (tabela1), trabalhos de levantamento os quais incluíram o grupo de interesse e outros dados da literatura (RICHARDS, 1978; SUGDEN & MCALLEN, 1994; SILVEIRA et al., 2008; RASMUSSEN & ASENJO, 2009).

As coordenadas geográficas, quando não informadas na etiqueta de coleta, foram obtidas do Global Gazetteer (<http://www.fallingrain.com/world/index.html>) ou retiradas da literatura. Na ausência ou imprecisão de dados do local de coleta o registro foi excluído das análises. O mapa de distribuição foi construído no programa MapWindow GIS 4.7.5 (GRUNWALD, 2006). Os registros foram plotados como pontos no mapa e a área de distribuição das espécies foi traçada apenas ligando-se os pontos mais externos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram obtidos registros para as 17 espécies de *Brachygastra*, cujas áreas de ocorrência vão do sudoeste dos EUA até nordeste da Argentina (Figuras 1-5) e apresentam a seguinte distribuição:

- *B. azteca* (de Saussure): altiplanicie mexicana, entre as cadeias de montanha Sierra Madre. (22 registros);
- *B. borellii* (Zavattari): faixa estreita no centro-sul da Bolívia e norte da Argentina, a leste da porção meridional dos Andes. (13 registros);

- *B. lecheguana* (Latreille): Panamá (exceto norte), Colômbia (exceto costa do pacífico), norte da Venezuela, extremo noroeste da Guiana, Equador (exceto costa do pacífico), norte do Peru, Bolívia (exceto oeste), Brasil (exceto extremo norte), Paraguai, norte e centro da Argentina (exceto porção a oeste). (376 registros);
- *B. mellifica* (Say): sul dos EUA (Texas e Arizona), México, Guatemala, Belize, Honduras, El Salvador, Nicarágua e norte da Costa Rica. (66 registros);
- *B. augusti* (de Saussure): sul da Costa Rica, Panamá, região central e sul da Colômbia, faixa a leste da Venezuela (exceto nordeste), Guiana (exceto norte), Suriname, oeste da Guiana Francesa, leste do Equador, Peru (exceto oeste), norte e leste da Bolívia, Brasil (exceto nordeste e extremo sul), oeste e sul do Paraguai. (170 registros);
- *B. moulae* Richards: centro-sul do Brasil. (13 registros);
- *B. fistulosa* (Naumann): sudeste do Brasil, região da Serra do Mar. (3 registros);
- sp nova: oeste da Colômbia. (2 registros);
- *B. scutellaris* (Fabricius): Colômbia, leste do Equador, Peru (exceto oeste), região central e sul da Venezuela, Guiana (exceto norte), Suriname e Guiana Francesa; noroeste e leste (faixa litorânea do norte até o sudeste) do Brasil. (87 registros);
- *B. myersi* Bequaert: noroeste do Brasil, nordeste do Peru, norte da Bolívia, centro e sul da Colômbia, sul da Venezuela, região central da Guiana e norte da Guiana Francesa e Suriname. (11 registros);
- *B. bilineolata* (Spinola): Peru (exceto oeste e extremo norte), Bolívia (exceto sul e na divisa com o Chile a oeste), noroeste do Brasil, Trinidad e Tobago, leste da Venezuela, Guianas e Suriname. (69 registros);
- *B. moebiana* (de Saussure): sul da Venezuela, centro sul da Guiana e Suriname, Guiana Francesa, noroeste e leste do Brasil, centro-leste do Equador e nordeste e centro-leste do Peru. (32 registros);
- *B. smithii* (de Saussure): extremo sul do México, Guatemala, Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Colômbia (exceto oeste e costa do Pacífico), centro e sul da Guiana, Suriname, Guiana Francesa, nordeste do Peru, leste do Equador, nordeste da Bolívia, noroeste e parte do centro-oeste do Brasil. (47 registros);
- *B. propodealis* Bequaert: centro-sul da Colômbia, noroeste do Brasil, nordeste do Equador, leste do Peru e norte da Bolívia. (11 registros);

- *B. buyssoni* (Ducke): sul da Colômbia, noroeste do Brasil, nordeste do Equador, leste do Peru e norte da Bolívia. (14 registros);
- *B. albula* (Richards): norte do Brasil, sul da Colômbia, nordeste do Peru. (6 registros);
- *B. baccalaurea* (R. von Ilhering): oeste da Colômbia, Equador e Peru, a leste da cordilheira dos Andes (Setentrional e Central). (12 registros).

Algumas espécies apresentam uma área de distribuição mais restrita, como *B. borelli*, *B. fistulosa* e *B. baccalaurea*, enquanto outras possuem uma distribuição ampla dentro da América do Sul, chegando algumas à América Central (p. ex. *B. lecheguana*, *B. augusti* e *B. smithii*). Por serem espécies muito amplilocadas, a delimitação de áreas de endemismo torna-se uma tarefa complexa. *Brachygastra scutellaris* foi a única espécie com área de distribuição disjunta, nitidamente separada pela diagonal de vegetação aberta que ocorre no nordeste e centro-oeste do Brasil.

Pode-se perceber claramente que a distribuição das espécies de *Brachygastra* é limitada por grandes altitudes. Mesmo as espécies mais amplilocadas não estão presentes na faixa oeste da Cordilheira dos Andes (exceto *B. lecheguana* que está presente no noroeste do Peru) e norte da Colômbia onde a porção do extremo norte dos Andes domina a paisagem. A maioria das espécies também não alcança as áreas compreendidas no escudo das Guianas, principalmente ao sul da Venezuela, onde estão presentes as maiores elevações dessa formação.

As exceções são as espécies *B. borelli* e *B. baccalaurea* que estão presentes em altitudes maiores que 1.500m. Estas espécies provavelmente ficaram isoladas nas áreas mais altas em períodos de ingressões marinhas. A maioria das espécies de *Brachygastra* parece ter também uma preferência por ambientes mais úmidos e com florestas (Richards, 1978). As demais espécies ocorrem em áreas de vegetação aberta (*B. augusti*, *B. lecheguana*, *B. moebiana*, *B. moulae* e *B. smithii*) e apenas *B. lecheguana* está presente em ambientes mais áridos, como a caatinga.

A ampla distribuição de *B. lecheguana* pode estar relacionada à plasticidade desta espécie. A vegetação exerce grande influência direta nas comunidades desses animais, fornecendo suporte para a nidificação e recursos alimentares, além de afetar indiretamente essas comunidades pelas variações causadas na temperatura, umidade do ar e quantidade de sombra do ambiente (SANTOS et al., 2009). Enquanto a maioria das espécies de *Brachygastra* nidifica em áreas de mata fechada e apresentam tamanho populacional bastante

reduzido, *B. lecheguana* constrói ninhos gigantescos e apresentam uma nidificação completamente distinta, em árvores bastante altas e de forma exposta. Além disso, essa espécie é visitante floral de uma grande variedade de espécies que ocorrem em diferentes habitats como na caatinga (AGUIAR & SANTOS, 2007), floresta Atlântica e campos (HERMES & KÖHLER, 2006).

Brachygastra augusti é outra espécie amplamente distribuída. No entanto, esta espécie e *B. mouleae* (espécie irmã), merecem um maior cuidado. Ambas são muito semelhantes morfologicamente e é muito provável que haja falha na identificação em algum grau.

CAPÍTULO II

Biogeografía cladística de *Brachygastra* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini)

RESUMO

Os padrões de distribuição disjunta configuram o mais intrigante problema para os biogeógrafos. Desde a proposição de Linnaeus de que as espécies se originaram pela criação em uma pequena área e então dispersaram para outras, as idéias de centro de origem e dispersão prevaleceram nos estudos de biogeografia histórica. A mudança veio com os trabalhos de Leon Croizat, que sugeriu que as espécies também poderiam evoluir por processos de vicariância. A biogeografia cladística fundamenta-se na premissa de que existe uma correspondência entre o relacionamento filogenético dos táxons, seu padrão de distribuição e a história geológica da Terra e, atualmente há diversos métodos e softwares para implementá-los. O capítulo teve como objetivo estabelecer, a partir da distribuição atual das espécies de *Brachygastra*, as relações entre as áreas onde estas ocorrem. Foi realizada a construção do cladograma de área, e as análises de BPA, de Componentes e DIVA, todas com base em dois grupos de áreas de endemismo para o Neotrópico. Apesar de gerarem cladogramas gerais de área distintos, as análises de BPA e Componentes mostraram dois componentes principais, um Neártico e outro Neotropical, além da área Amazônica como um complexo de áreas, em detrimento de uma área biogeográfica única, estando estas mais proximamente relacionadas às áreas de floresta Atlântica. DIVA mostra um cenário que requer diversos eventos de dispersão para os táxons terminais, que podem representar eventos de expansão das áreas de ocorrência destas espécies.

ABSTRACT

The disjoint distribution patterns configure the most intriguing problem for the biogeographers. Since the Linnaeus proposition that the species had originated by the creation in a small area and then they dispersed to others, the idea of center of origin and dispersion prevailed in the studies of historical biogeography. The change came with the works of Leon Croizat, that suggest that species could evolve by vicariance process too. The cladistic biogeography is based on the premise that there is a correspondence among the taxa phylogenetic relationship, their distributional pattern and the geological history of the Earth, and currently, there are several methods and softwares to implement them. The chapter aimed establish. from the current distribution of *Brachygastra* species, the relationship among the areas where they occur. The area cladogram was constructed, and BPA, Component analysis and DIVA was performed too, all of them based on two groups of endemism areas for Neotropic. Despite different general area cladograms were generated, the BPA and Component analysis showed two main components, one Neartic and one Neotropical, and the Amazonia as a complex of areas rather than a single biogeographical area, being more closely related to Atlantic forest areas. DIVA shows a scenario that requires several dispersal events for the terminal taxa that may represent expansion events of the occurrence areas of this species.

INTRODUÇÃO

Os padrões de distribuição disjunta sem dúvida configuram o mais intrigante problema para os biogeógrafos. De acordo com a explicação bíblica do Jardim do Éden, Linnaeus propôs que as espécies se originaram pela criação em uma pequena área e então dispersaram para outras áreas disponíveis para colonização. Desde então, a idéia de centro de origem e dispersão prevaleceram nos estudos de biogeografia histórica (MORRONE & CRISCI, 1995). A ruptura com os paradigmas dispersionistas ocorreu a partir dos trabalhos de Leon Croizat, que sugeriu que além dos mecanismos usuais de evolução biogeográfica por dispersão, as espécies também poderiam evoluir por processos de vicariância (AMORIM, no prelo).

A biogeografia cladística fundamenta-se principalmente na premissa de que existe uma correspondência entre o relacionamento filogenético dos táxons, seu padrão de distribuição e a história geológica da Terra. Ela procura testar a congruência entre os diferentes padrões de distribuição de organismos, a fim de se obter um padrão geral de relação entre áreas (RECODER, 2001). Os cladogramas de área representam hipóteses de relacionamento entre unidades de áreas com base em informações históricas e distribucionais dos táxons. Atualmente, há à disposição da biogeografia cladística diversos métodos e softwares para implementá-los. No BPA primário, uma matriz binária área (distribuição) x táxon é utilizada e um grupo externo hipotético (uma linha de zeros) é adicionado para polarizar os dados. A matriz de dados é usada para derivar cladogramas de área com o menor número de passos utilizando-se uma análise de máxima parcimônia que é realizada em um programa de análise de parcimônia. O método foi proposto por WILEY (1987, 1988), baseado nas idéias de BROOKS (1985, 1990) (MORRONE & CRISCI, 1995).

Na análise de Componentes (NELSON & PLATNICK, 1981; PAGE, 1988) o cladograma geral de área é derivado pela intersecção dos conjuntos dos cladogramas de área para o táxon analisado, obtidos sob os três pressupostos. Se nenhum cladograma é encontrado pela intersecção ou a análise resulta em múltiplos cladogramas, uma árvore de consenso pode ser construída (MORRONE & CRISCI, 1995).

A análise de dispersão-vicariância (DIVA) é um método baseado em eventos (produz modelos dos processos de dispersão, vicariância, duplicação e extinção que podem causar alterações na distribuição geográfica dos organismos ao longo do tempo, atribuindo valores de custo-benefício para estes de acordo com o modelo) no qual a distribuição ancestral é inferida baseada em uma matriz de custos tridimensional, derivada de um modelo biogeográfico

simples (RONQUIST, 1997). Reconstruções de análises de dispersão-vicariância obtidas para diferentes grupos de organismos que habitam a mesma área podem ser utilizadas para inferir padrões biogeográficos gerais ("cladograma de área") (RONQUIST, 1996a).

OBJETIVOS

O capítulo teve como objetivo estabelecer, a partir da distribuição atual das espécies de *Brachygastra*, as relações entre as áreas onde estas ocorrem e a origem do táxon. Para tanto, pesquisou-se a partir das relações encontradas, os processos relacionados a esses padrões (vicariância, dispersão, extinções ou falha na vicariância).

MATERIAL E MÉTODOS

O cladograma de táxon-área foi construído com base na filogenia proposta por ANDENA (2011) (figura 6) para o gênero, pela simples substituição dos nomes dos táxons terminais pelas áreas em que eles ocorrem (MORRONE & CRISCI, 1995). Ele mostra a ordem relativa dos eventos históricos que afetam as áreas (CARPENTER, 1996). Posteriormente foram realizadas também análises de BPA (Brooks Parsimony Analysis) primário, de Componentes para a construção do cladograma de áreas. Foi realizada também uma análise de DIVA (Dispersal-vicariance analysis).

Para tanto, escolheu-se *a priori*, as áreas de endemismo da América Latina postuladas por MORRONE (2001 e 2004) (Neártica, ZTM, Caribenha, Amazônica, Chaquenha, Paranaense ZTSA) (figura 7) e um segundo conjunto de áreas baseado nas áreas propostas por AMORIM & PIRES (1996) (Neártica, Mexicana, Am.C, Nam, SWam, SEam, Cerrado e Fl.Atl) (figura 8). Neste grupo, manteve-se a divisão da região amazônica em áreas menores, mas adicionou-se uma área para o cerrado, ficando a área de floresta atlântica restrita à faixa litorânea e a área designada como México abrange a região central, do platô mexicano. Esses dois grupos de áreas serão citados como A e B respectivamente (tabela 2).

As análises de BPA, de Componentes e de vicariância e dispersão (DIVA) foram realizadas com o auxílio dos *softwares* TNT 1.1 (GOLOBOFF, 2009) COMPONENT 2.0 (PAGE, 1993) e DIVA 1.1 (RONQUIST, 1996b) respectivamente.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A substituição dos táxons pelas respectivas áreas de ocorrência resultou no cladograma de táxon-áreas (figura 9), nota-se a presença de espécies com grande área de distribuição (ocorrem em mais de uma área de endemismo) e áreas redundantes (áreas onde estão presentes mais de uma espécie).

❖ Análise de BPA

A análise de BPA realizada para a obtenção do cladograma de áreas resultou em apenas um cladograma mais parcimonioso (figura 10) para ambos os grupos de áreas de analisados. Em ambos os casos, a topologia foi semelhante, com dois componentes principais, que marcam uma divisão nas regiões biogeográficas Neártica (Neártica, ZTM e Neártica, México) e Neotropical (ZTSA, Caribenha, Amazônica, Chaquenha, Paranaense e Am.C, Cerrado, NAam, SEam, SWam, Fl.Atl), ou seja, um componente Laurásico e um Gondwânico.

As relações para as áreas do componente neotropical também mostraram as mesmas relações. Para o grupo A (figura 10, A), a ZTSA aparece como a área mais basal do segundo clado e a região Caribenha como a mais basal das regiões do Neotrópico. As regiões Amazônica e Paranaense aparecem como áreas irmãs, tendo a região chaquenha como área irmã de ambas.

Na análise com o grupo B (figura 10, B) a região da América Central aparece como a mais basal. As regiões Amazônicas formaram um clado monofilético (SE+(N+SW)), irmão da região de floresta atlântica e a região de cerrado como área irmã deste clado.

A região Caribenha como irmã das demais áreas neotropicais também é corroborada por outras análises de biogeográficas baseadas em primatas, insetos (AMORIM & PIRES, 1996) e anuros (RON, 2000), no entanto os primeiros autores consideram apenas as ilhas do Caribe e não a América Central. O fato de as regiões amazônica e paranaense (= floresta atlântica) estarem mais proximamente relacionadas corrobora a hipótese de que essas áreas de floresta possivelmente eram uma só e foram separadas provavelmente em decorrência da aridização induzida pelo soerguimento dos Andes (MORRONE & COSCARÓN, 1998).

Apesar de dividida em três no grupo B, a área amazônica aparece como um componente biogeográfico único, uma vez que as áreas formaram um grupo monofilético. As

áreas de floresta da Amazônia e Atlântica permaneceram juntas, mostrando um relacionamento mais próximo.

❖ Análise de Componentes

A análise de componentes resultou em um grande número de cladogramas para ambas as análises mostrando as mais diversas relações entre as áreas. As relações encontradas para as áreas divergem daquelas encontradas na análise de BPA.

Para as análises minimizando-se o utilizando-se a opção *leaves added* foram encontrados 45 cladogramas de área para o grupo A e 9 para o B (anexo). O consenso estrito (figura 11) para ambos os grupos não resultou em cladogramas completamente resolvidos, no entanto, para as áreas do grupo B (figura 11, A) recuperou-se as relações encontradas pelos autores para as áreas da região amazônica. Para ambas as análises, assim como na análise de BPA, as áreas amazônicas e de floresta atlântica formaram um clado.

Quando se utilizou a opção *losses*, foram encontrados 2 cladogramas de área para A e 6 para B (anexo). Neste caso, o consenso (figura 12) recuperou a topologia com dois componentes (neártico e neotropical) como na análise de BPA, mas nesta análise a ZTSA (grupo A) aparece como mais proximamente relacionada ao componente neártico (figura 12, B). Para ambos os grupos as relações entre o componente neotropical não estão resolvidas, e a região da Am.C e Caribenha formam um grupo monofilético com as regiões cerrado e chaquenha respectivamente.

Nas análises minimizando-se *duplications + leaves added* e *duplications + losses*, alcançou-se o limite de 1000 cladogramas que podem ser armazenados e a procura foi interrompida.

Pode-se observar que o número de cladogramas, seu grau de resolução e as relações entre as áreas diferiram de acordo com o método, o que pode estar relacionado ao fato de que as incongruências são tratadas de modo distinto nos diferentes métodos. Além disso, como mencionado por MORRONE & CARPENTER (1994), o fato de muitas das espécies apresentarem ampla área de distribuição e a possibilidade da existência de extinções, expansões de área e casos de dispersão dificultam a análise dos dados e sua comparação dado o desconhecimento da história do relacionamento entre as áreas do Neotrópico e de sua característica heterogênea.

❖ DIVA

DIVA resultou em apenas um cenário ótimo para ambos os conjuntos de áreas analisados. Os cenários mostram a presença de 17 e 29 eventos de dispersão para as análises com as áreas de MORRONE (2004, 2006) e aquelas baseadas em AMORIM & PIRES (1996), respectivamente.

A análise com as áreas A (figura 13) identifica logo na base um evento vicariante que separou as áreas da América do Norte (figura 13, A e B) e do Sul, separando o ramo de *B. azteca* (figura 13, 1). Um segundo evento vicariante teria separado a região Paranaense (figura 13, F) da demais (figura 13, 2). Devido a um evento vicariante a área amazônica se separou do restante das áreas neotropicais, isolando o ramo de *B. borellii* (figura 13, 3). O primeiro evento de dispersão (figura 13, 4) teria ocorrido quando a população que ficou em F dispersou-se para a área Amazônica (figura 13, D). Dois outros eventos de dispersão, um no caminho inverso – de D para F, seguido de um evento de vicariância (figura 13, 5) e outro de D para E (figura 13, 6) ocorreram nos nós internos da filogenia. Os outros 14 eventos de dispersão ocorreram em táxons terminais.

Para a análise com o grupo B (figura 14), um evento vicariante (figura 14, 1) separa o centro do México (figura 14, B) da área ancestral (figura 14, ABCDEFGH), isolando o ramo de *B. azteca*. As áreas restantes sofreram vicariância separando-se em E e ACDFGH (figura 14, 2), sendo que a última separa-se posteriormente em H e ACDFG (figura 14, 3). O evento vicariante que ocorreu no nó do clado *B. lecheguana+B.mellifica* pode ser interpretado de dois modos, a separação entre AC e DFG ou entre A e CDFG (figura 14, 6). Os eventos de dispersão ocorreram de E para H (figura 14, 4), seguido de um evento de vicariância que separou o ramo de *B. fistulosa*, e de E para G (figura 14, 5). Os demais eventos de dispersão ocorreram nos táxons terminais.

Dispersões envolvem a transposição de barreiras geográficas preexistentes, sendo eventos dependentes do acaso e de características espécies-específicas que determinam o que consiste uma barreira para os organismos de cada táxon. Já a expansão da distribuição geográfica, relaciona-se à vagilidade dos organismos e à relação entre preferências ambientais e disponibilidade de habitats ecologicamente apropriados (ALMEIDA & SANTOS, 2010). O grande número de eventos de dispersão, principalmente nos táxons terminais, pode

representar na realidade, a ocorrência de eventos de expansão da área de distribuição das espécies em períodos climaticamente mais favoráveis ou ainda de falha da barreira vicariante.

O cenário dado pela análise de DIVA, em sua maioria, não é coerente com o registro geológico nem com a história evolutiva do grupo e táxons proximalmente relacionados. Para ambos os resultados assume-se que o ancestral do gênero se encontrava amplamente distribuído. No entanto, observando-se a filogenia da tribo e a distribuição do gênero *Chartergus* (irmão de *Brachygastera*), provavelmente o ancestral comum para esses gêneros estava presente apenas na América do Sul.

No entanto, a análise de DIVA aponta para uma grande importância da região amazônica na história biogeográfica do grupo, uma vez que a grande maioria das espécies tem sua área ancestral nesta região. Provavelmente os eventos de cladogênese resultaram de eventos vicariantes mais regionais, os quais são difíceis de identificar pela área das espécies que podem ter se expandido posteriormente ao evento e provavelmente pelas áreas escolhidas para a análise.

CAPÍTULO III

**Evolução geológica da Região Neotropical:
influência na cladogênese nas espécies de
Brachygastra (Hymenoptera, Vespidae,
Polistinae, Epiponini)**

RESUMO

A região Neotropical é uma das seis grandes áreas, em um dos sistemas de divisão do globo em similaridade de fauna e flora que corresponde às áreas da América do Sul e Central, Caribe, Antilhas e Bahamas, e as áreas tropicais do México. Como componente biogeográfico, esta região divide semelhanças com a flora e fauna da Nova Zelândia e sudeste da Austrália, e conecta-se com a porção tropical da África, Índia e Oceania, além de alguma influência claramente Neártica, tornando a obtenção de uma reconstrução da história biogeográfica completa da região um enorme desafio. Neste capítulo objetivou-se encontrar os possíveis eventos vicariantes responsáveis pela cladogênese das espécies e sua atual distribuição por meio do confronto com dados da geologia do Neotrópico. A origem do gênero é Neotropical, na América do Sul e provavelmente data do Cretáceo tardio e início do Terciário. Eventos como ingressões marinhas, formação de bacias e as mudanças climáticas causadas pelo soerguimento das cadeias Andinas parecem ter exercido grande influência na cladogênese das espécies. A formação do Istmo do Panamá possibilitou a expansão de algumas espécies além da América do Sul e é possível que espécies com ampla distribuição como *B. lecheguana* e *B. augusti* tenham expandido suas áreas no padrão observado atualmente durante o período quaternário.

ABSTRACT

The Neotropical region is one of six big areas, in one of the systems division of the globe in similarity of fauna and flora that corresponds to the areas of Central and South America, Caribbean, Antilles and Bahamas, and the tropical areas of Mexico. As a biogeographical component, this area shares similarities with the fauna and flora of New Zealand and southeast of Australia, and connects to with the tropical portion of Africa, India and Oceania. Moreover, some areas show a clearly Nearctic influence, and it turns the complete reconstruction of the historical biogeography of the Neotropical region a big challenge. The goal of this chapter was found the potential vicariant events that influenced the cladogenesis of species and their current distribution by the contrast with data of neotropical geology. The origin of the genus is neotropical, in South America and probably dates from the late Cretaceous and beginning of the Tertiary. Events as marine incursions, formation of basins and the climate changes induced by the Andes uplift seem to have had great influence in cladogenesis of species. The formation of the Isthmus of Panama enabled the expansion of some species beyond the South America and, it's possible that widespread species as *B. lecheguana* and *B. augusti* had expanded their areas to the current pattern during the Quaternary.

INTRODUÇÃO

A região Neotropical é uma das seis grandes regiões biogeográficas, em um dos sistemas de divisão do globo em similaridade de fauna e flora (as outras cinco são as regiões Neártica, Paleártica, Afrotropical, Oriental e Australiana). Ela corresponde à área que abrange toda a América do Sul, a América Central, o Caribe, as Antilhas e Bahamas, e as áreas tropicais do México.

No entanto, como componente biogeográfico, esta região não é uma entidade geológica ou biogeograficamente única ou homogênea, uma vez que a porção sul da América do Sul divide semelhanças com a flora e fauna da Nova Zelândia e sudeste da Austrália enquanto a parte tropical conecta-se com a porção tropical da África, Índia e Oceania. Por fim, México, parte da América Central e do Caribe tem em algum grau uma influência claramente Neártica (AMORIM, no prelo). A complexidade faunística e florística da Neotropica torna a obtenção de uma reconstrução da história biogeográfica completa da região um enorme desafio. Diferentes latitudes e altitudes não tem a mesma composição de espécies e nem os mesmos ambientes (AMORIM, no prelo).

Portanto, a fauna e a flora da região Neotropical constituem-se por elementos relacionados com outros continentes em latitudes tropicais (África, sudeste asiático e noroeste da Austrália e Oceania); elementos relacionados com as faunas e floras de outras regiões em latitudes temperadas sul (sudeste da Austrália, Nova Zelândia, Nova Caledônia, etc.) e elementos relacionados com a fauna e flora Neártica (AMORIM, no prelo).

OBJETIVOS

O objetivo deste capítulo foi confrontar dados da geologia do Neotrópico com a atual distribuição das espécies de *Brachygastra* a fim de encontrar congruência entre estes e acessar possíveis eventos vicariantes responsáveis pela cladogênese das espécies e por consequência sua atual distribuição.

ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DE *BRACHYGASTRA*

Analisando-se os dados e a localização geográfica de *Chartergus* (gênero irmão de *Brachygastra*) (DOS SANTOS, 2011; WENZEL & CARPENTER, 1994 e NOLL & WENZEL, 2008) pode-se concluir que o ancestral de *Brachygastra* provavelmente se

encontrava na América do Sul. Por advento da união entre as Américas, ocasionada pela placa pacífica Proto-América Central (fim do Cretáceo e início do Terciário), o ancestral pôde expandir sua área de ocorrência até a América do Norte.

BURNHAM (1978), em uma revisão do registro fóssil de vespas sociais, concluiu que nenhum táxon anterior ao Oligoceno superior pode ser definitivamente atribuído à Vespinae ou Polistinae, os quais são grupos irmãos. No entanto, WENZEL (1990) descreveu um ninho fóssil de Vespinae que data do Cretáceo Superior. CARPENTER & GRIMALDI (1997) descreveram uma espécie de *Agelaia*, pertencente à mesma tribo de *Brachygastra* (Epiponini), encontrada no âmbar Dominicano (GRIMALDI & ENGEL, 2005) e que data do Mioceno ao Oligoceno tardio, mostrando que os Epiponini estiveram presentes nas Grandes Antilhas. No entanto, é preciso ter em mente que interpretações biogeográficas acerca da idade da origem de grupos, baseadas em fósseis são pouco confiáveis: fósseis indicam a idade da primeira aparição, não a idade da origem (HENNIG, 1966). A presença de Epiponini nas ilhas do Caribe provavelmente deu-se por vicariância, quando a placa da Proto-América Central moveu-se mais a leste, criando as ilhas do Caribe e Antilhas, extinguindo-se posteriormente, fato que indica que esta tribo pode ter uma origem anterior à formação das ilhas.

O primeiro evento vicariante que resultou em cladogênese possivelmente foi o movimento desta placa para leste, criando o Caribe e Antilhas, que separou o ramo de *B. azteca* do restante dos clados, com a maioria das espécies na América do Sul. *Brachygastra azteca* ocupa uma região central no México, situada entre as Sierras Madre Ocidental e Oriental. Muitas espécies de insetos com origem no Neotrópico dispersaram da América do Sul, diversificando-se na área do platô mexicano durante o Eoceno-Plioceno (entre 35-2 milhões de anos atrás), desaparecendo das outras áreas (MORRONE, 2006). Esse desaparecimento pode ter como causa o intenso vulcanismo nas áreas mais ao sul, provocados pela subducção entre as placas que compõem a América Central, ou ainda as grandes altitudes das cadeias de montanhas Sierra Madre, cujas cadeias se formaram por tectonismo durante o cretáceo, vulcanismo no Terciário, Oligoceno e Mioceno, além de uma grande elevação das cristas no Pleistoceno médio, resultando na formação do padrão moderno de drenagem (BARBOU, 1973).

À exceção de *B. azteca* e *B. mellifica*, todas as outras espécies ocorrem apenas na América do Sul e apenas *B. augusti* e *B. smithii* alcançam a América Central também. Existem evidências de que na América do Sul, a biota que atualmente habita a região

Neotropical se expandiu para o norte, até a América Central e o México, e para o sul em tempos pré-quaternários, chegando até a Patagônia (MORRONE, 2004). Provavelmente estas duas espécies tiveram sua origem na América do Sul e alcançaram a América Central secundariamente quando o estreito do Panamá completou sua formação possibilitando um grande intercâmbio de fauna.

A localização de *B. mellifica* no hemisfério Norte deve-se provavelmente a um evento de expansão da área do ancestral de *B. mellifica* + *B. lecheguana* via arco de Noah, uma passagem que se formou no oeste do Caribe quando o impacto da Placa de Cocos produziu intenso vulcanismo fechando a circulação de águas profunda do Pacífico (STEHLI & WEBB, 2002), no Oligoceno inferior, há \pm 30 Ma (NIHEI & DE CARVALHO, 2004). O desaparecimento desta ligação entre as Américas do Norte e do Sul possivelmente foi o evento vicariante que culminou na cladogênese dessas espécies. *Brachygastra lecheguana* apresenta uma área de ocorrência extremamente ampla (Panamá até o centro da Argentina), o que impossibilitou a identificação da área de ocorrência “original” com os dados disponíveis. Pode-se inferir, no entanto, que sua expansão ocorreu antes da formação dos Andes Setentrionais, uma vez que há registros desta espécie a oeste desta cadeia (no Equador), o que implica uma origem anterior. A posterior transposição desta cadeia é pouco provável, uma vez que nesta região as montanhas atingem os 5.000m.

Brachygastra borellii, espécie irmã do clado *B. lecheguana* + *B. mellifica*, provavelmente ocupava uma área mais ampla na América do Sul do que a atual faixa paralela aos Andes em que a espécie se encontra. A área de ocorrência de *B. borellii* pode ter sido moldada durante o período Mioceno, caracterizado por extensas transgressões marinhas nas bacias de planície da América do Sul (LUNDBERG et al., 1998). A transgressão Paranense, entre 15 e 13 m.a. foi o resultado de um aumento do nível do mar em 150m (HAQ et al., 1987), o qual permitiu a incursão marinha para o continente como resultado de tectonismo (HERNÁNDEZ et al., 2005). Os sedimentos atribuídos a este evento limitam-se à latitude 17°S, noroeste de Santa Cruz na Bolívia (LUNDBERG et al., 1998) e são identificadas até a latitude 26°S (HERNÁNDEZ et al., 2005). Entre as latitudes 22°S e 26°S, no entanto, houve uma lacuna marinha, devido a uma barreira topográfica na região (HERNÁNDEZ et al., 2005). A atual distribuição de *B. borellii* é congruente com esta lacuna, ocorrendo também um pouco mais a leste, o que indica que elas podem ter expandido sua área de ocorrência com a

retração do mar. O isolamento devido à um aumento no nível do mar também é coerente com a presença dessa espécie em grandes altitudes.

A divisão entre os clados ((*mouleae* + *augusti*),(*fistulosa*,(*spnova*,(*myersi* + *scutellaris*)))) e (*bilineolata*,(*moebiana*,(*smithii*,(*buyssoni* + *propodealis*),(*albula* + *baccalaurea*)))) parece ter sido afetada pela aridização da América do Sul uma vez que no segundo clado, apenas *B. moebiana* ocorre na região de floresta Atlântica. O gradual soerguimento dos Andes, que teve início no Oligoceno tardio e maior período de elevação durante o Plioceno, cortou o efeito dos ventos vindos do Pacífico tornando árida uma grande área na América do Sul. Por volta do Mioceno médio, os ambientes subtropicais foram deslocados para o norte e uma extensa área de vegetação aberta se desenvolveu (PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990). Hipotetiza-se que a formação desta área foi o evento vicariante que separou a, antes contínua, área de floresta em dois blocos (MORRONE & COSCARÓN, 1998). *Brachygastra scutellaris* ocorre justamente nesses dois blocos de floresta, e provavelmente extinguiu-se nas áreas de vegetação aberta.

Grande parte da distribuição geográfica de *B. mouleae* está em áreas de vegetação aberta e, a primeira vista, o surgimento dessas áreas foi o responsável pela cladogênese entre esta espécie e *B. augusti*, com esta expandindo sua área posteriormente. A divisão também é congruente com a conexão entre as bacias do Parnaíba e Paraná (NIHEI & DE CARVALHO, 2004). Contudo, a data deste evento (Cretáceo médio para tardio, entre 99 e 65 m.a.) é muito antiga para a cladogênese.

A formação dos sistemas de montanhas da Serra do Mar e da Mantiqueira no leste do Brasil, com grande atividade tectônica do Oligoceno ao Pleistoceno (AMORIM & PIRES, 1996) provavelmente foi o evento que promoveu a cladogênese do ramo de *B. fistulosa*, que está restrita a esta região.

As áreas de distribuição das espécies *B. bilineolata*, *B. moebiana* e *B. smithii* se sobrepõem em grande parte e ocupam principalmente a região amazônica. É possível notar um limite norte para as espécies *B. bilineolata* e *B. moebiana* congruente com o curso do rio Amazonas, embora mais acima deste.

O clado formado pelas espécies ((*B. propodealis* + *B. buyssoni*),(*B. albula* + *B. baccalaurea*)) ocorrem à noroeste da Amazônia. As áreas de ocorrência de *B. propodealis* e *B. buyssoni* se sobrepõem quase totalmente e não foi possível identificar qualquer evento vicariante. A área de distribuição de ambas as espécies e da espécie *B. myersi* apresentam

congruência com a área de endemismo do SW Amazônico (AMORIM & PIRES, 1996). Não é possível afirmar, no entanto, se essa congruência é apenas corológica, ou se o evento vicariante e a cladogênese das espécies ocorreram no mesmo período de tempo.

As espécies *B. albula* e *B. baccalaurea* possuem áreas distintamente separadas indicando a presença de um evento vicariante que propiciou a cladogênese das espécies. *B. baccalaurea* possui uma área de distribuição congruente com o curso do rio Ucayali, que se formou no Plioceno ($\pm 5,3$ e $1,8$ m.a) devido aos efeitos tectônicos dos Andes que separou a bacia do rio Ucayali das bacias do rio Amazonas no sudoeste do Brasil (LATRUBESSE et al., 1997) e pode ter moldado a distribuição desta espécie. A cladogênese, no entanto, provavelmente está relacionada a um evento mais antigo. O “sistema Pebas”, uma zona úmida de grandes lagos rasos e pântanos que se desenvolveu no oeste da Amazônia entre 20 e 10 Ma (HOORN, 2010) pode ter sido a causa desta.

O período Quaternário, nos últimos dois milhões de anos, com um incremento de frequência e de intensidade dos ciclos de glaciação e interglaciação, deve ter afetado o padrão alcançado ao longo do Paleógeno modificando a distribuição de espécies (COSTA, 2003).

CONCLUSÃO

*“A Ciência nunca resolve um problema
sem criar pelo menos outros dez.”*
George Bernard Shaw

O presente trabalho abordou aspectos históricos do gênero *Brachygastera* e trata-se de um esforço inicial rumo a um melhor entendimento da biogeografia dos vespídeos eussociais da tribo Epiponini, sendo o primeiro trabalho de biogeografia específico para essa tribo e um dos poucos para insetos sociais (SOLOMON et al., 2008; CAMARGO & PEDRO, 2003; GRIMALDI & AGOSTI, 2000; CAMARGO & MOURE, 1996).

Analisando-se a filogenia e a distribuição das espécies é possível observar um padrão geral para o gênero. A faixa ancestral para a distribuição de *Brachygastera* provavelmente situava-se no norte da América do Sul. Simplificando-se a filogenia do gênero com base na distribuição (Figura 15), observa-se uma separação em três principais clados: o primeiro que compreende a primeiro ramo a divergir, que é o ramo da espécie *B. azteca* (figura 15, A), o clado formado por (*B. borelli* (*B. meliifica* + *B. lecheguana*), que estão basicamente na América do Norte e Central (figura 15, B) e outro com as demais espécies que ocorrem apenas na América do Sul. Neste último há uma segunda divisão entre em um clado com espécies no norte e outro no centro-sul da América do Sul (Figura15, C). O resultado mostra a América Central como área irmã de todas as outras áreas neotropicais, e é congruente com a hipótese de uma divisão da Amazônia em ao menos dois componentes, como em Amorim & Pires (1996).

As relações encontradas para as áreas por meio da análise de BPA também mostrou a América Central como área irmã das demais áreas do Neotrópico. Essa relação já foi encontrada por CRACRAFT & PRUM (1998), PRUM (1988), BATES et al. (1998) e NIHEI & DE CARVALHO (2007). No entanto este resultado difere significativamente das relações encontradas para as áreas de Morrone (MORRONE & COSCARÓN, 1998), onde a região de áreas abertas (região chaquenha) é irmã das demais áreas do Neotrópico e a Amazônia está mais proximamente relacionada às áreas de floresta da América Central (região caribenha). AMORIM & PIRES (1996) encontram o Caribe como área irmã das demais áreas neotropicais. Não foram obtidos resultados conclusivos na análise de Componentes. A análise de DIVA mostra uma importância na história da Amazônia para a biogeografia do gênero, uma vez que a grande maioria das espécies parece ter se diversificado nesta área.

A origem na região Neotropical e o fato de o gênero não ocorrer no sul da América do sul, corrobora a hipótese de CARPENTER (1993) de que os Epiponini tem uma conexão Gondwanica estando mais proximamente relacionados à grupos da África tropical, o que é

consistente com a filogenia, uma vez que Ropalidiini, tribo irmã de Epiponini, ocorre nas regiões Afrotropical, Oriental e Australotropical.

A comparação com os padrões de distribuição de outros táxons, incluindo outras vespas sociais, e com as relações de grupo-irmão em um nível taxonômico mais alto poderá possibilitar uma identificação mais precisa dos possíveis eventos e os padrões gerados por eles em estudos futuros. Além disso, a comparação com outros táxons também confere uma maior robustez para as hipóteses de relacionamento entre as áreas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, C. M. L. & SANTOS, G. M. de M. Compartilhamento de Recursos Florais por Vespas Sociais (Hymenoptera: Vespidae) e Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma Área de Caatinga. **Neotropical Entomology**, v.36, n.6, p.836-842, 2007.
- ALMEIDA, E. A. B. & SANTOS, C. M. Lógica da Biogeografia de Vicariância. In: de DE CARVALHO, C. J. B. & ALMEIDA E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo: Roca, 306p., 2010.
- AMORIM, D. S. Biogeografia da região Neotropical. In: **Insetos do Brasil**, no prelo.
- AMORIM, D. S. & PIRES, M.R.S. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: BICUDO, C. E. M. & MENEZES, N. A. (Ed.), **Biodiversity in Brazil, a first approach**. São Paulo: CNPq, 326p., 1996.
- ANDENA, S. R. A phylogenetic analysis of the social wasp genus *Brachygastra* Perty 1833 (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) In: XXX ANNUAL MEETING OF THE WILLI HENNIG SOCIETY, 30, 2011, São José do Rio Preto. **Resumos**, São José do Rio Preto: Willi Hennig Society, 2011, p.144.
- BARBOU, C. D. A Biogeographical History of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A Species Flock from the Mexican Plateau. **Copeia**, v.3, p.533-556, 1973.
- BATES, J. M.; HACKETT, S. J. & CRACRAFT, J. Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. **Journal of Biogeography**, v.25, p.783-793, 1998.
- BURNHAM, L. Survey of social insects in the fossil record. **Psyche**, v.85, p.85-133, 1978.
- BROOKS, D. R. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v.72, p.660-80, 1985.
- BROOKS, D. R. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. **Syst. Zool.**, v.39, p.14-30, 1990.
- BROWN, James H. & LOMOLINO, Mark V. **Biogeografia**. 2ªed. Tradução de: AFONSO, I. F. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006.
- CAMARGO, J. M. F. & MOURE, J. S. Meliponini Neotropicais: o gênero *Geotrigona* Moure, 1943 (Apinae, Apidae, Hymenoptera), com especial referência à filogenia e biogeografia. **Arq. Zool.**, v.33, n.3, p.95-161, 1996.
- CAMARGO, J. M. F. & PEDRO, S. R. M. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) - bionomia e biogeografia. **Rev. Bras. Entomol.**, v.47, n.3, p.311-372, 2003.
- CARPENTER, J. M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: GOLDBLATT, P. (Ed.). **Biological relationships between Africa and South America**. New Haven e Londres: Yale Univ. Press, 648p., 1993.

- CARPENTER, J. M. Phylogeny and biogeography of *Polistes*. In: TURILLAZZI, S. & WEST-EBERHARD M. J. (Ed.). **Natural history and evolution of paper-wasps**. Oxford: Oxford University Press, 400p., 1996.
- CARPENTER, J. M. & GRIMALDI, D. A. Social wasps in amber. **American Museum Novitates**, v.3203, p.2-7, 1997.
- COLLINS, L. S.; COATES, A. G.; BERGGREN, W. A.; MARIE-PIERRE, A. & M. P, JIJUN, Z. The late Miocene Panama isthmian strait. **Geology**, p.24, n.8, p.687–690, 1996.
- CONDIE, Kent C. **Plate Tectonics and Crustal Evolution**, 4th ed. Woburn: Butterworth & Heinemann, 1997.
- COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, v.30, p.71-86, 2003.
- CRACRAFT, J. & PRUM, R. O. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. **Evolution**, v.42, p.603–620, 1988.
- CRISCI, J. V. El cladismo y la Biogeografía Histórica (Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard). **Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica**. , Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 514p., 1998.
- CRISCI, Jorge. V.; KATINAS, Liliana & POSADAS, Paula. **Historical Biogeography: an introduction**. Cambridge: Harvard University Press, 2003.
- DOS SANTOS, E. F. A preliminary cladistic analysis of *Chartergus* Lepeletier Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). In: XXX ANNUAL MEETING OF THE WILLI HENNIG SOCIETY, 30, São José do Rio Preto. **Resumos**, São José do Rio Preto: Willi Hennig Society, 2011, p.115.
- GARCIA, Z.; SARMIENTO, C. E. & ROJAS, S. Social organizational influences on the morphologic differentiation in Polistinae wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, v.51, n.2, p.473-489, 2008.
- GILLOTT, C. The remaining endopterygote orders. In:_____. **Entomology** (3rded.). Dordrecht: Springer, 834p., 2005.
- Global Gazetteer. copyright 1996-2010 by Falling Rain Genomics, Inc. <http://www.fallingrain.com/world/index.html>.
- GOLOBOFF, P., FARRIS, S. & NIXON, K. **TNT**, Tree Analysis Using New Technology. Publish by the authors. 2003. Disponível em: www.zmvc.dk/public/phylogeny.
- GRIMALDI, David & ENGEL, Michael S. **Evolution of the insects**. New York, Cambridge University Press, , 2005.

- GRIMALDI, D. & AGOSTI, D. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.97, n.25, p.13678-13683, 2000.
- GRUNWALD, D. **MapWindow**. Open Source Team Script Editor Coloring. Copyright (c) 2004-2009. Disponível em: <http://www.mapwindow.org>.
- HANSON, Paul E. & GAULD, Ian D. **Hymenoptera de la region Neotropical** (Memoirs of the American Entomological Institute), v.77. Tradução de: KANDLER, M. M. Gainesville: The American Entomological Institute, 2006.
- HAQ, U. B.; HANDERBOL, J. & VAIL, P. R. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. **Science**, v.235, p.1156–1167, 1987.
- HENNIG, Willi. **Phylogenetic systematics**. Urbana, University Illinois Press, 1966.
- HERMES, M. G. & KÖHLER, A. The flower-visiting social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in two areas of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.50, n.2, p.268-274, 2006.
- HERNÁNDEZ, R. M.; JORDAM, T. B.; DALENZ FARJAT, A.; ECHAVARRÍA, L.; IDLEMAN, B. D. & REYNOLDS, J. H. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of Paranense and Caribbean marine transgressions in Southern Bolívia and Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v.19, p.495–512, 2005.
- HOORN, C.; WESSELINGH, F. P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M. A.; MORA, A.; STEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C. L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHIEMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SÄRKINEN, T. & ANTONELLI, A[†]. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. **Science**, v.330, p.927-931, 2010.
- LATRUBESSE, E. M.; BOCQUENTIN, J.; SANTOS, J. C. R. & RAMONELL, C. G. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic of southwestern Amazonia: paleontology and geology. **Acta Amazonica**, v.27, n.2, p.103-118, 1997.
- LUNDBERG, J. G.; MARSHALL, L. G.; GUERRERO, J.; HORTON, B., MALABARBA, M. C. S. L.; WESSELINGH, F. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. In: MALABARBA, L. R., et al. (Ed.). **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Porto Alegre: Edipucrs, 603p., 1998.
- MORRONE, J. J. & CARPENTER, J. M. In search for a method of cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. **Cladistics**, v.10, p.99-153, 1994.
- MORRONE, J. J. & COSCARÓN, M. del C. Cladistics and biogeography of the assassin bug genus *Rasahus* Amyot & Serville (Heteroptera: Reduviidae: Peiratinae). **Zool. Med. Leiden**, v.72, n.6, p.73-87, 1988.

- MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. Historical Biogeography: Introduction to Methods. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v.26, p.373-401, 1995.
- MORRONE, J. J. Biogeografía da América Latina y Caribe. In: CYTED, ORCYT-UNESCO & Sociedad Entomológica Aragonesa (Ed.). **M&T – Manuales y Tesis SEA**, v.3, Zaragoza: GORFI S.A., 148p., 2001.
- MORRONE, J. J. Biogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.48, n.2, p.149-162, 2004.
- MORRONE, J. J. Biogeographic areas and transitions zones of Latin America and the Caribbean Islands baed on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. **Annu. Rev. Entomol.**, v.51, p.467-94, 2006.
- NAUMANN, M. G. A revision of the genus *Brachygastra* (Hymenoptera: Vespidae). **The University of Kansas Sciences Bulletin**, v.17, p.929-1003, 1968.
- NELSON, Gareth. & PLATNICK, Norman. **Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance**. New York: Columbia University Press, 1981.
- NIHEI, S. S. & de CARVALHO, C. J. B. Taxonomy, cladistics and biogeography of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) and its significance to the evolution of anthomyiids in the Neotropics. **Systematic Entomology**, v.29, p.260–275, 2004.
- NIHEI, S. S. & de CARVALHO, C. J. B. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. **Systematic Entomology**, v.32, p.477–501, 2007.
- NOLL, F. B & WENZEL, J. W. Caste in the swarming wasps: ‘queenless’ societies in highly social insects. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.93, n.3, p.509-522. Online publication date: 1-Apr-2008.
- PAGE, R. D. M. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. **Syst. Zool.**, v.37, p.254-70, 1988.
- PAGE, R. D. M. **Component 2.0**. The Natural Hystory Museum, London, UK. 1993. Disponível em: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/cpw.html>.
- PASCUAL, R. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. **J. Human. Evol.**, v.19, p.23-60, 1990.
- PRUM, R. O. Historical relationships among avian forest areas of endemism in the Neotropics. In: OUELLET, H. (Ed.). **Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici**, v.2, Ottawa: University of Ottawa Press, p.2562–2572, 1988.
- RASMUSSEN, C. & ASENJO, A. A checklist to the wasps of Peru (Hymenoptera, Aculeata). **ZooKeys**, v.15, p.1-78, 2009.

- RECODER, R. Biogeografia baseada em eventos: uma introdução. **Revista da Biologia**, vol. esp. Biogeografia, p.18-25, 2011.
- RICHARDS, Owain W. **The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae**. Londres: British Museum of Natural History, 1978.
- RON, S. R. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. **Biol. J. Linn. Soc.**, v.71, n.3, p.379-402, 2000.
- RONQUIST, F. **Diva 1.1, User's manual**. Uppsala University. 1996a. Disponível em: <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/manual/dmanual.html>
- RONQUIST, F. **DIVA version 1.1**. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University. 1996b. Disponível em: <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.
- RONQUIST, F. Dispersal-Vicariance Analysis: a new approach to the quantification of Historical Biogeography. **Systematic Biology**, v.46, n.1, p.195-203, 1997.
- SANTOS, G. M. de M.; da CRUZ, J. D.; MARQUEZ, O. M. & GOBBI, N. Diversidade de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae) em áreas de cerrado na Bahia. **Neotropical Entomology**, v.38, n.3, p.317-320, 2009.
- SILVEIRA, O. T.; COSTA NETO, S. V.; SILVEIRA, O. F. Social wasps of two wetland ecosystems in Brazilian Amazonia (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Acta Amazonica**, v.38, n.2 p.333 – 344, 2008.
- SOLOMON, S. E.; BACCI JR, M.; MARTINS JR, J.; VINHA, G. G. & MUELLER, U. G. Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insight into the origins of Amazonian diversity. **PloS ONE**, v.3, n.7, e2738, 2008.
- STACE, C. A. Dispersão versus vicariância: nenhuma competição. In: BROW, J. H. & LOMOLINO, M. V. **Biogeografia**. 2ªed. Tradução de: AFONSO, I. F. Ribeirão Preto: FUNPEC, 692 p., 2006.
- STEHLI, F. G. & WEBB, S. D. A kaleidoscope of plates, faunal and floral dispersion, and sea level changes. In: CHAZDON, R. L. & WITHMORE, T. C. (Ed.) **Foundations of tropical forest biology: classic papers with commentaries**. Chicago: The University of Chicago Press, 854p., 2002.
- SUGDEN, E. A. & Mc ALLEM, R. L. Observations on Foraging, Population and Nest Biology of the Mexican Honey Wasp, *Brachygastra mellifica* (Say) in Texas (Vespidae: Polybiinae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v.67, n.2, p.141-155, 1994.
- WENZEL, J. W. A social wasp's nest from the Cretaceous period, Utah, USA, and its biogeographical significance. **Psyche**, v.97, p.21-9, 1990.

- WENZEL, J. W. A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidade: Vespinae, Polistinae). **American Museum Novitates**, New York, v.3224, p.1-39, 1998.
- WENZEL, J. W., & CARPENTER, J. M. Comparing methods: Adaptive traits and tests of adaptation. In: EGGLETON, P. & VANE-WRIGHT, R. (Ed.) **Phylogenetics and Ecology**. Londres, Harcourt Brace, London, 376p., 1994.
- WILEY, E. O. Methods in vicariance biogeography. In: HOVENKAMP, P. et al. (Ed.). **Systematics and Evolution: a matter of diversity**. Utrecht: Utrecht University, 1987.
- WILEY, E. O. Parsimony Analysis and vicariance biogeography. **Syst. Zool.**, v.37, p.271-90, 1988.

FIGURAS & TABELAS

FIGURAS

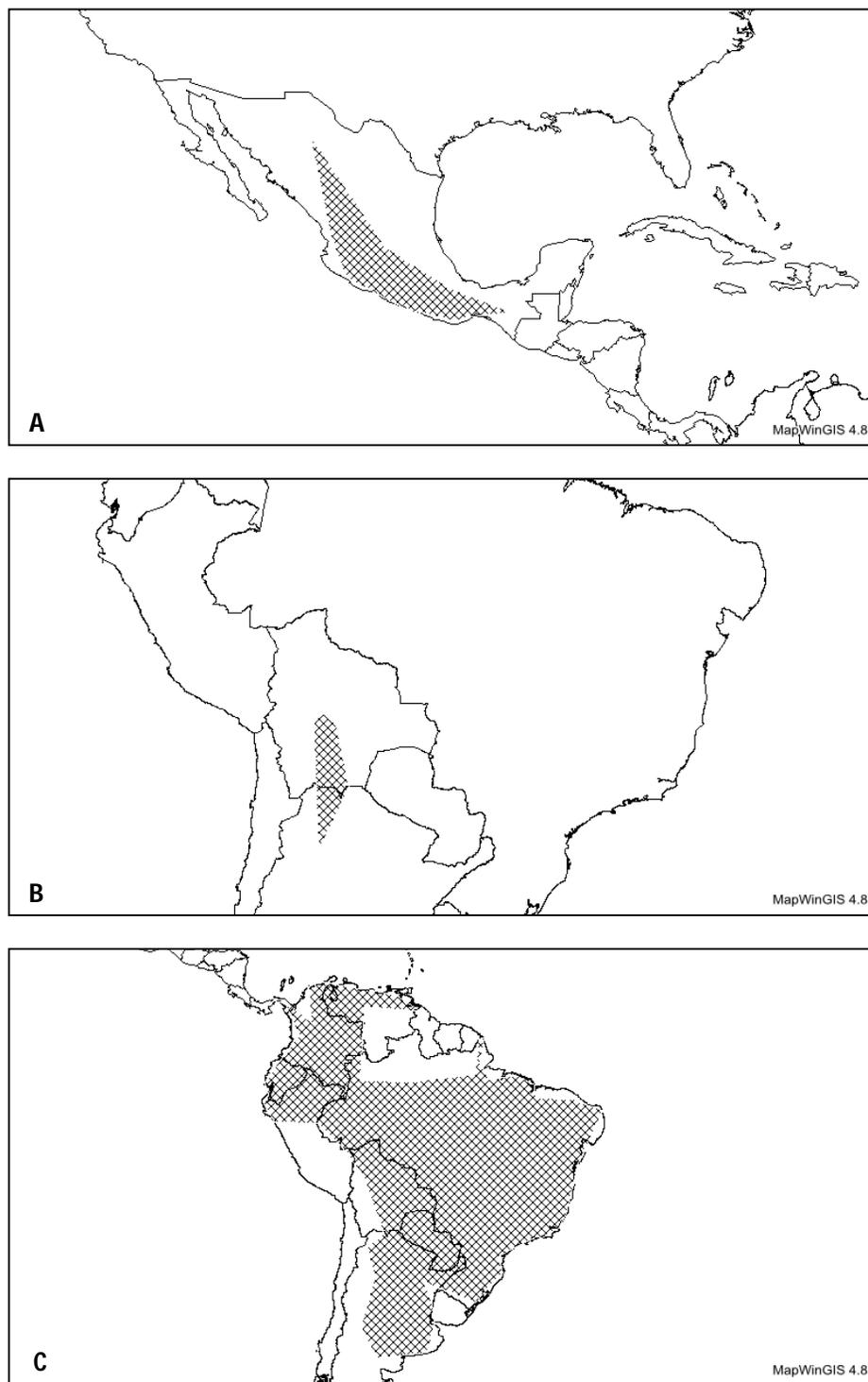


Figura 1. Distribuição das espécies de *Brachygastra*. **A**, *B. azteca*; **B**, *B. borellii*; **C**, *B. lecheguana*, representadas pela área quadriculada nos respectivos mapas.

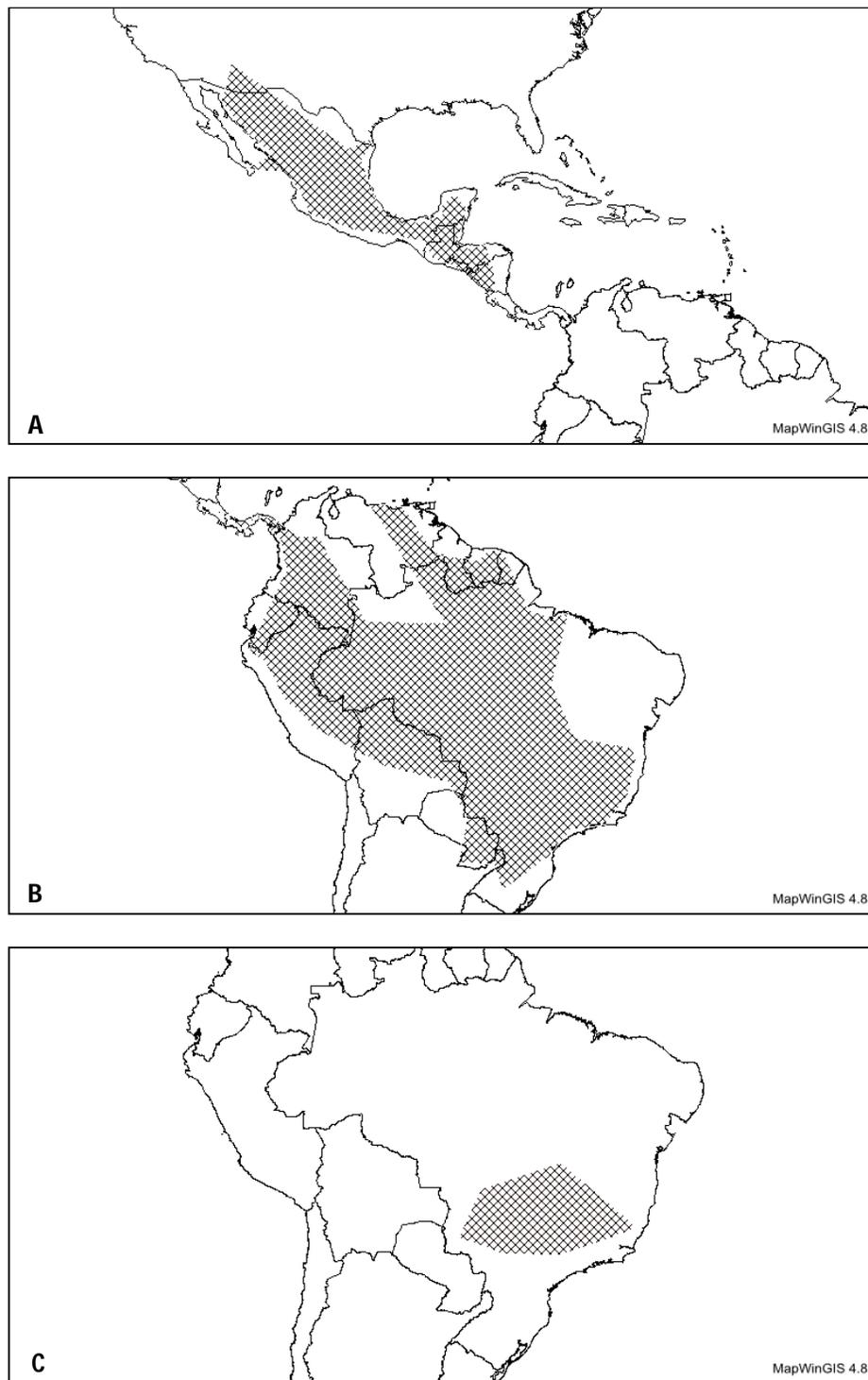


Figura 2. Distribuição das espécies de *Brachygastra* (continuação). **A**, *B. mellifica*; **B**, *B. augisti*; **C**, *B. mouleae*, representadas pela área quadriculada nos respectivos mapas.

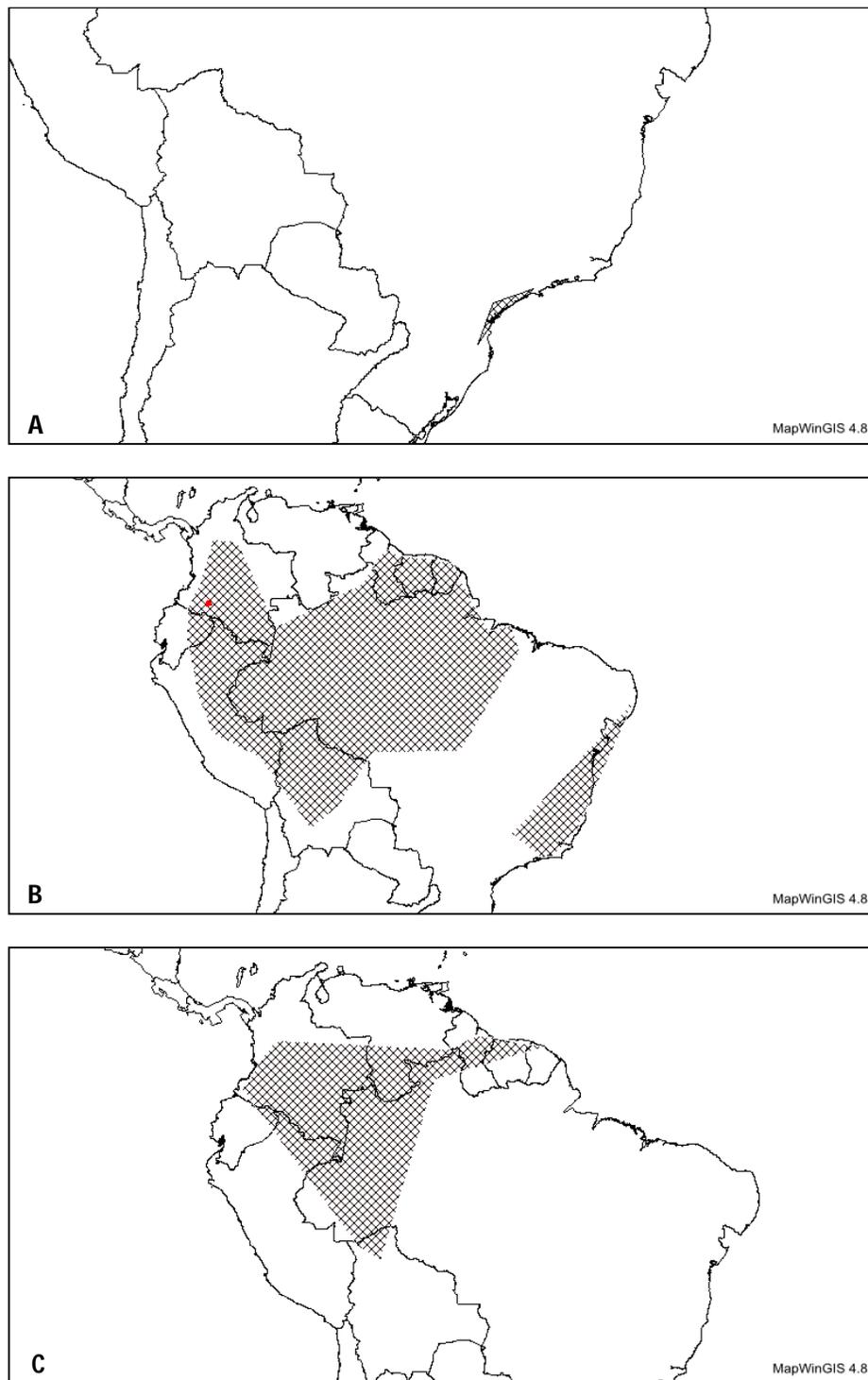


Figura 3. Distribuição das espécies de *Brachygastra* (continuação). **A**, *B. fistulosa*; **B**, *B. scutellaris* e espécie nova (vermelho); **C**, *B. myersi*, representadas pela área quadriculada nos respectivos mapas.

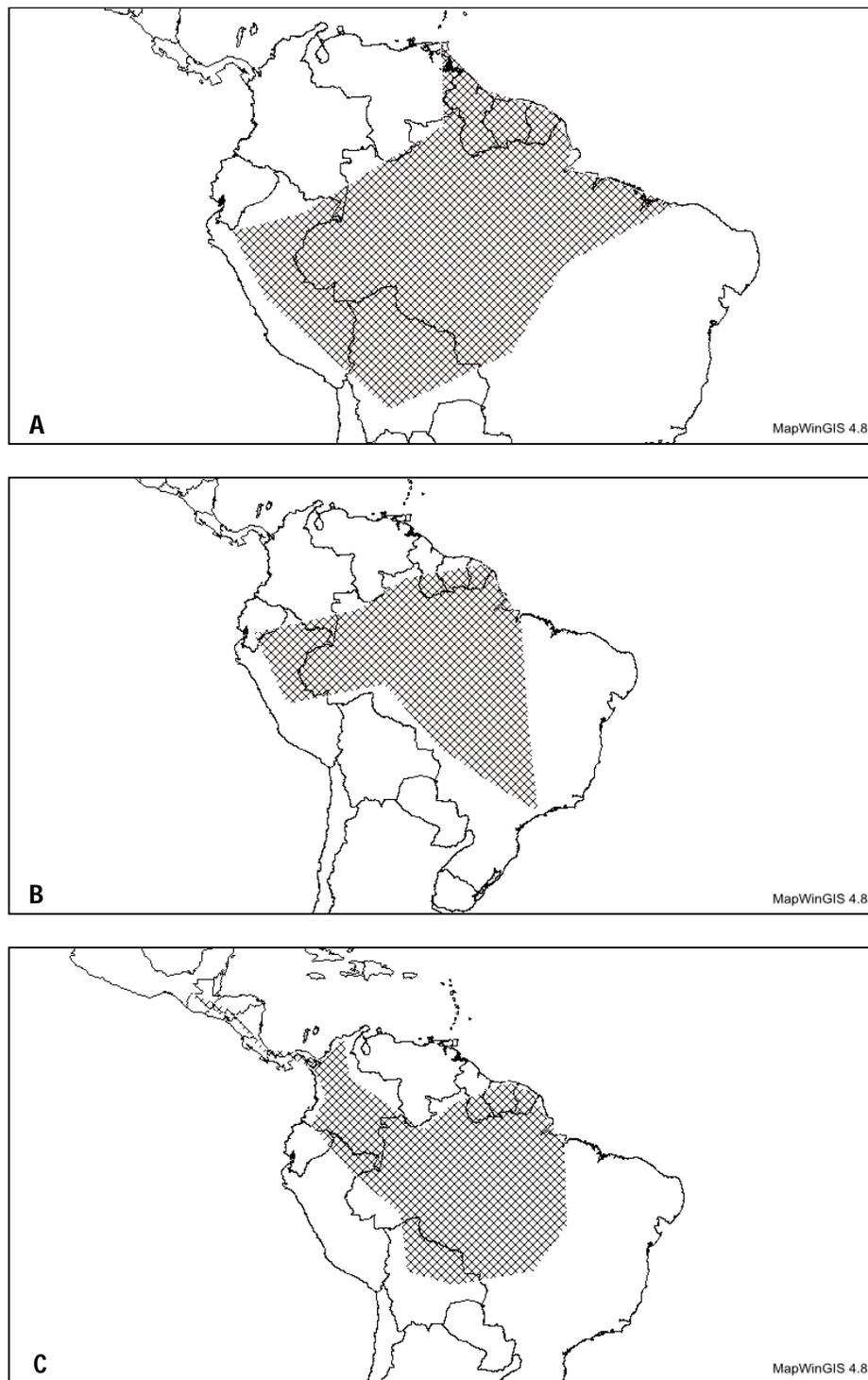


Figura 4. Distribuição das espécies de *Brachygastra* (continuação). **A**, *B. bilineolata*; **B**, *B. moebiana*; **C**, *B. smithii*, representadas pela área quadriculada nos respectivos mapas.

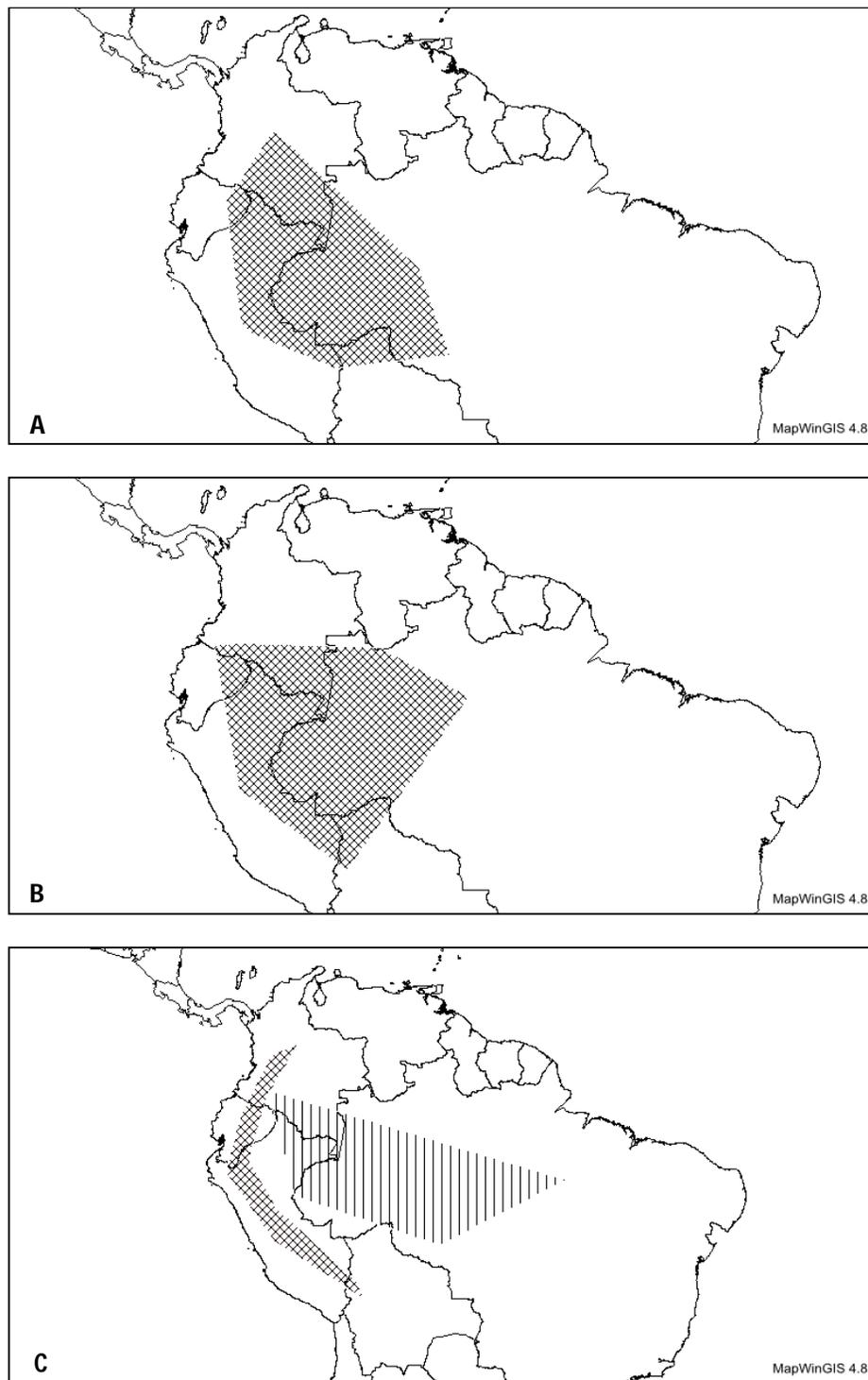


Figura 5. Distribuição das espécies de *Brachygastra* (continuação). **A**, *B. propodealis*; **B**, *B. buyssoni*; **C**, *B. albula* e *B. baccalaurea* (direita), representadas pela área quadriculada nos respectivos mapas.

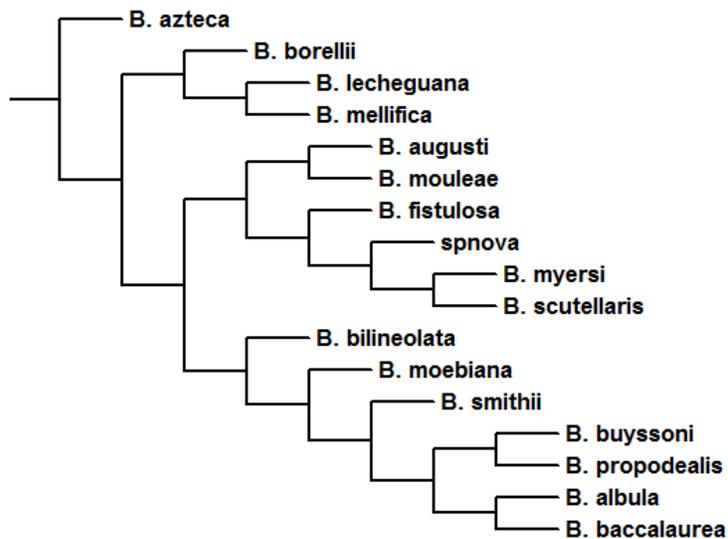


Figura 6. Filogenia do gênero *Brachygastra* proposta por Andena (2011).

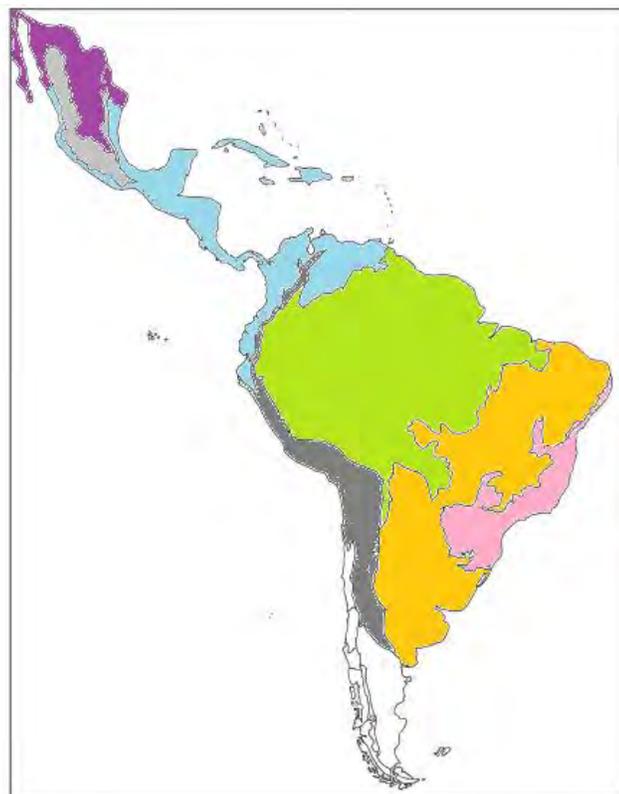


Figura 7. Áreas de endemismo da América Latina propostas por Morrone (2004) mostrando as regiões Neártica (roxo); Zona de Transição Mexicana (cinza); região Neotropical, sub-regiões

Caribenha (azul claro), Amazônica (verde), Chaquenha (amarelo) e Paranaense (rosa); e Zona de Transição Sulamericana (cinza escuro).

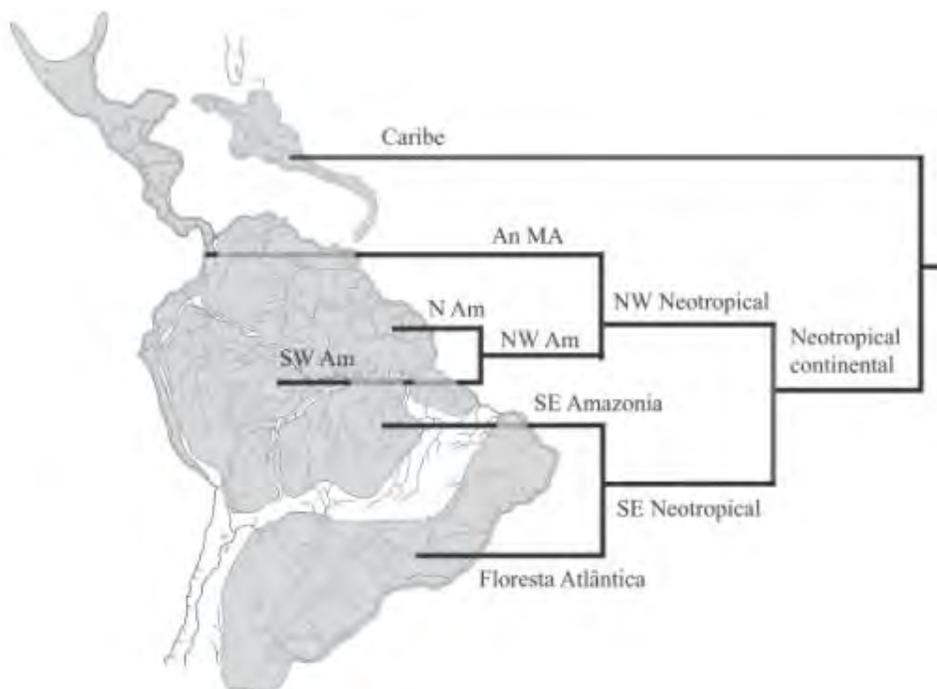


Figura 8. Áreas de endemismo para a região Neotropical propostas por Amorim & Pires (1996). O cladograma representa as relações encontradas pelos autores para estas áreas.

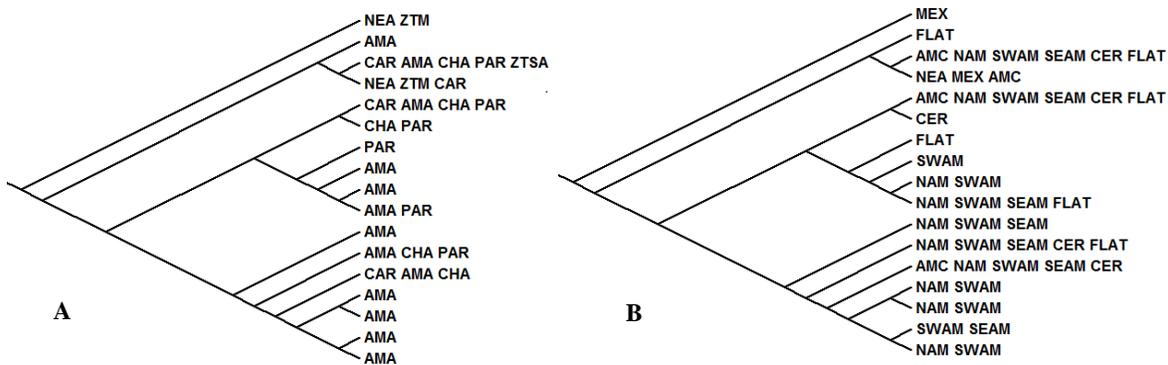


Figura 9. Cladograma de táxon-áreas para as espécies de *Brachygastra*. A, áreas de Morrone (2004); B, áreas adaptadas de Amorim & Pires (1996).

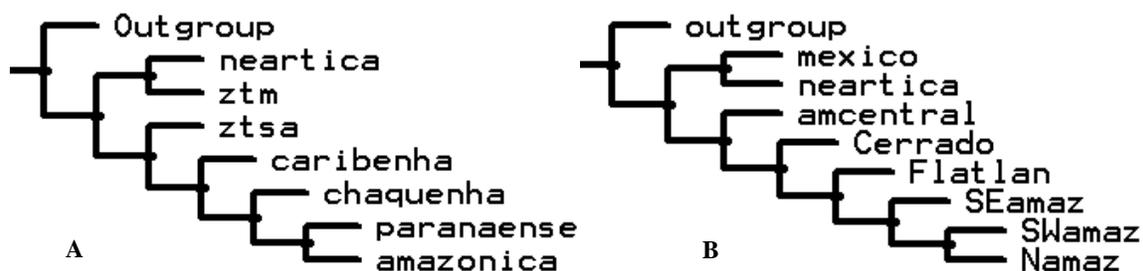


Figura 10. Cladograma de áreas resultante da análise de BPA. A. áreas de Morrone (2004); B. áreas baseadas em Amorim e Pires (1996). Ztm, zona de transição mexicana; ztsa, zona de transição sulamericana; amcentral, América Central; Flatlan, floresta Atlântica; SEamaz, sudeste da Amazônia; SWamaz, sudoeste da Amazônia; Namaz, norte da Amazônia.

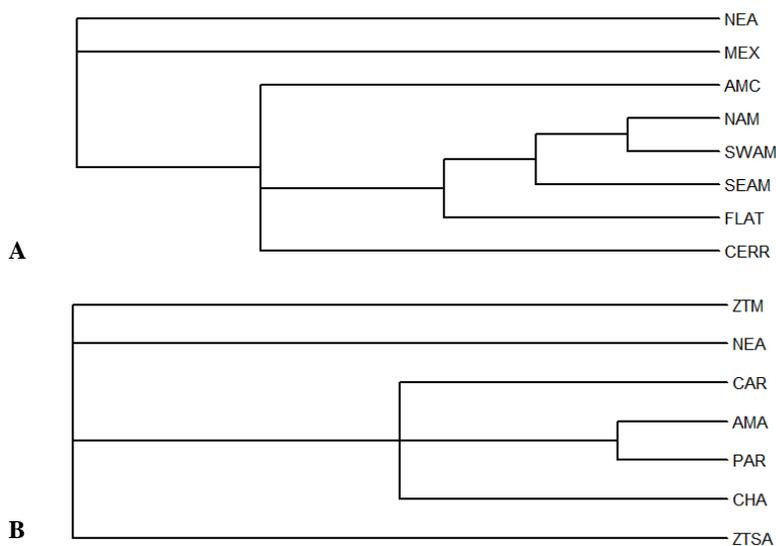


Figura 11. Cladogramade áreas (consenso) resultante da análise de Componentes (*leaves added*). A. áreas adaptadas de Amorim e Pires (1996); B. áreas de Morrone (2004). AMA, Amazônica; AMC, América Central; CAR, Caribenha; CERR, Cerrado; CHA, Chaquenha; FLATL, Floresta Atlântica; MEX, México (centro); NAM, norte da Amazônia; NEA, Neártica; SEAM, sudeste da Amazônia; SWAM, sudoeste da Amazônia; ZTM, Zona de Transição Mexicana; ZTSA, Zona de Transição Sul-americana.

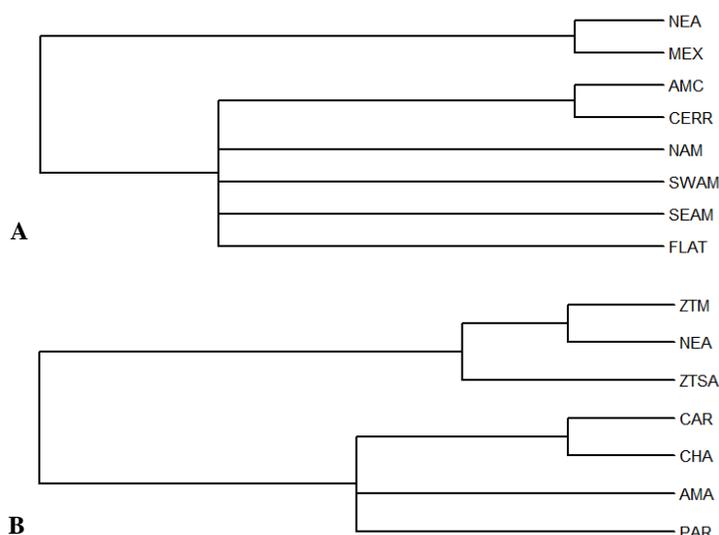


Figura 12. Cladograma de áreas (consenso) resultante da análise de Componentes (*losses*). A. áreas adaptadas de Amorim e Pires (1196); B. áreas de Morrone (2004). AMA, Amazônica; AMC, América Central; CAR, Caribenha; CERR, Cerrado; CHA, Chaquenha; FLATL, Floresta Atlântica; MEX, México (centro); NAM, norte da Amazônia; NEA, Neártica; SEAM, sudeste da Amazônia; SWAM, sudoeste da Amazônia; ZTM, Zona de Transição Mexicana; ZTSA, Zona de Transição Sulamericana.

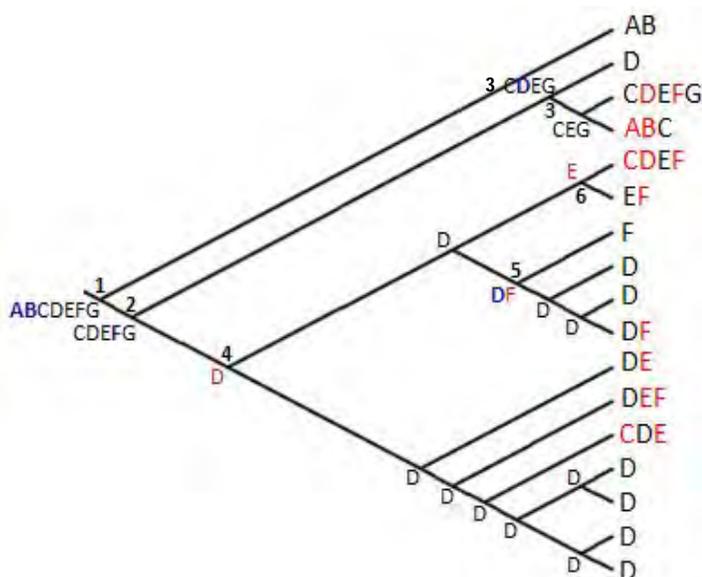


Figura 13. Resultado da análise de DIVA. O único cenário ótimo encontrado para as áreas do grupo A (Morrone, 2004) requer 17 eventos de dispersão. Áreas: A, Neártica; B, Zona de Transição Mexicana; C, Caribenha; D, Amazônica; E, Chaquenha; F, Paranaense; G, Zona de Transição Sulamericana. As letras em vermelho indicam eventos de dispersão; a divisão das áreas ancestrais em duas cores indica as áreas em que elas foram fragmentadas por eventos de vicariância.

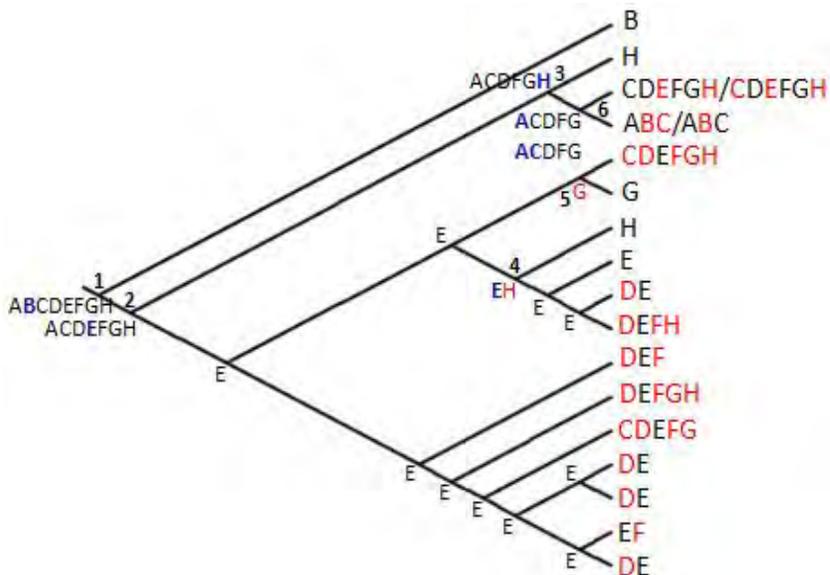


Figura 14. Resultado da análise de DIVA. O único cenário ótimo encontrado para as áreas do grupo B (adaptado de Amorim & Pires, 1996) requer 29 eventos de dispersão. Áreas: A, Neártica; B, México; C, América Central; D, Norte da Amazônia; E, Sudoeste da Amazônia; F, Sudeste da Amazônia; G, Cerrado; H, Floresta Atlântica. As letras em vermelho indicam eventos de dispersão; a divisão das áreas ancestrais em duas cores indica as áreas em que elas foram fragmentadas por eventos de vicariância.

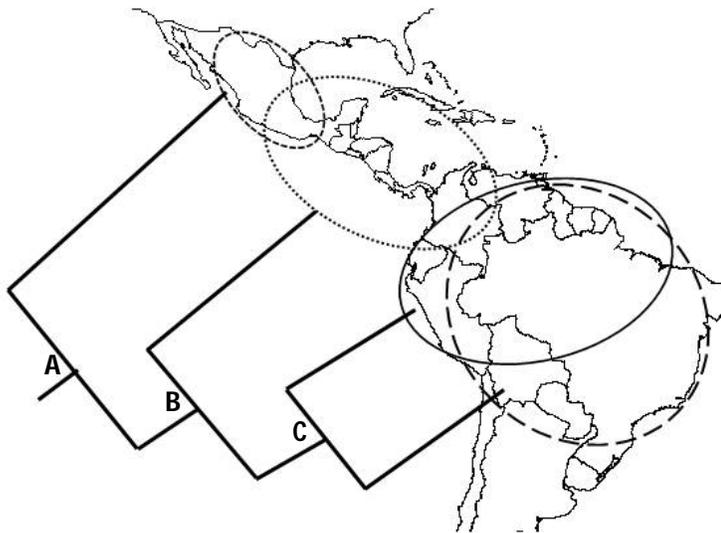


Figura 15. Padrão de relação entre as áreas do Neotrópico obtido a partir da sobreposição da filogenia de *Brachygastra* (simplificada) com o mapa da região. As letras A, B e C indicam as principais quebras na filogenia.

TABELAS

Tabela 1. Origem dos registros obtidos para a as espécies de *Brachygastra*. V, visita ao local; R, espécimes e/ou dados recebidos do curador; OL, museu com informações disponíveis em base de dados *online*.

Coleção/Museu/Instituição	Localidade	
Col. Vespas Sociais, Lab. de Aculeata, IBILCE/UNESP	São José do Rio Preto, SP	V
Museu de Zoologia da USP, USP	São Paulo, SP	V
Col. Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, UFPR	Curitiba, PR	V
Museu Nacional, UFRJ	Rio de Janeiro, RJ	V
Col. Departamento de Biologia FFCLRP, USP	Ribeirão Preto, SP	V
Museu Paraense “Emílio Goeldi”, UFPA	Belém, PA	R
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia	Manaus, AM	R
American Museum of Natural History	Nova York, EUA	R
British Museum of Natural History	Londres, Inglaterra	R
Instituto de Ciencias Naturales, UNAL	Bogotá, Colômbia	R
Museo de La Plata, UNLP	La Plata, Argentina	R
Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”	Buenos Aires, Argentina	R
Muséum National d’Histoire Naturelle	Paris, França	OL

Tabela 2. Distribuição geográfica e áreas de endemismo utilizadas para as análises biogeográficas. AMA, amazônica; AMC, América Central; CAR, caribenha; CERR, cerrado; CHA, chaquenha; FLAT, floresta atlântica; MEX, México; NAM, norte da Amazônia; NEA, neártica; PAR, paranaense; SEAM, sudeste amazônico; SWAM, sudoeste amazônico; ZTM, zona de transição mexicana; ZTSA, zona de transição sulamericana.

TAXON	ÁREAS		DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA	
	Morrone, 2001, 2004, 2006	Amorim & Pires, 1996 (adaptado)		
<i>B. azteca</i>	NEA, ZTM	MEX	México	
<i>B. borellii</i>	AMA	FLAT	Bolívia e Argentina	
<i>B. mellifica</i>	NEA, ZTM, CAR	NEA, MEX, AMC	Panamá, Colômbia, Venezuela, Guiana, Equador, Peru, Bolívia, Brasil, Paraguai e Argentina	
<i>B. lecheguana</i>	CAR, AMA, CHA, PAR, ZTSA	AMC, NAM, SWAM, SEAM, CERR, FLAT	EUA, México, Guatemala, Belize, Honduras, El Salvador, Nicarágua e Costa Rica	
<i>B. mouleae</i>	CHA, PAR	CERR	Brasil	
<i>B. augusii</i>	CAR, AMA, CHA, PAR	AMC, NAM, SWAM, SEAM, CERR, FLAT	Costa Rica, Panamá, Colômbia, Venezuela, Guianas, Suriname, Equador, Peru, Bolívia, Brasil e Paraguai	
<i>B. fistulosa</i>	PAR,	FLAT	Brasil	
<i>spnova</i>	AMA,	SWAM	Colômbia	
<i>B. scutellaris</i>	AMA, PAR	NAM, SWAM, SEAM, FLAT	Colômbia, Equador, Peru, Venezuela, Guianas, Suriname, Brasil	
<i>B. myersi</i>	AMA	NAM, SWAM	Brasil, Peru, Bolívia, Colômbia, Venezuela, Guianas e Suriname	
<i>B. bilineolata</i>	AMA	NAM, SWAM, SEAM	Peru, Bolívia, Brasil, Trinidad e Tobago, Venezuela, Guianas e Suriname	
<i>B. moebiana</i>	AMA, CHA, PAR	NAM, SWAM, SEAM, CERR, FLAT	Venezuela, Guianas, Suriname, Brasil, Equador e Peru	
<i>B. smithii</i>	CAR, AMA, CHA	AMC, NAM, SWAM, SEAM, CERR	México, Guatemala, Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Guianas, Suriname, Peru, Equador, Bolívia e Brasil	
<i>B. propodealis</i>	AMA	NAM, SWAM	Colômbia, Brasil, Equador, Peru e Bolívia	
<i>B. buyssoni</i>	AMA	NAM, SWAM	Colômbia, Brasil, Equador, Peru e Bolívia	
<i>B. albula</i>	AMA	SWAM, SEAM	Brasil, Colômbia e Peru	
<i>B. baccalurea</i>	AMA	NAM, SWAM	Colômbia, Brasil, Equador, Peru e Bolívia	

APÊNDICE

APÊNDICE A – Matriz de dados para o programa COMPONENT 2.0.

```
#nexus
begin taxa;
dimensions ntax=7;
taxlabels ZTM NEA CAR AMA CHA PAR ZTSA;
endblock;
begin distribution;
ntax=17;
range
azteca      : ZTM NEA,
borelli     : AMA,
lecheguana  : CAR AMA CHA PAR ZTSA,
mellifica   : ZTM NEA CAR,
augusti     : CAR AMA CHA PAR,
moulae      : CHA PAR,
fistulosa   : PAR,
spnova      : AMA,
scutellaris : AMA PAR,
myersi      : AMA,
bilineolata : AMA CHA,
moebiana    : AMA CHA PAR,
smithii     : CAR AMA CHA,
propodealis : AMA,
buyssoni    : AMA,
albula      : AMA,
baccalaurea : AMA;
tree set= (1,((2,(3,4)),((5,6),(7,(8,(9,10))))),(11,(12,(13,((14,15),(16,17))))));
endblock;
```

```
#nexus
begin taxa;
dimensions ntax=8;
taxlabels NEA MEX AMC NAM SWAM SEAM CERR FLAT;
endblock;
begin distribution;
ntax=17;
range
azteca      : MEX,
borelli     : FLAT,
lecheguana  : AMC NAM SWAM SEAM CERR FLAT,
mellifica   : NEA MEX AMC,
augusti     : AMC NAM SWAM SEAM CERR FLAT,
moulae      : CERR,
fistulosa   : FLAT,
spnova      : SWAM,
scutellaris : NAM SWAM SEAM FLAT,
```

```

myersi      : NAM SWAM,
bilineolata : NAM SWAM SEAM,
moebiana    : NAM SWAM SEAM CERR FLAT,
smithii     : AMC NAM SWAM SEAM CERR,
propodealis : NAM SWAM,
buyssoni    : NAM SWAM,
albula      : SWAM SEAM,
baccalaurea : NAM SWAM;
tree set= (1,((2,(3,4)),((5,6),(7,(8,(9,10))))),(11,(12,(13,((14,15),(16,17))))));
endblock;

```

APÊNDICE B – Matriz de dados para o programa DIVA 1.1.

```

BEGIN DATA;
DIMENSIONS NTAX=17 NCHAR=7;
FORMAT MISSING=? GAP=-;
CHARLABELS
      [A] NEARTICA   [B] ZTMEX  [C] CARIB  [D] AMAZON   [E]
CHAQUE  [F] PARAN  [G] ZTSAM ;
MATRIX
azt 1100000
bor 0001000
lec 0011111
mel 1110000
aug 0011110
mou 0000110
fis 0000010
spn 0001000
scu 0001010
mye 0001000
bil 0001100
moe 0001110
smi 0011100
pro 0001000
buy 0001000
alb 0001000
bac 0001000
;
ENDBLOCK;
BEGIN TREES;
TREE brachy =
(azt,((bor,(lec,mel)),(((mou,aug),(fis,(spn,(mye,scu))))),(bil,(moe,(smi,((buy,pro),(alb,bac))))));
ENDBLOCK;

```

```

BEGIN DATA;
DIMENSIONS NTAX=17 NCHAR=8;
FORMAT MISSING=? GAP=-;
CHARLABELS
      [A] NEARTICA   [B] MEXICO [C] AMCENTRAL [D] NAMAZ [E]
SWAMAZ [F] SEAMAZ [G] CERR  [H] FLATL ;
MATRIX
azt 01000000
bor 00000001
lec 00111111
mel 11100000
aug 00111111
mou 00000010
fis 00000001
spn 00001000
scu 00011101
mye 00011000
bil 00011100
moe 00011111
smi 00111110
pro 00011000
buy 00011000
alb 00001100
bac 00011000
;
ENDBLOCK;
BEGIN TREES;
TREE brachy =
(azt,((bor,(lec,mel)),(((mou,aug),(fis,(spn,(mye,scu))))),(bil,(moe,(smi,((buy,pro),(alb,bac))))));
ENDBLOCK;

```

APÊNDICE C – Matriz para a análise de BPA primário (áreas de Morrone, 2004).

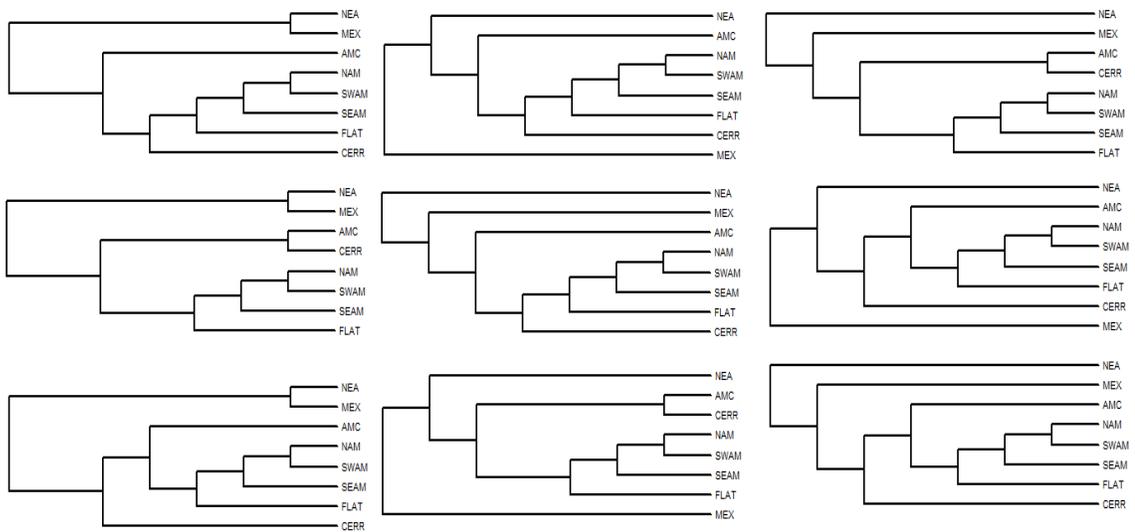
Outgroup	00000000000000000000000000000000
ztm	1001000000000000001100000000000011
neartica	1001000000000000001100000000000011
caribenha	001110000000100001110001000111111
amazonica	011010011111111111111111111111111
chaquenha	001011000011100001110001000111111
paranaense	001011101001000001111111000011111
ztsa	0010000000000000001100000000000011

APÊNDICE D – Matriz para a análise de BPA primário (áreas modificadas de Amorim & Pires, 1996).

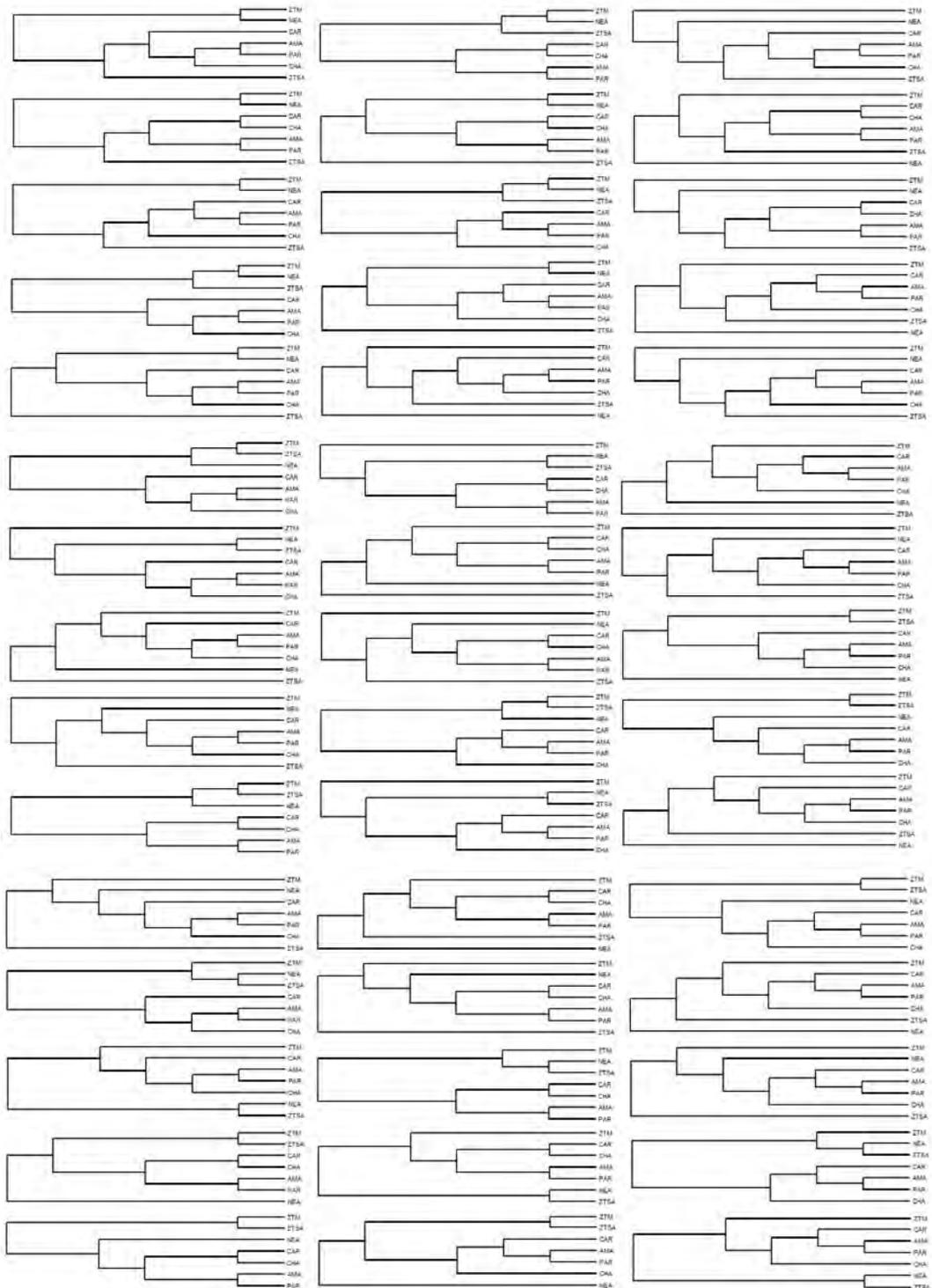
outgroup	00000000000000000000000000000000
neartica	0001000000000000001100000000000011
mexico	1001000000000000000110000000000011
amcentral	0011100000001000011100010001111111
Namaz	0010100011111110111111111000111111
SWamaz	0010100111111111111111111111111111
SEamaz	0010100010111001011111111011111111
Cerrado	0010110000011000011100010001111111
Flatlan	011010101000000001111111000000111

B

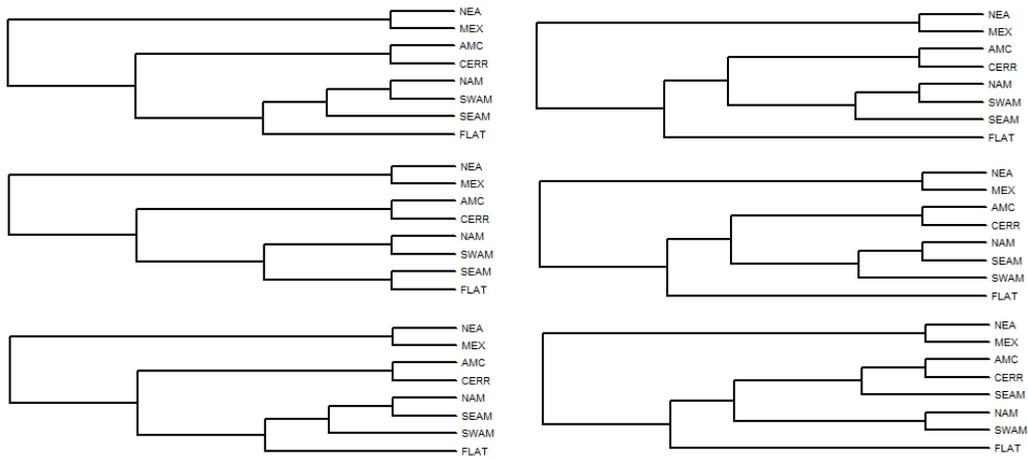
APÊNDICE E – Cladogramas de área gerados a partir da análise de componentes (*leaves added*) para as áreas modificadas de Amorim & Pires (1996).



APÊNDICE F – Cladogramas de área gerados a partir da análise de componentes (*leaves added*) para as áreas de Morrone (2004).



APÊNDICE G – Cladogramas de área gerados a partir da análise de componentes (*losses*) para as áreas modificadas de Amorim & Pires (1996).



APÊNDICE H – Cladogramas de área gerados a partir da análise de componentes (*losses*) para as áreas de Morrone (2004).

