



MATHEUS HENRIQUE GUSMÃO DA SILVA

**ÁREAS DE ENDEMISMO E PADRÕES DISTRIBUCIONAIS
DO GÊNERO *OMICRON* DE SAUSSURE, 1855
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE) NA REGIÃO
NEOTROPICAL**

LAVRAS - MG

2023

MATHEUS HENRIQUE GUSMÃO DA SILVA

**ÁREAS DE ENDEMISMO E PADRÕES DISTRIBUCIONAIS DO GÊNERO
OMICRON DE SAUSSURE, 1855 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE) NA
REGIÃO NEOTROPICAL**

Monografia apresentada ao Colegiado do Curso de Ciências
Biológicas, para a obtenção do título de Licenciado em Ciências
Biológicas.

Orientador:

Dr. Marcel Gustavo Hermes

Coorientador

Dr. Wellington Donizet Ferreira

LAVRAS - MG

2023

MATHEUS HENRIQUE GUSMÃO DA SILVA

**ÁREAS DE ENDEMISMO E PADRÕES DISTRIBUCIONAIS DO GÊNERO
OMICRON DE SAUSSURE, 1855 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE) NA
REGIÃO NEOTROPICAL**

Monografia apresentada à
Universidade Federal de Lavras, como parte
das exigências do Curso de Ciências
Biológicas, para a obtenção do título de
Licenciado.

APROVADO em 15 de dezembro de 2023.

Dr. Danilo César Ament UFLA
Dr. Leticia Aparecida de Oliveira UFLA

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes
Orientador

Prof. Dr. Wellington Donizet Ferreira
Coorientador

**LAVRAS- MG
2023**

Às duas cozinheiras de mão cheia que me ensinaram da maneira mais dolorosa possível sobre a brevidade da vida: Tia Elaine e Vó Maria (*in memoriam*), que sempre apoiaram e cuidaram de mim.

À minha Vózinha Ana e Vô Antônio, por sempre terem me dado bons conselhos e me mostrado que o lado bom da vida está em sua simplicidade.

À minha mãezinha, Madalena, que sempre esteve do meu lado. O seu exemplo de força e superação; e as saudades que sinto de ti, sempre me impulsionam a seguir em frente.

Ao meu irmão, Maycon, pela amizade, carinho e companheirismo que nunca faltaram.

Ao meu sobrinho, Maurício, que, por me ter como exemplo, sempre me motivou a ser cada vez melhor.

À minha namorada, Melinne, por esse tempo ao meu lado que foi de grande importância para o meu crescimento.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Biologia, pela oportunidade concedida para a realização da graduação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à UFLA pela concessão de bolsas de iniciação científica.

Aos professores do Departamento de Biologia da UFLA, pelos ensinamentos e boa convivência.

Ao professor Dr. Marcel Gustavo Hermes pela orientação, apoio, amizade e ensinamentos que foram de fundamental importância para o meu crescimento e desenvolvimento na graduação.

Ao Dr. Wellington Donizet Ferreira pelo seu apoio, paciência e ensinamentos que me foram de grande valia.

Ao Dr. Danilo César Ament pela grande amizade, bom companheirismo, paciência e ensinamentos que me foram essenciais na etapa final da graduação. E, claro, por se dispor a participar da banca examinadora.

À Dr. Letícia Aparecida de Oliveira pela longa amizade, pela boa convivência, pelo apoio e ensinamentos que me foram dados ao longo da graduação, e por ter aceitado participar da banca examinadora.

SUMÁRIO

6

1. Introdução	12
2. Desenvolvimento	13
2.1 Referencial Teórico	13
2.2 Metodologia	14
3. Resultados	16
4.1 Registros de Ocorrências	16
4.2 Análise NDM/VNDM	21
4. Discussão	29
5. Conclusão	32
6. Referências	33

RESUMO

Os estudos sobre as vespas solitárias (Eumeninae) são minoritários quando comparados aos referentes às vespas sociais. Essa diferença faz com que o conhecimento sobre os eumeníneos seja escasso em diferentes dimensões. Portanto, a fim de diminuir uma das lacunas - a *wallaceana* - que existe sob esta subfamília, o presente trabalho teve como objetivo investigar os padrões distribuições do gênero *Omicron* de Saussure, 1855 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), uma linhagem com 53 espécies na região Neotropical. Durante o trabalho foi realizado um levantamento acerca dos registros de ocorrência para o gênero contidos na literatura, e, posteriormente, com dados obtidos de várias coleções entomológicas, foram registrados novos pontos de ocorrência. Para explorar tais dados e entender os padrões de distribuição desta linhagem, o software NDM/VNDM foram utilizados a fim de encontrar áreas de endemismo em diferentes escalas dimensionais (2° x 2°, 3° x 3°, 4° x 4° e 5° x 5°) e também utilizando diferentes níveis taxonômicos. O trabalho resultou em um aumento de 34,2% no aumento dos registros de ocorrência para o gênero. Também foi possível inferir cinco componentes biogeográficos para o gênero. Entende-se que as variações no uso de diferentes escalas taxonômicas e dimensionais nas análises de endemidade interferem nos resultados e devem ser utilizados de maneira integrada para obter resultados mais detalhados acerca dos padrões de distribuição dos grupos estudados.

Palavras-chave: Biogeografia. Áreas de Endemismo. NDM/VNDM. Eumeninae; *Omicron*.

ABSTRACT

Studies on solitary wasps (Eumeninae) are in the minority when compared to those on social wasps. This difference means that knowledge about eumenines is scarce in different dimensions. Therefore, in order to reduce one of the gaps - the wallaceana - that exists under this subfamily, the present work aimed to investigate the distribution patterns of the genus *Omicron* de Saussure, 1855 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), a lineage with 53 species in the Neotropical region. During the work, a survey was carried out on the occurrence records for the genus contained in the literature, and, subsequently, with data obtained from several entomological collections, new points of occurrence were recorded. To explore such data and understand the distribution patterns of this lineage, the NDM/VNDM software was used to find areas of endemism at different dimensional scales ($2^\circ \times 2^\circ$, $3^\circ \times 3^\circ$, $4^\circ \times 4^\circ$ and $5^\circ \times 5^\circ$) and also using different taxonomic levels. The work resulted in a 34.2% increase in occurrence records for the genre. It was also possible to infer five biogeographic components for the genus. It is understood that variations in the use of different taxonomic and dimensional scales in endemism analyzes interfere with the results and must be used in an integrated manner to obtain more detailed results about the distribution patterns of the groups studied.

Keywords: Wallacean shortfall; Areas of Endemism; NDM/VNDM; Eumeninae; *Omicron*.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 — Mapa com a relação entre registros de ocorrência para o gênero <i>Omicron</i>	21
Figura 2 — Áreas de consenso encontradas para o gênero <i>Omicron</i>	26
Figura 3 — Componentes biogeográficos maiores para o gênero <i>Omicron</i>	28
Figura 4 — Componentes biográficos menores para o gênero <i>Omicron</i>	28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 — Relação de registros de ocorrência de <i>Omicron</i> de Saussure, 1855.....	16
Tabela 2 — Áreas de endemismo encontradas nas variações da análise NDM/VNDM.....	22
Tabela 3 — Número de áreas de endemismo (AoE), áreas consenso (CA) e índice de endemicidade máximo (IEmax) obtidos por consenso de maioria (40%) retornadas por meio das análises de endemicidade (EA), considerando os dados observados considerando subespécies (EA1) e sem considerar subespécies (EA2) do gênero <i>Omicron</i>	22

LISTA DE ABREVIATURAS

IE	Índice de Endemicidade
IEA	Índice de Endemicidade da Área
AoE	Área de Endemismo
EA1	Análise NDM/VNDM considerando subespécies.
EA2	Análise NDM/VNDM sem considerar subespécies.

1. Introdução

Hymenoptera é uma ordem popularmente conhecida por seus representantes como abelhas (Apidae), formigas (Formicidae) e marimbondos (Vespidae: Vespinae: Polistinae). Dentro desse diverso grupo existe Vespidae, um táxon que atualmente compreende nove subfamílias, em que três delas possuem representantes eussociais (BANK et al., 2017; Piekarski et al., 2018). Levando-se em conta a importância que as investigações sobre a evolução do comportamento social possuem e também a sua forte presença em estudos aplicados, como no controle biológico de pragas e indústria farmacêutica (p. ex. JUNIOR et al., 2012; LEITE et al., 2015), as subfamílias com representantes eussociais são historicamente mais bem estudadas. Isso também vale para as abordagens biogeográficas existentes para Vespidae, sendo grande parte delas focadas em linhagens eussociais (p. ex. Carvalho et al., 2015; DA SILVA et al., 2018; DA SILVA & NOLL, 2015; MENEZES et al., 2017, 2015).

Apesar de os grupos eussociais serem mais estudados, 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). Ultimamente, Eumeninae vem recebendo tratamentos taxonômicos a partir de revisões de gêneros, descrição de novas espécies e catalogação de registros de coleta inéditos principalmente para os neotrópicos (FERREIRA et al. 2015, 2017, 2018; GRANDINETE et al. 2018; HERMES & FERREIRA 2016; OLIVEIRA et al. 2017).

Porém, mesmo com os crescentes estudos para o grupo, a compreensão de seus padrões de diversidade sob uma perspectiva taxonomo-espacial, ainda não é real, pois, para a mesma, é necessária a integração acerca dos conhecimentos taxonômicos, espaciais e evolutivos das espécies (HORTAL et al., 2015). Infelizmente, os nossos conhecimentos básicos nessas áreas ainda são escassos e repletos de lacunas, constituindo os déficits de conhecimento sobre a identidade das espécies (déficit linneano; LOMOLINO, 1998; HORTAL et al., 2015); suas distribuições geográficas (déficit wallaceano; LOMOLINO, 2004; WHITTAKER et al., 2005) e suas histórias evolutivas (déficit darwiniano; DINIZ-FILHO et al., 2013).

Dentre a vasta diversidade dos eumeníneos encontra-se o gênero *Omicron* de Saussure, 1855 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae); um gênero diverso que, ao que se sabe, compreende cinquenta e três espécies de ampla distribuição pela região Neotropical. Membros deste gênero geralmente são encontrados durante trabalhos de levantamento de fauna de Hymenoptera, porém, devido à falta de especialistas no grupo e revisões atuais, geralmente têm sua classificação mascarada.

O presente estudo teve como eixo a intenção de compreender e explorar os padrões distribucionais das espécies do gênero *Omicron*, buscando: compilar e disponibilizar todos os registros de coleta para as espécies do gênero *Omicron* e estimar áreas de endemismo através de uma abordagem quantitativa - análise de endemidade NDM/VNDM.

2. Desenvolvimento

2.1 Referencial Teórico

Estima-se que Insecta possua uma riqueza de 2,5 a 10 milhões de espécies (GRIMALDI & ENGEL, 2005). Não somente possui uma grande riqueza, como também é notável a grande diversidade morfológica, plasticidade estrutural e comportamental, e a socialidade sofisticada dentre os membros deste táxon.

Dentro de Insecta existem quatro linhagens hiperdiversas: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera e Lepidoptera, Hymenoptera, popularmente conhecida pelas abelhas, formigas e marimbondos, possui cerca de 153.000 espécies descritas (AGUIAR et al., 2013; SHARKEY, 2007; TANG & VOGLER, 2017) e em grande parte é composta por espécies minúsculas e de hábitos parasitários.

Vespidae, que possui nove subfamílias atuais, possui linhagens de grande diversidade comportamental. Dentro deste grupo, Eumeninae representa a linhagem de maior riqueza de espécies dentre os vespídeos (3404 sp.) e tem representantes majoritariamente solitários. Dentre os eumeníneos, geralmente, as fêmeas constroem ninhos de barro onde são provisionadas presas para a prole (HERMES et al., 2014; PERRARD et al. 2017; PIEKARSKI et al. 2018); além disso, também foram registrados comportamentos de compartilhamento de ninhos e o uso de material vegetal na construção dos ninhos (HERMES et al., 2013; LOPES & NOLL, 2019).

A *lacuna wallaceana* refere-se ao déficit de conhecimento em relação à distribuição geográfica de espécies (HORTAL, 2015). Ou seja, é a lacuna referente aos conhecimentos biogeográficos. Tal lacuna tem seu desenvolvimento dado devido à dificuldade de acesso a determinadas regiões do planeta, além disso, também é notável a influência do viés de amostragem sob tal déficit (POESTER-CARVALHO, 2023).

Os padrões de distribuição geográfica podem ser resgatados e interpretados com o endemismo, entendido como um padrão congruente da distribuição geográfica de duas ou mais espécies (PLATNICK, 1991; MORRONE, 1994). O endemismo é importante para a compreensão histórica do grupo, haja visto que as áreas de endemismo são as unidades básicas da biogeografia histórica e as unidades operacionais da biogeografia cladística (CRISCI et al., 2003), e, portanto, são chave para o entendimento e futuros estudos acerca da biogeografia das espécies neotropicais de Eumeninae.

É importante destacar que o conceito de áreas de endemismo diferencia-se do conceito que comumente vem à mente - que diz respeito à área de ocorrência limitada e exclusiva de determinado táxon - quando se pensa em endemismo. As áreas de endemismo são padrões que referem à feição de uma arena geográfica que, por sua vez, é uma zona de coincidência espacial de dois ou mais táxons exclusivos e limitados àquela região, estabelecendo-se, assim, como uma homologia biogeográfica básica (MORRONE, 2001).

A fim de encontrar tais padrões ao utilizar o critério de otimização conhecido como análise de endemicidade (SZUMIK et al., 2002; SZUMIK & GOLOBOFF, 2004), foram feitos os softwares NDM/VNDM. Estes executam uma análise geograficamente explícita onde a área de estudo é dividida em quadrículas de dimensões estabelecidas pelo usuário e as áreas de endemismo são estimadas com base no padrão de distribuição das espécies na malha.

2.2 Metodologia

Sob as premissas supracitadas, foi construído um banco de dados com todos os registros de coleta das espécies de *Omicron* da região Neotropical a partir de dados presentes na literatura primária ou disponibilizados em plataformas online (p. ex. <https://www.gbif.org/>); e das etiquetas de espécimes depositados na Coleção Entomológica da Universidade Federal de Lavras (CEUFLA) ou emprestados de outras instituições – Museu de História Natural de Nova York (AMNH); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (DZUP); Museu de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (DZUP/UFPR); e, Museo

Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNPY). Nos casos em que não existiam coordenadas geográficas associadas aos registros de coleta, os espécimes foram georreferenciados com o auxílio da ferramenta GeoLoc, disponível no site SpeciesLink para as localidades do Brasil, e dos sites Fuzzy Gazetteer e Fallingrain Global Gazetteer para as localidades de outros países. Não foram incluídas no estudo espécies com dados de localidade ausentes, imprecisos ou incongruentes. A verificação da presença de erros nas tabelas de distribuição foi realizada a partir do EarthPoint (<http://www.earthpoint.us/>). A regionalização seguiu a revisão proposta por Morrone (2022) considerando as regiões biogeográficas Neotropical e Andina, e as zonas de transição Mexicana e Sul Americana, e, por fim, os dados foram plotados em mapas das regiões biogeográficas de interesse utilizando shapefiles disponíveis (p. ex. Lowenberg-Neto, 2015; 2014), utilizando o programa QGIS v3.34 – Buenos Aires (QGIS Development Team, 2023).

Após a construção do banco de dados, foram estimadas as áreas de endemismo a partir da análise de endemidade (SZUMIK et al., 2002; SZUMIK & GOLOBOFF, 2004) com os programas NDM/VNDM. Tais softwares são responsáveis pelo cálculo do índice de endemidade das espécies (IE) de acordo com os ajustes das distribuições geográficas nas “áreas aleatórias” - o conjunto de células (ou quadrículas) -, desse modo, quanto maior o ajuste das distribuições às células, maior é a pontuação das espécies; assim, o índice de endemidade de uma área (IEA) é o equivalente à soma dos índices de endemidade. Portanto, as áreas de endemismo são definidas pelos conjuntos de células com IEA > 2 e que possuem duas ou mais espécies endêmicas. A depender dos diferentes tamanhos das quadrículas, o resultado da análise de endemidade se ajusta, portanto, a fim de explorar as informações biogeográficas, foram feitas análises variando o tamanho das células (latitude x longitude): 2° x 2°, 3° x 3°, 4° x 4° e 5° x 5°. Além disso, as análises também variaram no uso (ou não) das subespécies – isso foi feito para ver se a consideração (EA1) e o descarte (EA2) dessa categoria taxonômica durante a análise influenciaram o seu resultado.

Os resultados das áreas de endemismo foram utilizados para a busca de áreas de consenso, usando um “consenso flexível” de 40% de similaridade mínima entre as espécies endêmicas (AAGESEN et al., 2013). Após as análises, utilizando DIVAGIS 7.5 (HIJMANS et al., 2012), as áreas de consenso foram convertidas em shapefiles (.shp) e mapeadas no QGIS v3.34 – Buenos Aires (QGIS Development Team, 2023).

As áreas de endemismo geradas foram sobrepostas e, com isso, padrões generalizados da biogeografia do grupo foram estabelecidos, tendo como critério as áreas da bio-regionalização proposta por MORRONE, 2014; fazendo uso do *shapefile* da região Neotropical criado por MORRONE et al., 2022.

3. Resultados

4.1 Registros de Ocorrências

Após concluir o levantamento dos registros do gênero *Omicron*, foram identificados um total de 1566 registros de ocorrência na literatura. Adicionalmente, foram obtidos 536 novos registros por meio dos dados mais recentes, assim, tendo aumentado os registros para o gênero em 34,2%. Destaca-se que as espécies *Omicron tuberculatum*, *Omicron opifex* e *Omicron globicolle* apresentaram os maiores acréscimos em informações, com 207, 93 e 43 novos registros, respectivamente (Tabela 1). Por outro lado, não foram encontrados novos registros para 20 das 53 espécies do gênero. A Figura 1 ilustra a magnitude do aumento no conhecimento biogeográfico sobre as espécies.

Tabela 1 — Relação de registros de ocorrência de *Omicron* de Saussure, 1855.

Espécie	Registros na literatura	Novos registros
<i>Omicron acapulcense</i> (Cameron)	51	0
<i>Omicron aequale</i> <i>Giordani Soika</i>	34	3
<i>Omicron aggressor</i> <i>Giordani Soika</i>	12	4
<i>Omicron aridum</i> <i>Carpenter & Genaro</i>	81	0
<i>Omicron atratum</i>	1	0

<i>(Fabricius)</i>		
<i>Omicron aurantiopictum Giordani Soika</i>	25	6
<i>Omicron auropilosum (Smith)</i>	4	0
<i>Omicron aviculum (de Saussure)</i>	7	1
<i>Omicron belti (Cameron)</i>	7	4
<i>Omicron conclamatum Giordani Soika</i>	15	1
<i>Omicron criticum (Schulz)</i>	154	29
<i>Omicron deminutum Giordani Soika</i>	3	6
<i>Omicron deplanatum (Zavattari)</i>	4	1
<i>Omicron elephas Giordani Soika</i>	2	0
<i>Omicron flavonigrum Giordani Soika</i>	17	3
<i>Omicron foxi (Schulz)</i>	41	19

<i>Omicron furiosum</i> Giordani Soika	29	1
<i>Omicron garrulum</i> (Zavattari)	1	0
<i>Omicron globicolle</i> (Spinola)	67	43
<i>Omicron gondwanianum</i> Giordani Soika	98	5
<i>Omicron graculum</i> (Zavattari)	13	0
<i>Omicron gribodoide</i> Giordani Soika	6	0
<i>Omicron histrionicum</i> Giordani Soika	9	0
<i>Omicron lacerum</i> Giordani Soika	4	1
<i>Omicron lubricum</i> Giordani Soika	15	0
<i>Omicron lustratum</i> Giordani Soika	11	8
<i>Omicron manateci</i> (Bertoni)	28	7
<i>Omicron microscopicum</i> (de	5	0

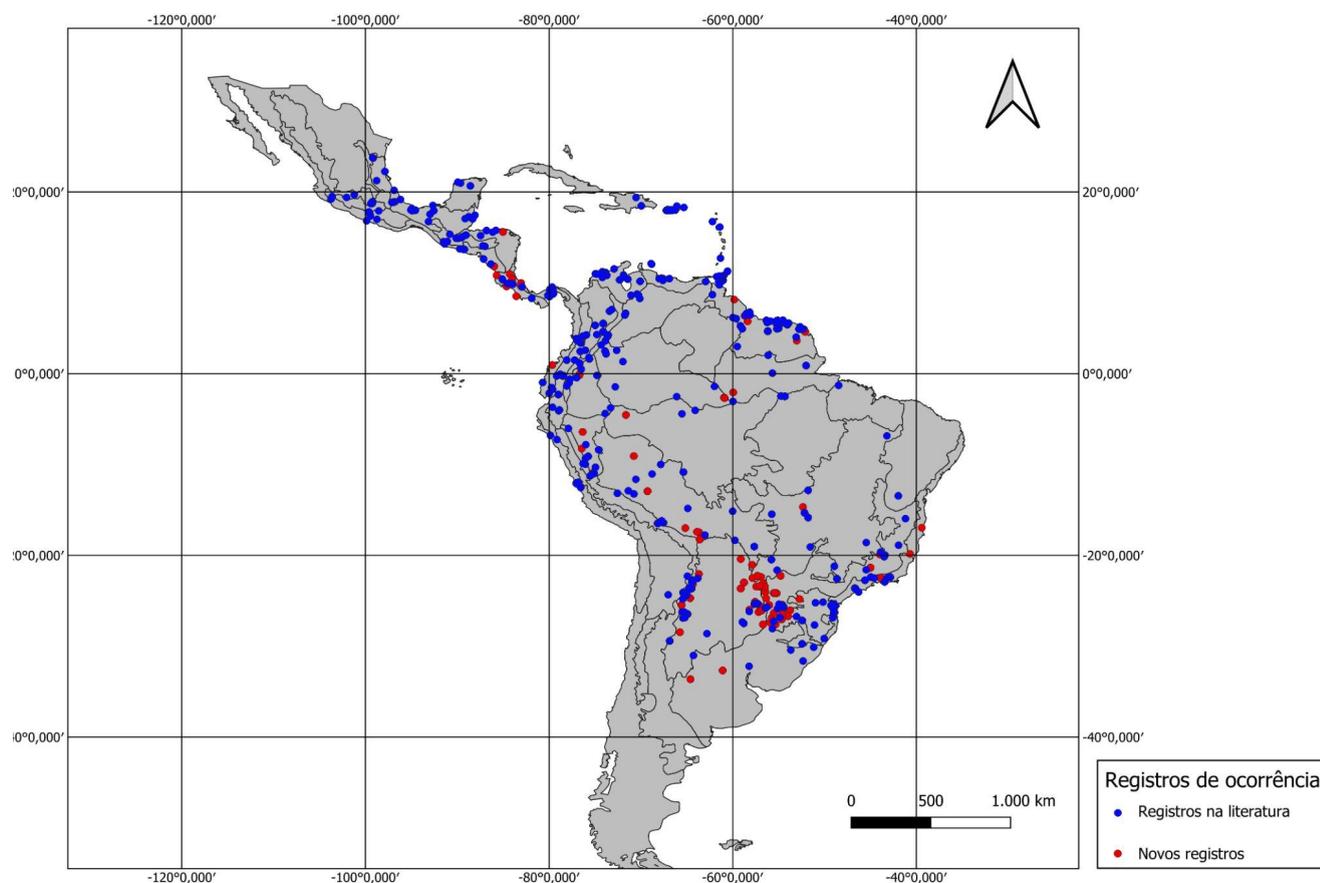
<i>Saussure)</i>		
<i>Omicron minutum</i> (Fabricius)	32	0
<i>Omicron nanum</i> (Kirsch)	157	7
<i>Omicron notabile</i> Giordani Soika	5	0
<i>Omicron nymphale</i> (Zavattari)	18	0
<i>Omicron opifex</i> (Brèthes)	14	93
<i>Omicron</i> <i>paranymphum</i> (Zavattari)	39	3
<i>Omicron</i> <i>paraspegazzinii</i> Giordani Soika	3	0
<i>Omicron</i> <i>procellosum</i> (Zavattari)	74	1
<i>Omicron propodeale</i> Giordani Soika	3	0
<i>Omicron pusio</i> (Kirsch)	1	0
<i>Omicron regulum</i> (de Saussure)	49	1

<i>Omicron reliquum</i> <i>Giordani Soika</i>	19	2
<i>Omicron rubefactum</i> <i>Giordani Soika</i>	2	10
<i>Omicron rubellulum</i> <i>Giordani Soika</i>	6	3
<i>Omicron ruficolle</i> <i>(Zavattari)</i>	16	11
<i>Omicron rufiscutum</i> <i>Giordani Soika</i>	7	0
<i>Omicron rusticum</i> <i>Giordani Soika</i>	12	0
<i>Omicron spegazzinii</i> <i>(Brèthes)</i>	113	11
<i>Omicron splendens</i> <i>Giordani Soika</i>	1	0
<i>Omicron tegulare</i> <i>(Fox)</i>	35	13
<i>Omicron thoracicum</i> <i>(de Saussure)</i>	51	11
<i>Omicron totonacum</i> <i>(de Saussure)</i>	12	2
<i>Omicron tuberculatum</i> <i>(Fox)</i>	71	207
<i>Omicron vexatum</i>	45	14

<i>Giordani Soika</i>		
<i>Omicron ypsilon</i> <i>Giordani Soika</i>	37	5

Devido à falta de informações detalhadas sobre a localização precisa em que os indivíduos foram encontrados, alguns registros de ocorrência não puderam ser incluídos no mapa. Como resultado, as espécies *Omicron atratum* e *Omicron pusio* estão ausentes no mapa, pois possuem apenas um registro cada, os quais carecem de informações precisas. Conforme descrito na literatura, *Omicron pusio* é encontrada no Brasil, sem informações adicionais, enquanto *Omicron atratum* possui registro exclusivo na região da "América Meridional".

Figura 1 — Mapa com a relação entre registros de ocorrência para o gênero *Omicron*.



4.2 Análise NDM/VNDM

Através da análise de endemidade realizada nos softwares NDM/VNDM, ao todo, foram encontradas 32 áreas de endemismo, sendo estas ao considerar subespécies: 2 (2° x 2°), 6 (3° x 3°), 1 (4° x 4°) e 10 (5° x 5°) hipóteses de áreas de endemismo; ao passo que, ao desconsiderar as subespécies na análise (ou seja, englobando-as com as suas respectivas espécies), obteve-se: 2 (2° x 2°), 4 (3° x 3°), 1 (4° x 4°) e 8 (5° x 5°) hipóteses de áreas de endemismo (Tabela 2). Os resultados obtidos nas análises de endemidade com as quadrículas de dimensões 2° x 2° foram iguais tanto ao considerar as subespécies, quanto ao desconsiderá-las. A Tabela 3 apresenta a identificação, número de AoE incluídas, espécies endêmicas e valor de endemidade máxima de cada uma das áreas de consenso recuperadas.

Tabela 2 — Áreas de endemismo encontradas nas variações da análise NDM/VNDM.

	EA1	EA2
2° x 2°	2	2
3° x 3°	6	4
4° x 4°	1	1
5° x 5°	10	8

Tabela 3 — Número de áreas de endemismo (AoE), áreas consenso (CA) e índice de endemidade máximo (IEmax) obtidos por consenso de maioria (40%) retornadas por meio das análises de endemidade (EA), considerando os dados observados considerando subespécies (EA1) e sem considerar subespécies (EA2).

EA1: 2° x 2°

CA	Espécies endêmicas	AoE	IEmax
A	<i>O. lubricum</i> (0,9); <i>O. notabile</i> (0,560); <i>O. nanum</i> (0,8)	0 e 1	2,26

EA1 e EA2: 3° x 3°

CA	Espécies endêmicas	AoE	IEmax
B1	<i>O. lubricum</i> (0, 833 - 1); <i>O. notabile</i> (0 - 0,667); <i>O. rusticum</i> (0,833 - 1)	0, 3 e 4	2,5
B2	<i>O. criticum pulchripictum</i> (0,681 - 1); <i>O. propodeale</i> (0 - 0,750); <i>O. graculum atripes</i> (0 - 0,716) e <i>O. garrulum</i>	1 e 5	2,55556
B3	<i>O. nanum trinitats</i> (1) e <i>Omicron nanum geae</i> (1)	2	2

EA1: 4° x 4°

CA	Espécies endêmicas	AoE	IEmax
C	<i>O. lubricum</i> (1), <i>O. notabile</i> (0,778) e <i>O. rusticum</i> (1)	0	2,778

EA2: 4° x 4°

CA	Espécies endêmicas	AoE	IEmax
D	<i>O. lubricum</i> (1), <i>O. notabile</i> (0,778) e <i>O. rusticum</i> (1)	0	2,778

EA1: 5° x 5°

CA	Espécies endêmicas	AoE	IEmax
E1	<i>O. nanum incarum</i> (0,727 - 0,981), <i>O. nymphale</i> (0,516-0,688), <i>O. aequale nigratum</i> (0 - 0,648) e <i>O. conclamatum</i> (0 - 0,844)	0, 1, 3 e 7	2,82591
E2	<i>O. lubricum</i> (0,750 - 1), <i>O. rufiscutum</i> (0 - 0,437), <i>O. rusticum</i> (0,750 - 1) e <i>O. notabile</i> (0,600 - 1)	2, 5 e 9	2,85
E3	<i>O. regulum</i> (0,670 - 1), <i>O. aggressor</i> (0 - 0,688), <i>O. rufiscutum</i> (0, 602 - 0,638), <i>O. acapulcense</i> (0,406 - 0,580) e <i>O. totonacum</i> (0,688)	4 e 8	3,44531
E4	<i>O. opifex</i> (0,750), <i>O. tegularae</i> (0,333), <i>O. microscopicum</i> (0,535), <i>O. vexatum</i> (0,632) e <i>O. aurantiopictum</i> (0,273)	6	2,52273

EA2: 5° x 5°

CA	Espécies endêmicas	AoE	IEmax
----	--------------------	-----	-------

F1	<i>O. regulum</i> (0 - 0,625), <i>O. totonacum</i> (0,688 - 1), <i>O. aggressor</i> (0,595 - 0,875) e <i>O. rufiscutum</i> (0,625 - 0,833).	0, 1 e 2	2,68857
F2	<i>O. flavonigrum</i> (1) e <i>O. deminutum</i> (1)	3	2
F3	<i>O. lubricum</i> (0,833 - 1), <i>O. notabile</i> (0,600 - 1) e <i>O. rusticum</i> (0, 833 - 1)	5 e 7	2,85
F4	<i>O. opifex</i> (0, 786 - 1), <i>O. tegularae</i> (0 - 0,196), <i>O. microscopicum</i> (0 - 0,643), <i>O. vexatum</i> (0,625 - 0,688) e <i>O. aurantiopictum</i> (0,357 - 0,375)	4 e 6	2, 75

A área de consenso recuperada pela análise das células 2° x 2° (Área de consenso A – Figura 2 - A) engloba parcela da Sub-região Brasileira do Domínio Mesoamericano (Planícies do Pacífico, a província de Balsas Basin e a província de Veracruz) e da Zona de Transição Mexicana (a província do Cinturão Vulcânico Transmexicano e das Terras Altas de Chiapas). Algumas outras áreas de consenso recuperadas (B1, C, D, E2 e F3) obtiveram resultados que se sobrepõem à área supracitada, com poucas diferenças nos seguintes casos: C não abrange a província de Balsas Basin; e E2, que toca a província das Terras Altas de Chiapas com uma maior abrangência.

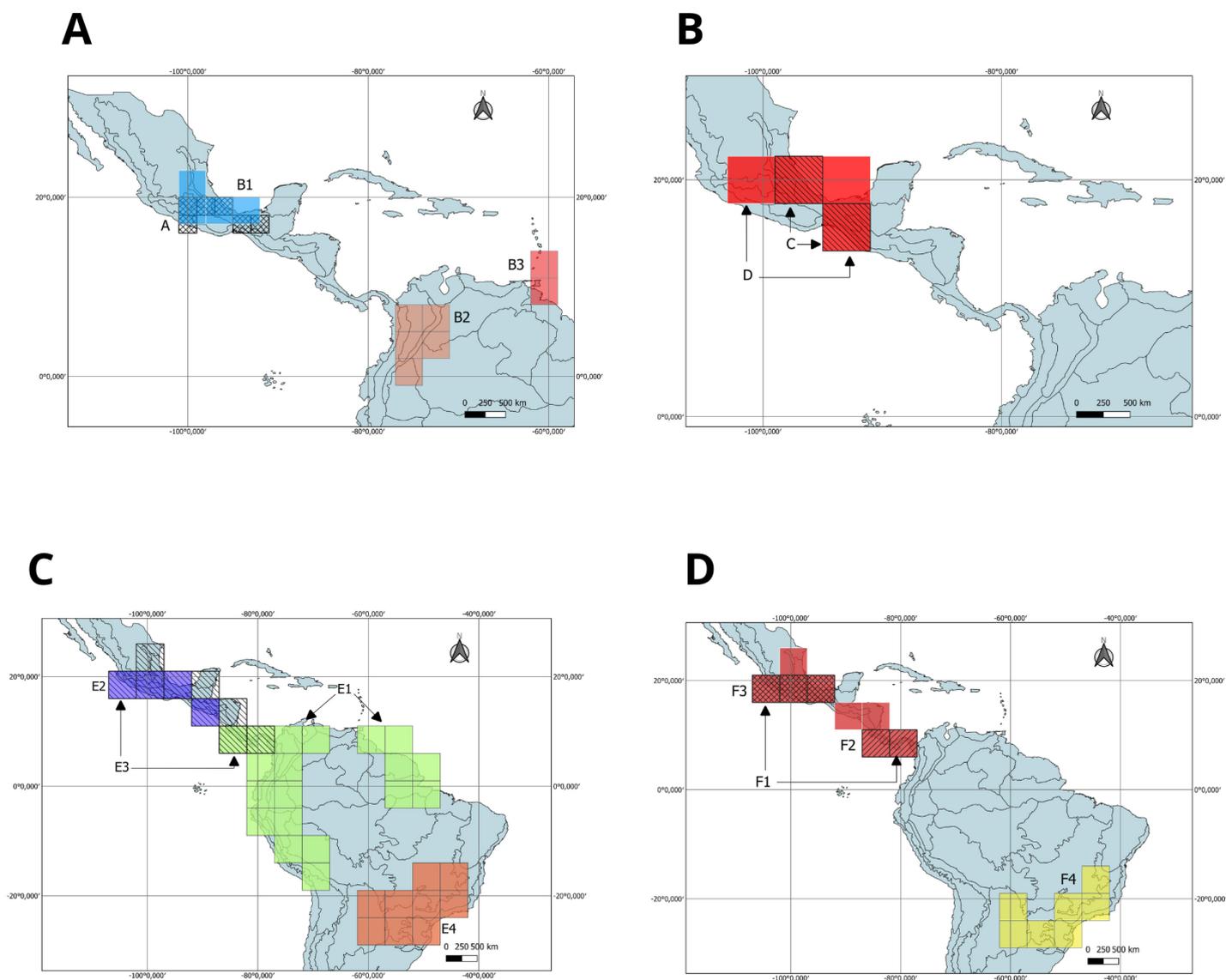
Dentre as áreas de endemismo resultadas com células de dimensões 3° x 3° (Figura 2 - A), foi possível encontradas outras duas áreas de consenso ainda não citadas: B2, uma região que abrange o domínio pacífico, o Boreal Brasileiro e também a zona de transição sul-americana; esta é sobreposta por uma das áreas de consenso recuperadas na análise de células de tamanho de 5° x 5° (Figura 2 - C e D); e B3, que se encontra sobreposta às províncias das Pequenas Antilhas, de Trindade e das Planícies Guianensis – tal área de consenso não é sobreposta por nenhuma outra.

Nas análises com células de tamanho 4° x 4° (Figura 2 - B) foram encontradas duas áreas de consenso que englobam grande parte da Sub-Região Brasileira do Domínio

Mesoamericano e que se sobrepõem, fortificando a ideia de que tal região exerceu grande influência na diversificação desta linhagem.

Os resultados encontrados com a análise das AoE de dimensões 5° x 5° (Figura 2 – C e D), têm um grande destaque, já que áreas encontradas a partir de células maiores tendem a ser mais abrangentes, como o caso de E1: esta região abrange quase todo o domínio Boreal Brasileiro, com exceção da província Guianesa, e quase todo o domínio Pacífico, com exceção das Ilhas de Galápagos, abrangendo também a porção nortenha dos Andes; esta área de consenso sobrepõe B2. E3 é composta por toda a região brasileira do domínio Mesoamericano, toda a zona de transição mexicana e por parcelas do domínio pacífico (província de Guatuso-Talamanca, província de Puntareñas-Chiriquí e a província oeste do equador), sobrepondo-se às seguintes áreas de consenso: B1, C, D, E2, E3, F1 (que se diferencia de E3 por não abranger a província da Península de Yucatán), F2 e F3. A região encontrada em E4 destaca-se por, assim como F4, sobrepor aos domínios do Chaco e do Paraná quase que inteiramente, com exceção da Província Pampeana.

Figura 2 — Áreas de consenso encontradas para o gênero *Omicron*.



Legenda: **A:** inclui os resultados para as análises EA1 e EA2 para células de tamanho 2° x 2° (A) e 3° x 3° (B1, B2 e B3); **B:** inclui resultados das análises EA1 e EA2 para as escalas 4° x 4°; **C:** exhibe os resultados de EA1 para as grades 5° x 5°, e **D** mostra os resultados de EA2 para as células 5° x 5°. Fonte: Do autor

As diferentes abordagens – o uso de subespécies e a diversificação das escalas geográficas - para a análise dos dados referentes à biogeografia do gênero *Omicron* na região Neotropical possibilitou o resgate de 4 padrões de componentes biogeográficos para o grupo. A proposição de tais componentes permite discussões sobre regionalizações já propostas (como MORRONE, 2014) e também a comparação com análises de endemidade feitas para outros táxons.

Desse modo, buscando resgatar os padrões históricos do gênero *Omicron*, foram notados cinco elementos biogeográficos padrão (Figura 3 e Figura 4) na diversidade do mesmo:

Paraná-Chacoano (PCh): inclui parcelas do centro-oeste (exceto o Mato Grosso), sudeste (exceto o estado do Espírito Santo) e sul brasileiros; em conjunto, abrange também todo o Paraguai e o nordeste da Argentina (áreas de consenso: E4 e F4).

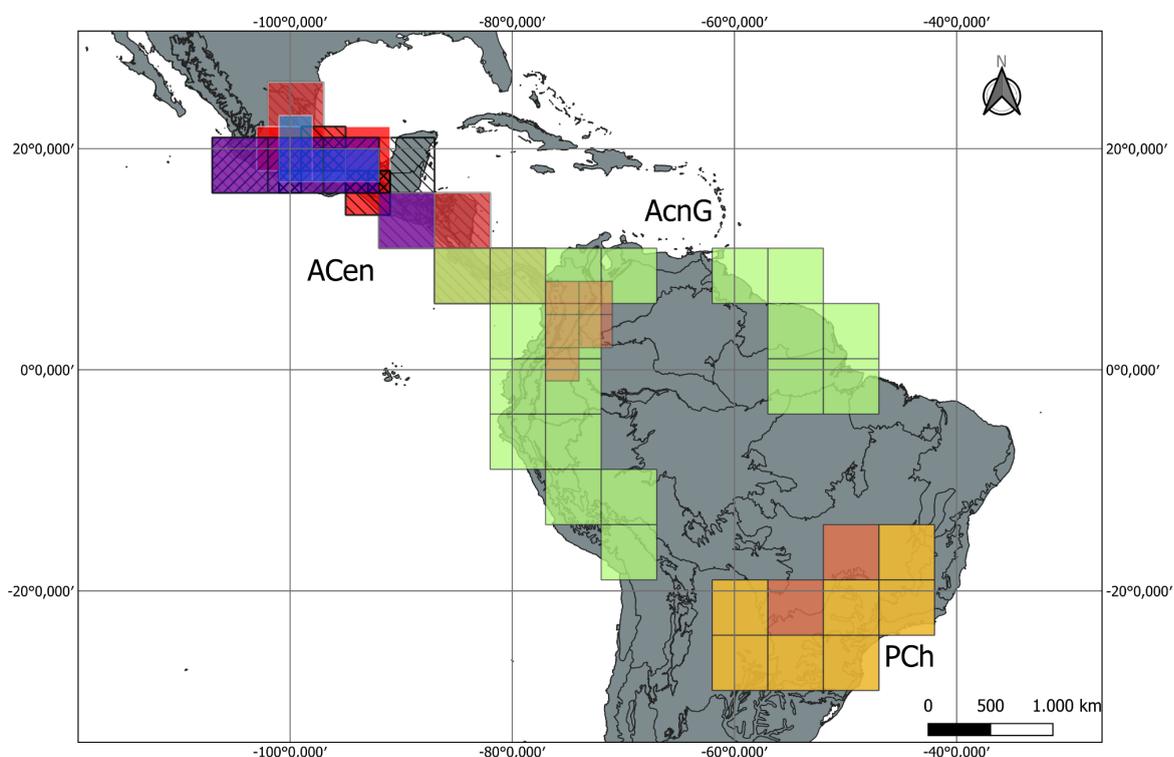
Andes Central-Norte e Guiana (AcnG): ocupa a porção norte da América do Sul, abrangendo o norte da Floresta Amazônica e a zona central e norte dos Andes (áreas de consenso: E1 e B2).

América Central (ACen): ocupa a América Central, desde o Panamá até o sul do México (áreas de consenso: A, B1, C, D, E2 F1 e E3).

Istmo do Panamá (IdP): região que abrange o Panamá e a Costa Rica, sobrepondo-se ao istmo panamenho (área de consenso: F2).

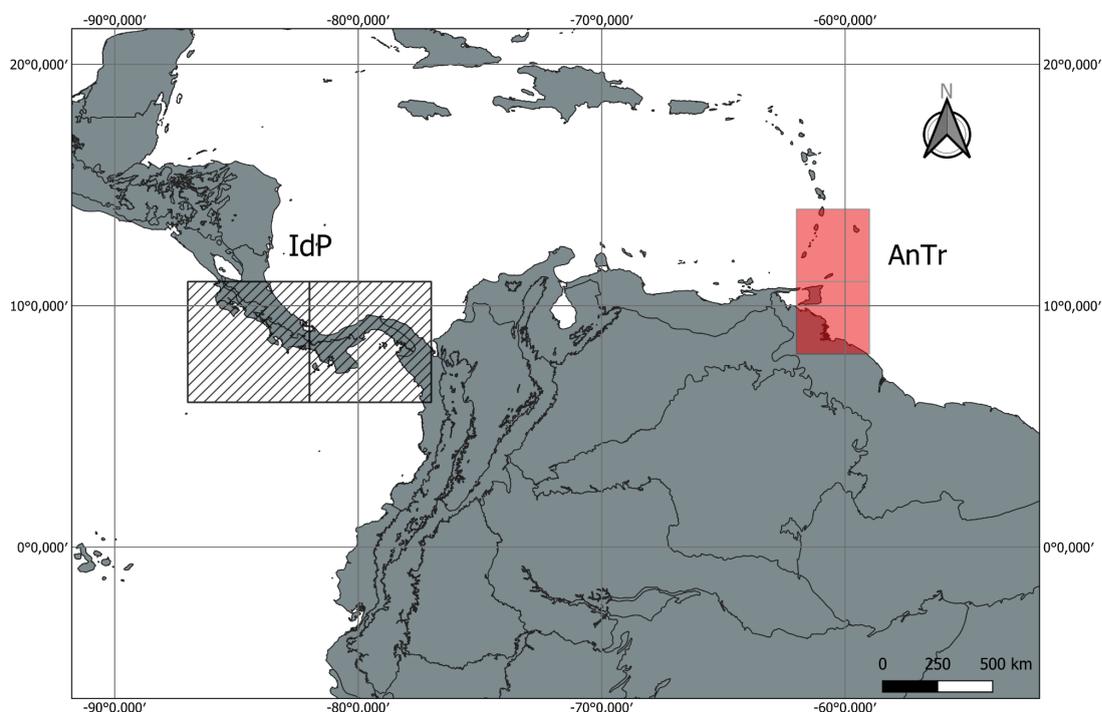
Antilhas-Trindade (AnTr): zona que acoberta as Antilhas, Trinidad e as planícies guianenses (área de consenso: B3).

Figura 3 — Componentes biogeográficos maiores para o gênero *Omicron*.



Legenda: Central (Acen), Andes Central-Norte e Guiana (AcnG) e Paraná-Chacoano (PCh). Fonte: Do autor

Figura 4 — Componentes biográficos menores para o gênero *Omicron*.



Istmo do Panamá (IdP) e Antilhas-Trindade (AnTr). Fonte: Do autor.

4. Discussão

O uso de diferentes abordagens (como as variações das escalas e a consideração – ou não – de subespécies) na análise de endemidade reflete, em seu resultado, a importância destas variações, pois ele demonstra a influência de escalas espaciais diversas na história do grupo em escalas taxonômicas distintas (AAGESEN et al., 2013). O uso de diferentes dimensões espaciais na análise de endemidade apresenta diferentes padrões de endemismo (SZUMIK et al., 2002; SZUMIK & GOLOBOFF, 2004). Assim, conforme a variação das escalas espaciais eram estabelecidas na análise, diferentes resultados (AoE) foram encontrados.

À medida que as escalas se ampliaram nas análises, foi possível encontrar áreas de consenso mais abrangentes, com índices de endemidade ligeiramente mais elevados e um aumento no número de células/de espécies endêmicas.

Neste tipo de análise, espera-se que o aumento do tamanho das células conduza à identificação de áreas de endemidade (AoE) mais amplas, com um maior número de espécies endêmicas devido à maior possibilidade de coocorrências (SZUMIK et al., 2002). Por outro lado, a redução do tamanho das células resulta na identificação de áreas

descontínuas, menores e com um número limitado de espécies endêmicas (SZUMIK et al. 2002). Portanto, dadas as escalas do presente trabalho – feito com um gênero de 53 espécies –, é possível afirmar que tal padrão foi corroborado com as AoE identificadas; havendo similaridade com outros estudos (ex: ALVARES et al., 2022; POESTER-CARVALHO et al., 2023).

Ainda sobre as variações nas abordagens da análise: foi possível notar que o uso de subespécies proporcionou um maior número de áreas de endemismo em seu resultado (responsável por 59,4% das AoE encontradas). Além disso, o componente *Antilhas-Trindade* (*AnTr*) só foi encontrado na análise que considerou o uso de subespécies, sendo uma região que abriga duas linhagens desta categoria taxonômica: *Omicron nanum trinitats* e *Omicron nanum geae*. A área resgatada em B2, apesar de estar totalmente sobreposta por E1, consegue resgatar mais detalhes sobre as subespécies que ali habitam – *Omicron criticum pulchripictum*, uma linhagem que se mostra endêmica em uma das AoE resgatadas, e *Omicron graculum atripes*, uma subespécie esparsa perante essa área de consenso. Repara-se também que *AcnG* só foi resgatada nas análises que exploraram os dados das subespécies. Em contrapartida, *Istmo do Panamá* só foi encontrado na análise que desconsiderou subespécies. Desse modo, é possível constatar que o uso de diferentes categorias taxonômicas na análise NDM/VNDM é capaz de destacar variações nos locais encontrados, assim, podendo resultar em um maior detalhamento e acuidade acerca dos padrões biogeográficos em diferentes escalas *taxonômicas*, além de potencialmente aumentar a complexidade no processamento das informações. Por outro lado, apesar da exclusão das subespécies na análise apresentar padrões biogeográficos mais generalizados, ele também, por simplificar a busca por padrões, perde sua potencialidade de encontrar algumas regiões, como foi citado acima. Desse modo, o uso de uma abordagem não-integrativa entre diferentes níveis taxonômicos tende à perda de informação acerca dos padrões biogeográficos.

A ausência de dados tem grande influência sobre a análise de endemidade (CASAGRANDA et al., 2009). Outros padrões biogeográficos para o *Omicron* podem ser recuperados caso haja um esforço para reduzir a lacuna *wallaceana* do grupo, buscando, através de compilações de dados reservados em outras coleções de museus de história natural em diferentes países das Américas. Além disso, faz-se necessário o aumento de amostragem em regiões pouco exploradas como o norte e nordeste brasileiro. Tais medidas

devem ser adotadas em conjunto à disponibilização dos dados em plataformas públicas como, por exemplo, o *Global Biodiversity Information Facility* (<https://www.gbif.org/>).

O componente identificado como Paraná-Chacoano (PCh), de acordo com a regionalização de Morrone (2014), inclui áreas dos domínios do Paraná e do Chaco. Apesar de ocupar os dois domínios citados, tal componente não apresentou distinções entre estas duas zonas, apresentando as mesmas espécies por toda a sua ocupação. *Omicron opifex* foi a única das cinco espécies deste componente biogeográfico denotada como endêmica desta área, porém, tal resultado só foi encontrado em uma das AoE. Por ocupar apenas a região sul da Província da Mata Atlântica, entende-se que tal componente biogeográfico corrobora a ideia de que a Mata Atlântica é dividida em duas províncias diferentes: norte e sul, como argumenta Amorim & Pires (1996). Além disso, é possível notar congruências entre os resultados aqui encontrados e os de outros estudos que reforçam essa tese (ex: SILVA & VAZ-DE-MELO, 2020; LÖWENBERG-NETO & CARVALHO, 2009; POESTER-CARVALHO et al., 2023). Tal resultado também permite inferir que esta região possui elementos ecológicos de profunda importância para a dispersão e diversificação destes grupos.

A recuperação do componente biogeográfico da *América Central* (*Acen*) esteve presente em todas as abordagens da análise NDM/VNDM – tanto as que variaram em escala, quanto as que variaram taxonomicamente. Tal área, de acordo com a biorregionalização proposta por Morrone (2022), equivale à Zona de Transição Mexicana, toda a Sub-região Brasileira do Domínio Mesoamericano e também se sobrepõe a uma pequena parcela do Domínio Pacífico, sobrepondo-se ao componente do *Istmo do Panamá* (*IdP*) e parcialmente o noroeste do componente dos *Andes Norte-Guiana* (*ANG*). De todas as espécies presentes nesta região, a única que não se mostrou endêmica em nenhuma das AoE encontradas foi *Omicron rufiscutum*. Além disso, tal zona coincide com áreas de endemismo encontradas para outros grupos de insetos (como Pentatomidae: FERRARI et al., 2010; POESTER-CARVALHO et al., 2023). A amplitude desta região e a sua sobreposição a outros dois componentes, em conjunto ao fato de que 75% das espécies que contribuíram com o IAE dessa área se apresentaram endêmicas a ela, e também à congruência do presente estudo a outros, evidencia a grande importância que esta zona teve na diversificação e dispersão deste gênero e na de outras linhagens

Apesar de ser sobreposto pelo *América Central (ACen)* e por *Andes Central-Norte e Guiana (AcnG)*, o entendimento do *Istmo do Panamá (IdP)* como um componente biogeográfico para o gênero *Omicron* é validado por este possuir duas espécies endêmicas a esta região: *Omicron flavonigrum* e *Omicron deminutum*. Este entra em congruência ao Domínio Pacífico (MORRONE, 2017) ao sobrepor o que é entendido como Província de Chocó-Darien, a Província de Guatuso-Talamanca e a Província de Puntarenas-Chiriquí. Outro destaque é a concordância entre este componente biogeográfico e uma importante área de diversificação para os Muscidae (LOWENBERG-NETO & CARVALHO, 2009).

A zona denominada *Andes Central-Norte e Guiana (AcnG)* foi o maior dos componentes encontrados durante a análise; ela divide a região do *Istmo do Panamá (IdP)* com o componente *América Central (ACen)*. Abriga quase todo o Domínio Boreal Brasileiro e também o Domínio Pacífico (MORRONE, 2017), havendo uma explícita defasagem de dados nos territórios da Guiana e da Venezuela. Este possui uma sub-região que ocupa a porção oeste do Domínio Boreal Brasileiro e o norte da Zona de Transição Sul Americana, e a Província de Páramo que compreende os picos montanhosos da Cordilheira dos Andes do oeste da Venezuela, o território da Colômbia, do Equador e o norte do Peru; esta é uma área complexa que coordena a sua biota através de elementos diversos: possui alta elevação, que acaba por combinar elementos característicos do Neotrópico, da região Subantártica e do Neártico - elementos estes que cruzaram o Istmo do Panamá há três milhões de anos (MORRONE, 2018a). Grande parte dos grupos que compuseram seu IAE foram subespécies, sendo que estas variam entre a porção menor (*O. criticum pulchripictum* e *O. graculum atripes*) e maior (*O. nanum incarum* e *O. aequale nigratum*), sendo exclusivas de cada uma delas; isto pode ser consequência da variação entre os elementos biogeográficos de cada uma destas zonas, haja visto sua amplitude.

O componente *Antilhas-Trindade (AnTr)* ocupa as regiões identificadas como Província das Pequenas Antilhas e Província de Trindade (MORRONE 2014, 2017). Este pequeno componente biogeográfico tem destaque por abrigar outras duas subespécies: *O. nanum trinitats* e *O. nanum gae*. Estas duas subespécies, sendo ambas pertencentes a *O. Nanum* podem ser tanto espécies recentes como fruto de uma confusão taxonômica, porém, de qualquer modo, a espécie *Omicron nanum* pode ser entendida como endêmica desta área.

5. Conclusão

Pelo presente trabalho, foi possível notar que abordagens múltiplas (como a escala da dimensão das células e o nível taxonômico considerado nas análises) na análise NDM/VNDM são capazes de gerar resultados em diferentes escalas espaciais, por conseguirem agrupar diferentes regiões e diferentes linhagens do grupo estudado.

Apesar do recente aumento de estudos envolvendo os Eumeninae neotropicais, graças às dificuldades que promovem a *lacuna wallaceana* nos estudos do grupo, os dados biogeográficos das espécies do grupo ainda são escassas. Apesar do aumento de 34,2% sobre os registros de ocorrência que o presente estudo forneceu, ainda existem casos como o de *O. atratum*, *O. pusio*, *O. garrulum* e *O. splendens* que são conhecidas apenas pelos seus *singletons* – ou seja, são espécies conhecidas por apenas um espécime.

Deste modo, faz-se necessária uma empreitada em busca de novos registros para não somente o gênero *Omicron*, como também para Eumeninae na região Neotropical, a fim de reduzir a influência da *lacuna wallaceana* sobre o entendimento da história natural desses grupos. Além de uma ostensiva busca por novos registros de ocorrência, também é preciso disponibilizar os dados obtidos. Ademais, entende-se que para futuros estudos sobre essa linhagem, é importante que hajam também novos estudos sobre a taxonomia do gênero, para que assim seja possível um melhor entendimento dos padrões e processos biogeográficos.

6. Referências

AAGESEN, L., SZUMIK, C. & GOLOBOFF, P. Consensus in the search for areas of endemism. **Journal of Biogeography** 40, 2011–2016, 2013.

AMORIM, D.S. & PIRES, M.R.S. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: Biodiversity in Brazil, a first approach. (C.E.M. Bicudo & N.A. Menezes, eds.). **CNPq**, São Paulo, p. 183-219, 1996.

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, R.S. & NIEHUIS, O. 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, 2017.

CASAGRANDA, M. D.; ROIG-JUÑET, S. & SZUMIK, C. A. Endemismo a diferentes escalas espaciales: un ejemplo con carabidae (Coleoptera: Insecta) de América Del Sur Austral. **Revista Chilena De Historia Natural** 82: 17-42, 2009.

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.

FERRARI A., ALVARES D.J., BURATTO P.M., BARÃO K.R. Distribution patterns of Triatominae (Hemiptera:Reduviidae) in the Americas: an analysis based on networks and endemism. **Cladistics**, 38: 563–581, 2022.

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.

FERREIRA, W.D., OLIVEIRA, L.A. de & HERMES, M.G. (2018) A revision of the Neotropical eumenine wasp genus *Stenosigma* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae). **Zootaxa** 4455, 499–512.

FERREIRA, W.D., OLIVEIRA, L.A. de, 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.

GIORDANI SOIKA, A. Revisione degli Eumenidi Neotropicali appartenenti ai generi *Eumenes* Latrelle, *Omicron* (Sauss.), *Pararhaphidoglossa* Schulth. ed affini. **Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia** 29, 7–420, 1978b.

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.

GRANDINETE, Y.C., NOLL, F.B. & CARPENTER, J.M. Taxonomic review of *Eumenes* Latreille, 1802 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) from the New World. **Zootaxa** 4459, 1–52, 2018.

GRIMALDI, D., ENGEL. M.S. **Evolution of Insects**: 1.ed. Cambridge University Press, 2005.

HERMES, M.G., MELO, G.A.R. de & 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.

HERMES, M.G., SOMAVILLA, A. & GARCETE-BARRETT, B.R. On the nesting biology of *Pirhosigma* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with special reference to the use of vegetable matter. **Revista Brasileira de Entomologia** 57, 433–436, 2013.

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, 123–127, 2016.

HIJMANS, R. J.; GUARINO, L.; BUSSINK, C.; MATHUR, P. DIVA-GIS v. 5.0. A geographic information system for the analysis of species distribution data, 2012. Disponível em: <http://www.diva-gis.org>; acesso em 29/11/2023.

LEITE, N.B., AUFDERHORST-ROBERTS, A., PALMA, M.S., CONNELL, S.D., NETO, J.R. & BEALES, P.A. PE and PS lipids synergistically enhance membrane poration by a peptide with anticancer properties. **Biophysical Journal** **109**, 936–947, 2015.

LOPES, R.B. & NOLL, F.B. First records of presocial behavior of *Montezumia brethesi* BERTONI, 1918 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Insectes Sociaux** **66**, 171–173, 2019.

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). **PLoS One** **10**, 2015.

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**, 7689, 2017.

MORRONE J. J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**. 3782:1–110, 2014.

MORRONE, J. J. Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. **Australian Systematic Botany**, **28**, 81-90, 2015.

MORRONE, J. J., T. Escalante, G. RODRÍGUEZ-TAPIA, A. CARMONA, M. ARANA & J. D. MERCADO-GÓMEZ. Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** (2022) **94**(1): e20211167 DOI 10.1590/0001-3765202220211167, 2022.

MORRONE J. J. Evolutionary biogeography of the Andean region. **CRC Press, Taylor and Francis Group**, Boca Raton, 250 p., 2018.

MORRONE, J.J., Homology, biogeography and areas of endemism. **Divers. Distrib.** **7**, 297–300, 2001.

MORRONE J. J. Neotropical biogeography: Regionalization and evolution. **CRC Press, Taylor and Francis Group**, Boca Raton, 282 p., 2017.

OLIVEIRA, L.A. de, FERREIRA, W.D., Inez, T.G. & HERMES, M.G. Contributions to the taxonomy of *Minixi Giordani Soika* and *Alphamenes Van der Vecht* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with an identification key to the species of the latter. **Zootaxa** **4317**, 530–540, 2017.

PERRARD, A., GRIMALDI, D. & CARPENTER, J.M. Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. **Systematic Entomology** **42**, 379–386, 2017.

PIEKARSKI, P.K., CARPENTER, J.M., LEMMON, A.R., MORIARTY LEMMON, E. & SHARANOWSKI, B.J. Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae) K. Crandall (Ed). **Molecular Biology and Evolution** 35, 2097–2109, 2018.

POESTER-CARVALHO, J.A & BARAO, K. & GARCIA DA COSTA, L. & FERRARI, A.. Areas of endemism and sampling bias of Pentatomidae (Heteroptera) in the Americas. **Journal of Insect Conservation**. 27. 3. 10.1007/s10841-023-00497-5, 2023.

SILVA, J.L., & VAZ-DE-MELLO, F.Z. 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>, 2020.

SZUMIK, C. A. & GOLOBOFF, P. A. Areas of endemism: an improved optimality criterion. **Systematic Biology** 53 (6):968-977, 2004.

Szumik CA, Cuezco F, Goloboff PA, Chalup AE. An optimality criterion to determine areas of endemism. **Systematic Biology**. 51(5):806-16. doi: 10.1080/10635150290102483. PMID: 12396592, 2002.