

PRISCILA AMBRÓSIO MOREIRA

**BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA DE MELIPONINA NEOTROPICAIS
(HYMENOPTERA): UMA ABORDAGEM BASEADA EM EVENTOS**

Monografia apresentada à disciplina BZ027,
Estágio em Zoologia, como requisito à obtenção
do grau de Bacharel em Ciências Biológicas,
Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof^o Dr. Gabriel A. Rodrigues Melo

CURITIBA
2005

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos professores do Curso de Ciências Biológicas, pela competência e atenção, o que tornou minha passagem nessa Universidade muito mais rica. Agradeço principalmente ao Prof^o Gabriel A. R. Melo pela oportunidade de trabalhar junto ao seu grupo, pelos “insights”, comentários sempre pertinentes e constante bom humor. Ao Prof^o Cláudio J. B. de Carvalho pelo estímulo e a forma leve de ensinar Biogeografia. Ao pessoal do CAEB e aos colegas de laboratório Aline Martins, Ana Maria Dalmolin, , Daphne Spier, Grazielle Weiss, Paula Elbl e Rodrigo Gonçalves. Ao Antonio Aguiar, Elaine Soares, Peter Lowenberg, Gustavo Graciolli e Silvio Nihei por terem dividido comigo suas experiências biogeográficas. À Rô na Coordenação, atenciosa do começo ao fim do Curso, às funcionárias da seção de periódicos na Biblioteca e também às tias que limpam o Setor.

Ao Miodeli Nogueira Jr., pelo carinho, paciência e as conversas inspiradoras....

À minha mãe e minha irmã, sempre amigas.

RESUMO

A história biogeográfica de 5 gêneros de Meliponina (Hymenoptera) foi hipotetizada a partir de uma abordagem baseada nos eventos que determinaram a distribuição geográfica do grupo, através da aplicação do programa TreeFitter versão 1.3. Os eventos (vicariância, duplicação, dispersão e extinção) receberam custos inversamente proporcionais a sua probabilidade de ocorrência. Um cladograma de área mais parcimonioso foi inferido, utilizando como critério de parcimônia o mínimo custo total dos eventos necessários à associação com as filogenias dos grupos. A significância do cladograma de área obtido e as frequências de cada evento foram testados em relação ao acaso. A distribuição geográfica dos gêneros de Meliponina parece seguir o padrão vicariante hierárquico descrito nas filogenias pois nenhuma das reconstruções ao acaso apresentaram custo menor do que o cladograma obtido pelo programa TreeFitter. O cenário biogeográfico proposto reflete apenas um aspecto da complexidade da história da evolução das áreas. O trabalho contém todas as etapas na utilização do programa, desde a confecção da planilha à utilização dos comandos. Alguns pontos da metodologia, como a imposição dos custos, testes de significância dos resultados e vantagens em relação à técnica de Dispersão e Vicariância (DIVA) foram discutidos.

PALAVRAS - CHAVE: biogeografia neotropical, abelhas sem ferrão, padrão reticulado

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| 1.0 INTRODUÇÃO | 1 |
| 1.1 Padrão hierárquico X reticulado | 2 |
| 1.2 Análises baseadas em padrões X eventos | 4 |
| 1.3 Método de reconciliação entre árvores | 5 |
| 1.4 Hipóteses biogeográficas..... | 8 |
| 1.5 Subtribo Meliponina..... | 10 |
| 2.0 OBJETIVO | 11 |
| 2.1 Objetivos específicos | 11 |
| 3.0 MATERIAL E MÉTODOS | 12 |
| 3.1 Seleção dos grupos para análise | 12 |
| 3.1.1. Distribuição geográfica, aspectos ecológicos e filogenéticos | 12 |
| 3.2 Delimitação das áreas | 14 |
| 3.3 Análises..... | 18 |
| 3.3.1. Comandos básicos do programa Treefitter..... | 18 |
| 3.3.2. Reconciliação das filogenias com a hipótese de áreas de Camargo & Moure (1996)..... | 19 |
| 3.3.3. Variação nos custos dos eventos..... | 20 |
| 4.0 RESULTADOS | 21 |
| 5.0 DISCUSSÃO | 25 |
| 6.0 CONCLUSÃO | 29 |

| | |
|---|----|
| REFERÊNCIAS | 30 |
| ANEXOS | 33 |
| Anexo 1.0 Outros comandos possíveis no TreeFitter..... | 33 |
| Anexo 2.0 Filogenias | 34 |
| 2.1 Filogenia dos gêneros <i>Paratrigona/Aparatrigona</i> | 34 |
| 2.2 Filogenia do gênero <i>Geotrigona</i> | 35 |
| 2.3 Filogenia do gênero <i>Partamona</i> | 36 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. (a) Esquema ilustrando filogenia à esquerda, cladograma de área à direita e distribuição geográfica conectando os terminais. (b) Mesma associação mostrando os eventos: cladograma de área (sombreado), filogenia (traço escuro) e distribuição..... | 7 |
| Figura 2. (a) Principais áreas de endemismo da região neotropical e cladogramas de área para os principais componentes: (b) conforme Amorim & Pires (1996); (c) conforme Camargo (1996) e Camargo & Moure (1996); (d) conforme Camargo & Pedro (2003) utilizando <i>Partamona</i> spp..... | 10 |
| Figura 3. Arquivo melip.txt utilizada no programa TreeFitter 1.3..... | 21 |
| Figura 4. Reconstrução mais parcimoniosa obtida através da associação entre as filogenias e áreas de distribuição. Os terminais representam as áreas: 1= Chocó-CA; 2= SWAm; 3= NAm; 4= SEAm e 5=Atl..... | 23 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Distribuição geográfica das espécies de <i>Paratrigona</i> e <i>Aparatrigona</i> , de acordo com os componentes: Chocó- CA, NAm, SWAm, SEAm e Atl..... | 15 |
| Tabela 2. Distribuição geográfica das espécies de <i>Geotrigona</i> de acordo com os componentes: Chocó- CA, NAm, SWAm, SEAm e Atl | 16 |
| Tabela 3. Distribuição geográfica das espécies de <i>Partamona</i> e <i>Camargoia</i> de acordo com os componentes: Chocó- CA, NAm, SWAm, SEAm e Atl..... | 17 |
| Tabela 4. Espécies e grupos utilizados na análise e seus códigos correspondentes. As áreas de distribuição correspondem a 1= Chocó-CA; 2 =SWAm; 3=NAm; 4=SEAm e 5=Atl | 20 |
| Tabela 5. Lista de frequência dos diferentes eventos necessários na reconstrução mais parcimoniosa..... | 23 |
| Tabela 6. Resultado das reconstruções obtidas ao permutar os terminais das filogenias: frequência dos eventos em diferentes pontos do cladograma e comparação dos dados permutados com o observado..... | 24 |

1.0 INTRODUÇÃO

Considerando que há padrões na distribuição da biota e que tal arranjo não se deu de maneira acidental, a biogeografia histórica se propõe a compreender como os eventos que ocorreram durante milhões de anos influenciaram o padrão atual.

Exemplos de questões importantes que compõem o estudo da biogeografia são: Por que alguns táxons são mais distribuídos enquanto outros têm distribuição mais restrita? Como explicar as distribuições disjuntas de um mesmo táxon? Por que há regiões com maior riqueza biológica do que outras ou por que uma região tem uma biota mais diversa do que outra? Como organismos e áreas evoluíram entre si?

São reconhecidos quatro eventos que podem modificar o arranjo espacial dos organismos: vicariância, duplicação, dispersão e extinção (Crisci *et al.*, 2003). A vicariância explica os padrões disjuntos de táxons relacionados, interpretando que a área da população ancestral amplamente distribuída sofreu fragmentação. Duplicação se refere à especiação simpátrica associada a barreiras locais ou temporárias, entretanto, há poucas evidências sugerindo a ocorrência desse processo na natureza (Myers & Giller, 1988; Mayr, 1970). Por outro lado, Ronquist (2002) fornece um exemplo de um padrão gerado por duplicação entre a associação entre planta e vespa galhadora. Dispersão ou vagilidade é a capacidade de movimentação dos organismos que resulta na ampliação da área de distribuição partir de um centro de origem. Extinção é o processo que ocasiona o desaparecimento de um grupo (ou clado) em uma área onde sua ocorrência seria prevista.

Dispersão e vicariância são geralmente consideradas hipóteses antagônicas (San Martin & Ronquist, 2004; Wiens & Donoghue, 2004) para explicar a história biogeográfica de um grupo. Entretanto, nenhum dos dois eventos devem ser desconsiderados *a priori* na distribuição de um grupo monofilético em particular

(Ronquist, 1997). Para entender a vicariância, é preciso entender dispersão, pois a vicariância nada mais é do que o resultado do processo que restringiu a dispersão da população ancestral. As hipóteses de dispersão são consideradas difíceis de serem falseadas (Morrone & Crisci, 1995) pelo fato da dispersão ser considerada um processo que acontece acidentalmente, no qual barreiras podem aparecer e desaparecer durante a história evolutiva e cada espécie responder de maneira diferente, dificultando a criação de um modelo que mostre toda essa dinâmica.

1.1 Padrão hierárquico x reticulado

Na maioria dos métodos de biogeografia histórica é necessário primeiramente que se definam as áreas de endemismo, que apesar de ser um conceito em discussão (Hovenkamp, 1997; Löwenberg & Carvalho, 2004), na biogeografia cladística assume-se que tais áreas foram previamente determinadas, devendo ser entendidas como unidades históricas e não apenas congruência distribucional de organismos (Harold & Mooi, 1994).

Uma hipótese da relação filogenética entre várias espécies de um táxon monofilético é expressa através dos cladogramas, sendo que para obter a relação entre as áreas de endemismo, é feita uma analogia entre táxon e área, substituindo um pelo outro nos terminais do cladograma. Os padrões são evidenciados quando há congruência no cladograma de áreas de diferentes táxons. Se cada táxon está presente em uma única área (distribuição restrita) e cada área é ocupada por um único táxon (não há simpatria entre táxons), o cladograma pode ser completamente explicado por especiações vicariantes (van Veller *et al.*, 2003). A concordância entre padrões filogenéticos e padrões de distribuição entre diferentes grupos de organismos representa o fato de que as áreas ocupadas por eles sofreram o mesmo evento geológico ou climático. Nesse caso, os táxons responderam de um mesmo modo à fragmentação das áreas.

A biogeografia entende que um táxon tem uma única história porque os caracteres que o definem não evoluem independentemente do grupo, sendo assim, podem ser representados em cladogramas divergentes e hierárquicos. Ao contrário, a história das áreas resulta em um cenário complexo. A integridade da área e a biota que a compõe, está sempre sendo ameaçada por colisão com outras áreas ou por origem e desaparecimento de barreiras ao longo do tempo, sendo estas físicas e/ou ecológicas. A história das áreas de endemismo pode, portanto, ser perdida e obscurecida por entre essa complexidade de eventos (Cracraft, 1988).

Não sendo única a história de uma determinada área, os métodos de biogeografia cladística não devem assumir que também exista um único padrão de divergência entre áreas de endemismo. Normalmente, se verificam dois ou mais padrões gerais conflitantes e isso nada mais é do que o reflexo da complexidade de relações entre as áreas. A falta de compartilhamento entre áreas resulta na escolha de todas elas, não havendo, entretanto, um único padrão que as unifique (Cracraft, 1988).

Platnick & Nelson (1978) citam a geologia composta como possível causa da incongruência entre padrões gerais, ou seja, união de diferentes fragmentos, com procedências diferentes. É possível, assim, que a biota de uma área consista de vários componentes com diferentes histórias, muitas tendo se desenvolvido de forma reticulada e não por uma única bifurcação. Hovenkamp (1997) explica que divergente seria se após a colisão entre duas áreas, elas voltassem a ser como antes da colisão, sem haver mistura da biota existente. Assim, se na realidade, a evolução das áreas ocorre de forma reticulada, não é possível explicá-la de forma hierárquica, através dos cladogramas.

1.2 Análises baseadas em padrões x eventos

Táxons com distribuição ampla, redundantes, dispersões por longas distâncias e extinções contribuem para a formação de padrões de distribuição não compartilhados. Nesse caso, as técnicas tradicionais (Análise Brooks de Parcimônia e Análise de Componentes), baseadas nos padrões estabelecidos pelos cladogramas de área, tratam as incongruências sobre como se desenvolveu a relação entre as áreas de endemismos com cenários pré estabelecidos ou premissas (San Martin & Ronquist, 2002). Explicações *a priori* modificam os dados para que haja um melhor encaixe dos táxons com distribuição ampla e simpátrica no cladograma geral de área. *A posteriori* são explicações mais parcimoniosas porque não modificam os dados, mas ao final da análise, fazem inferências sobre as possíveis causas das incongruências (Van Veller *et al.*, 2003).

Para um melhor relacionamento entre padrões e processos, outra abordagem (Ronquist & Nylin, 1990; Page, 1994) vem se desenvolvendo, na qual se postulam modelos explícitos sobre os eventos que afetaram a distribuição geográfica de um grupo de organismos. Considerando a maneira reticulada das áreas e sua biota evoluírem, Ronquist (1996) sugere o termo cenário biogeográfico, ao invés de cladograma geral de área, podendo ser formuladas hipóteses que incluam tanto dispersão quanto vicariância. Nesses modelos, os diferentes tipos de processos (vicariância, duplicação, dispersão e extinção) são identificados e recebem custos inversamente proporcionais à probabilidade de sua ocorrência. Normalmente, a vicariância e a duplicação recebem menor custo. Conseqüentemente, a história da distribuição de um táxon é inferida a partir das informações filogenéticas, mas também pelo critério da parcimônia de máximo benefício e mínimo custo. Existem vários métodos propostos que utilizam essa

abordagem: reconciliação entre árvores, análise de dispersão e vicariância (DIVA), “Jungles”, análise Bayesiana, entre outros (Crisci *et al*, 2003).

1.3 Método de reconciliação entre árvores

A análise baseada em eventos através da reconciliação entre árvores, primeiramente desenvolvido por Page (1994), tem sido normalmente usada em estudos de coevolução (organismo-gene, parasita-hospedeiro, polinizador-planta, herbívoro-planta), nos quais se busca reconstruir a história da associação através da filogenia de cada grupo. No contexto biogeográfico é ainda pouco explorado (San Martin & Ronquist, 2004), mas nesse caso, as filogenias de diferentes grupos, representando o “parasita” são reconciliadas à distribuição geográfica de acordo com os terminais de um cladograma de área ou “hospedeiro” (Figura 1). São fornecidos ao programa dados sobre a filogenia e a distribuição de cada grupo, além de discriminar as áreas que se pretende analisar. As diferentes áreas são permutadas, originando diferentes reconstruções (por exemplo, 5 áreas resultam em 105 cladogramas de área possíveis). É escolhida, entretanto, apenas a reconstrução que melhor se encaixa a cada uma das filogenias e que apresenta o menor valor na somatória de todos os custos dos eventos necessários em tal associação. A partir desse cenário, é possível obter uma lista da frequência de cada um dos eventos. A significância da associação entre a reconstrução ótima e as filogenias pode ser testada em relação ao acaso, através de permutações dos terminais da filogenia. O custo total e o número de eventos de vicariância são comparados entre a associação feita com os dados observados e com os dados aleatorizados. Considerando nível de significância igual a 0.05, caso mais de 5% dos dados aleatórios resultarem em custos menores ou mais eventos de vicariância do que os dados observados, há indicação de que não há uma causa filogenética forte, de modo

que o padrão vicariante hierárquico não pode explicar a distribuição geográfica dos dados (San Martin *et al*, 2001; San Martin & Ronquist, 2004). A significância de cada evento também pode ser testada, inferindo se há algum evento mais abundante do que esperado ao acaso. Quando se deseja testar a significância de um cladograma de área baseado em evidências geológicas, é possível permutar também as áreas. Segundo Siddall (1996), seria redundante permutar as áreas quando o cladograma de área que se deseja testar for inferido a partir da filogenia, ou seja, apenas substituindo os terminais pelas áreas.

Diferente de outras técnicas baseadas em eventos, o método de reconciliação de Ronquist, implementado pelo programa TreeFitter, permite que se escolham os valores dados aos eventos, entretanto Ronquist (2002) propôs um procedimento para selecionar o custo ótimo para cada evento. Utilizando várias combinações de custos, foi obtido um custo total que minimiza a probabilidade de que os dados permutados tenham custo menor do que os dados observados. Como resultado, o programa opera automaticamente fornecendo custo de 0.01 para vicariância e duplicação, 1.0 para extinção e 2.0 para dispersão.

A questão de como lidar com táxons com distribuição ampla ainda depende de tratamentos subjetivos, havendo três opções disponíveis: “recent”, a distribuição ampla é considerada resultado de dispersão recente, assim, apenas uma das áreas é considerada ancestral; “ancient”, a distribuição ampla é resultado de falha na resposta à vicariância e todas as áreas são consideradas ancestrais e a opção “free” que permite todas as combinações de eventos porque o terminal com distribuição ampla é considerado um táxon mal resolvido, consistindo de várias linhagens que ocorrem em diferentes áreas. San Martin *et al*. (2001) mostrou que a opção de dispersão recente força os eventos de vicariância para os nós mais internos da filogenia, otimizando a separação entre padrões

filogenéticos e padrões aleatórios. As áreas são agrupadas de acordo com clados antigos, evitando qualquer reconstrução baseada nos táxons com ampla distribuição.

Devido à ausência de bibliografia em português que aborde a metodologia baseada em eventos, a relevância desse trabalho está em instrumentalizar pesquisas brasileiras futuras.

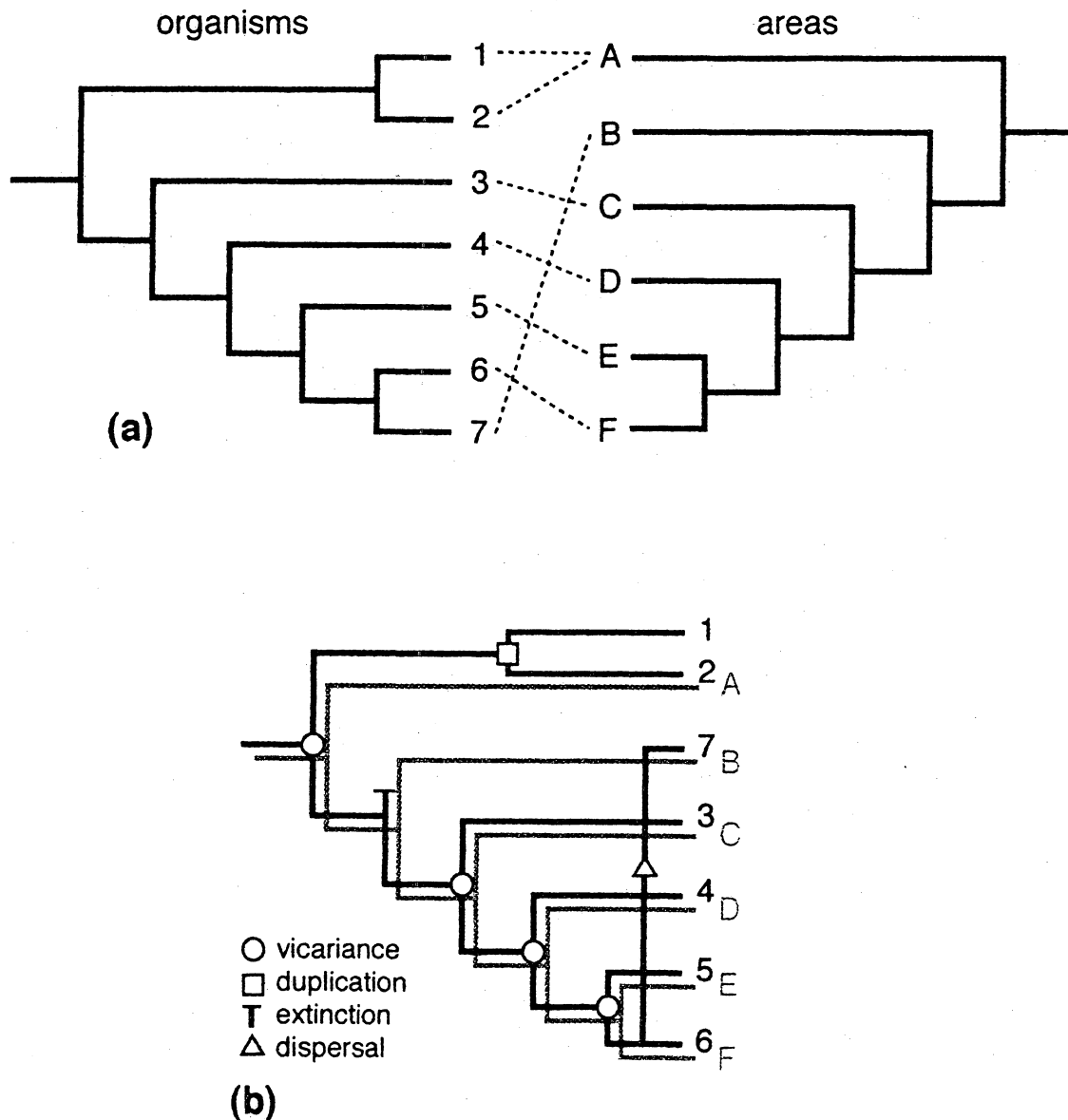


Figura 1. (a) Esquema ilustrando filogenia à esquerda, cladograma de área à direita e distribuição geográfica conectando os terminais. (b) Mesma associação mostrando os eventos: cladograma de área (sombreado), filogenia (traço escuro) e distribuição. Fonte: San Martin & Ronquist, 2004

1.4 Hipóteses biogeográficas

A região neotropical inclui a maior parte da América do Sul, incluindo o norte da Argentina, estendendo-se ao Caribe, América Central e áreas tropicais do México (Amorim, 1996).

A partir de cladogramas biológicos de área, Camargo (1996), Camargo & Moure (1996) e Camargo & Pedro (2003) utilizando gêneros de Meliponina (Hymenoptera) e Amorim & Pires (1996) utilizando gêneros de Diptera e primatas, propuseram cinco principais componentes biogeográficos: região de Chocó-CA, sudoeste da Amazônia (SWAm), norte do Amazonas (NAm), sudeste (SEAm) e Atlântico (Atl). Há, entre os quatro cladogramas de área da região neotropical propostos na literatura, diferentes interpretações quanto à relação entre as áreas (Figura 2).

Segundo a hipótese de Camargo & Pedro (2003), baseada no gênero *Partamona* (Hymenoptera), sugere-se primeira disjunção separando o componente Atl dos componentes SEAm+NAm.

Com relação às áreas de endemismo dos componentes NAm e SEAm nada está esclarecido. Amorim (1996), sugere um grande lago na Amazônia ao longo dos atuais rios Amazonas/Madeira/Mamoré no final do Cretáceo como causa da disjunção da biota desses componentes. Há, ainda, muitas distribuições replicadas entre os dois componentes, que podem ser explicadas por sucessivas quebras e fusões entre as áreas. (Amorim, 2002).

Outra disjunção, mais recente, sugerida por Camargo & Pedro (2003), separa o sudoeste da Amazônia (SWAm) juntamente com a região de Chocó-CA, de todo o norte-sudeste tropical da América do Sul, que inclui os componentes NAm, SEAm e Atl. Como causa, sugere-se que a região SWAm tenha permanecido emersa quando na transgressão dos mares de Maracaibo, provavelmente ocorrida no Mioceno Médio,

possibilitando que as espécies tenham se distribuído à oeste até a costa do Pacífico no Equador.

Entre SWAm e o componente Chocó-CA, Camargo & Pedro (2003) supõem uma disjunção trans/cisandina, possivelmente relacionada à evolução geológica dos Andes equatorianos no Plio-Pleistoceno, quando altitudes de 3.000-4.000m já podem ser consideradas barreiras à dispersão do gênero em questão.

De forma diferente, Amorim & Pires (1996) sugere que SWAm juntamente com NAm tenham se separado do componente Chocó-CA.

Ron (2000) aplicando análise de endemicidade (PAE) baseada na distribuição de vertebrados, observou um padrão geral no qual a divergência biogeográfica mais antiga ocorreu entre a biota cis (leste dos Andes) e trans (oeste dos Andes) andina, fazendo com que Chocó-CA e América Central fossem consideradas áreas irmãs. Além disso, diferencia 4 clados a leste dos Andes: porção alta da Bacia Amazônica, Guianas, Bacia Amazônica e Floresta Atlântica, os quais respectivamente corresponderiam a SWAm, NAm, NAm e Atl nas análises de Amorim & Pires (1996) e Camargo & Pedro (2003).

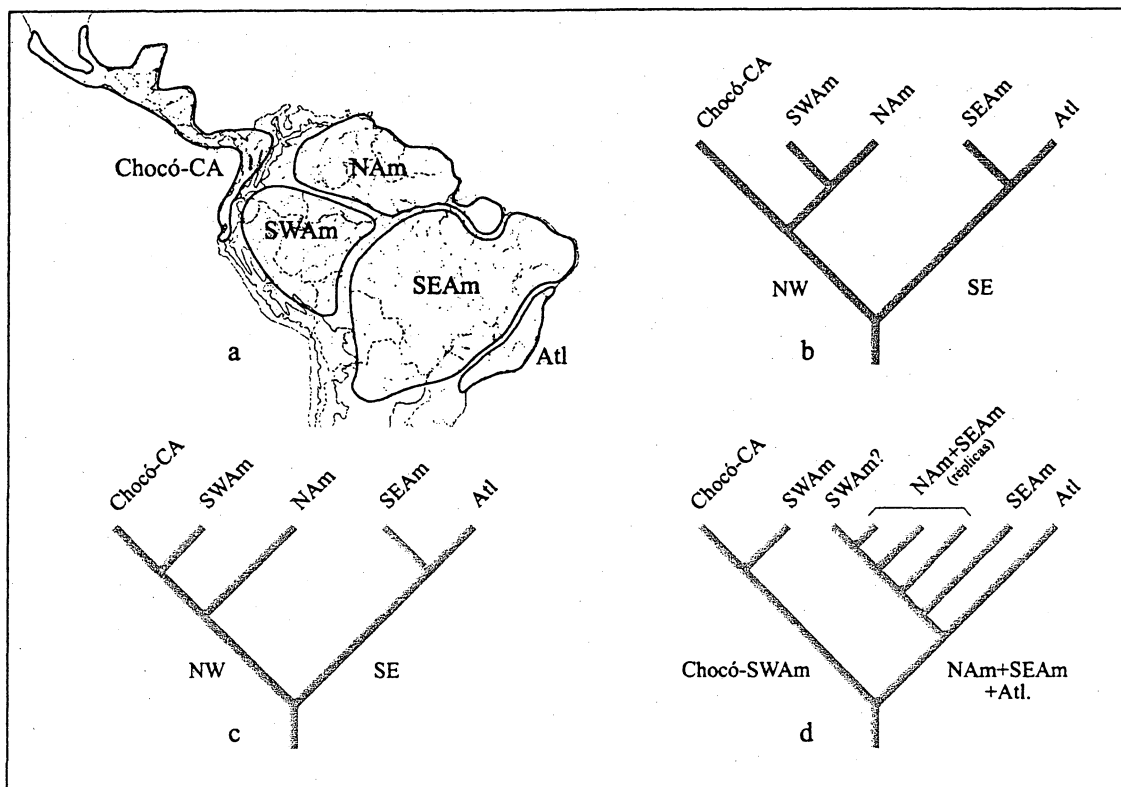


Figura 2. (a) Principais áreas de endemismo da região neotropical; Cladogramas de área para os principais componentes: (b) conforme Amorim & Pires (1996); (c) conforme Camargo (1996) e Camargo & Moure (1996); (d) conforme Camargo & Pedro (2003) utilizando *Partamona* spp.

1.5 Subtribo Meliponina

A subtribo Meliponina (Tribo Apini, Subfamília Apinae, Família Apidae), reúne as chamadas “abelhas sem ferrão”, restritas às regiões tropicais do mundo, sendo que no Brasil existem 27 gêneros e aproximadamente 192 espécies descritas (Silveira *et al.*, 2002). A existência de Meliponina, segundo o registro fóssil, é datada no Mioceno Médio nas terras no norte da América Central (Camargo & Pedro, 2003). Essas abelhas formam colônias altamente sociais, compostas por centenas de indivíduos. Os ninhos são feitos de cera e resina, algumas utilizam barro ou material vegetal. Mel e pólen são estocados em pequenos potes dentro do ninho. Geralmente tornam-se inativas em dias frios, voltando a voar assim que a temperatura aumenta (Nogueira-Neto *et al.*, 1986). A enxameagem, processo pelo qual a colônia se reproduz, envolve a saída de algumas

operárias. Ao encontrarem um local adequado para nidificarem, as demais abelhas são informadas por processos de comunicação típicos para cada espécie. Inicialmente, todo o material utilizado (cerume, resina e alimento) é retirado do ninho materno, sendo que, apenas quando o novo ninho está em condições de receber nova colônia, ocorre a migração da rainha e das outras operárias. Tal característica confere a essas abelhas baixa capacidade de dispersão. Após a migração, a rainha da nova colônia realiza o vôo nupcial, durante o qual é fecundada e algum tempo depois inicia a postura.

2.0 OBJETIVO

- Avaliar a existência de um padrão hierárquico que descreva a história biogeográfica do grupo na região Neotropical.

2.1 Objetivos Específicos

- Buscar a reconstrução das áreas que melhor explique a distribuição do grupo nas filogenias, testando estatisticamente sua significância.
- Avaliar a frequência relativa de cada evento (vicariância, duplicação, dispersão e extinção), testando estatisticamente as significâncias.
- Testar a associação das filogenias com a hipótese de áreas de Camargo & Moure (1996).
- Disponibilizar material em português sobre o programa TreeFitter.

3.0 MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Seleção dos grupos para análise

Os grupos selecionados para análise foram cinco gêneros de Meliponina (Hymenoptera): *Paratrigona* Schwarz, 1938; *Aparatrigona* Moure, 1951; *Partamona* Schwarz, 1939; *Camargoia* Moure, 1989 e *Geotrigona* Moure, 1943 cujas filogenias estão disponíveis respectivamente nos trabalhos de Camargo & Moure (1994); Camargo & Pedro (2003); Camargo (1996) e Camargo & Moure (1996).

Para a abordagem baseada em eventos, os critérios para a escolha dos grupos, segundo San Martin *et al.*, 2001, devem ser:

- a) monofilia e distribuição predominante na região de estudo, no caso, neotropical
- b) cada grupo deve estar representado em no mínimo dois componentes da área de estudo
- c) a filogenia deve incluir no mínimo 95% das espécies do grupo, compreendendo no mínimo três nós,
- d) a filogenia deve ser bem resolvida, pois tetratomias ou mais de duas tricotomias são considerados dados ambíguos e não devem ser utilizados na análise.

3.1.1. Distribuição geográfica, aspectos ecológicos e filogenéticos

- *Paratrigona/ Aparatrigona*: exclusivamente neotropical, de distribuição ampla (do México ao sul do Brasil). Camargo & Moure (1994) reconheceram 29 espécies, sendo que duas delas (*P. rinconi* e *P. permixta*) foram descritas apenas no apêndice do trabalho, não tendo sido incorporadas no estudo filogenético. No presente trabalho, a filogenia foi reformulada, utilizando as mesmas 27 espécies do trabalho original, porém foram excluídos os caracteres 10 e 16 por não serem informativos para nenhuma das espécies. Foi feita uma busca heurística pelo NONA 2.0 e a nova filogenia (Anexo 2.1) visualizada no WINCLADA 0.9.9. As

politomias foram arranjadas e assim, foram estabelecidos grupo *peltata*, grupo *haeckeli*, grupo *guatemalensis*, *Paratrigona prosopiformes*, *Paratrigona nuda*, grupo *lineata*, *Aparatrigona impunctata*, *Aparatrigona isopterophila*.

- *Geotrigona*: exclusivamente neotropical, com ampla distribuição (do sudoeste do México ao norte da Argentina). Dentre as espécies com nidificação conhecida, todas constroem ninhos subterrâneos. Camargo & Moure (1996) reconheceram 16 espécies as quais foram arranjadas em 5 grupos: *Geotrigona subterranea*, grupo *mombuca*, grupo *fulvohirta*, grupo *leucogastra*, grupo *subgrisea* (Anexo 2.2).
- *Partamona*: exclusivamente neotropical, com distribuição ampla (do México ao sul do Brasil). Ocorre em matas, cerrado, caatinga, regiões montanhosas (cordilheiras andinas e centro-americanas), chegando até mais de 2.000m de altitude. São abelhas agressivas que nidificam em uma ampla variedade de substratos, sendo que muitas espécies são termitófilas obrigatórias. Camargo & Pedro (2003) reconheceram 32 espécies as quais foram arranjadas em 7 grupos: *P. helleri*, grupo *cupira*, grupo *pearsoni*, grupo *nigrior*, grupo *testacea*, grupo *epiphytophila*, grupo *bilineata* (Anexo 2.3).
- *Camargoia*: gênero proposto recentemente no qual foram descritas 3 espécies: *C. camargoi*, *C. pilicornis*, *C. nordestina*. Constroem ninhos subterrâneos. A filogenia foi inferida segundo a discussão de Camargo (1996), na qual *C. nordestina* e *C. pilicornis* foram consideradas espécies irmãs devido ao compartilhamento de uma série de apomorfias, enquanto que *C. camargoi* é bastante divergente com relação à morfologia.

3.2. Delimitação das áreas

A delimitação das áreas de análise foi baseada segundo o cenário já proposto por Amorim & Pires (1996) e Camargo & Moure (1996), nos quais se dividiu a América do Sul em 5 componentes biogeográficos (Figura 2a).

- Chocó-CA: noroeste do Peru, oeste da Colômbia até o México
- SWAm: sudoeste da Amazônia, sendo delimitado ao norte pelo alinhamento dos rios Uaupés/ Negro, ao sul, pelos rios Madeira/Mamoré e a oeste pela cordilheira dos Andes.
- NAm: área ao norte dos rios Negro e Amazonas correspondendo ao Cráton Brasil/Guianas.
- SEAm: corresponde à área ao sul dos rios Madeira/Amazonas, incluindo todo o Brasil central e nordeste, até ao noroeste da Argentina.
- Atl: região de Floresta Atlântica, da Bahia ao Paraná.

No trabalho de revisão do gênero *Partamona*, o padrão de distribuição apresentado já estava arranjado em subáreas correspondentes aos cinco componentes propostos. No caso de *Geotrigona*, *Paratrigona/Aparatrigona* e *Camargoia* foi necessária uma busca da distribuição geográfica das espécies nos trabalhos de revisão, para posteriormente categorizá-las nos componentes em estudo. Nos casos de ocorrência em regiões limítrofes entre componentes, foi priorizado o componente mais predominante em todo o clado. Tais simplificações foram feitas para *Partamona peckolti*, *Geotrigona aequinoctialis* e *Paratrigona peltata*. Nos clados formados por

apenas uma espécie, seguiu-se estritamente os limites impostos pelos componentes (Tabela1).

Tabela 1. Distribuição geográfica das espécies de *Paratrígona* e *Aparatrígona* de acordo com os componentes Chocó-CA, NAM, SWAm, SEAm e Atl.

| ESPÉCIES | ÁREAS | DESCRIÇÃO |
|-----------------------------------|-----------|--|
| Gênero <i>Paratrígona</i> | | |
| grupo <i>peltata</i> | | |
| <i>P. pannosa</i> | NAm | Amapá (Serra do Navio), Óbidos (AM), Guiana Francesa |
| <i>P. myrmecophila</i> | SWAm | Porto Velho (RO) |
| <i>P. peltata</i> | SEAm | Prata (PA), rio Gradaús (PA), Carolina e Imperatriz (MA), Óbidos (AM) |
| <i>P. opaca</i> | Chocó-CA | México, Costa Rica, Panamá, Guatemala, Colômbia (Boyacá) |
| <i>P. catabolonota</i> | SWAm | Tefé (AM) |
| <i>P. pacifica</i> | SWAm | Colômbia ao Equador, Peru, Rio Branco (AC), Bolívia (Yungas), Pimenta Bueno (RO) |
| grupo <i>haeckell</i> | | |
| <i>P. euxanthospila</i> | NAm | Manaus (AM) |
| <i>P. femoralis</i> | NAm | Guiana Francesa |
| <i>P. onorei</i> | SWAm | Equador (rio Napo) |
| <i>P. melanaspis</i> | NAm | Manaus (AM) |
| <i>P. compsa</i> | SWAm | Tefé (AM), Rio Purus |
| <i>P. haeckeli</i> | SWAm | Peru, Pimenta Bueno (RO), Itaituba (PA), rio Tapajós |
| <i>P. ornaticeps</i> | Chocó-CA | Costa Rica e Panamá |
| <i>P. lineatifrons</i> | SWAm; NAM | rio Ipixuna, Rio Purus, rio Daraá, registro como Amazônia Central |
| grupo <i>guatemalensis</i> | | |
| <i>P. guatemalensis</i> | Chocó-CA | Guatemala, Costa Rica, sul do México |
| <i>P. anduzei</i> | Chocó-CA | Colômbia (Bogotá), Venezuela (Cordilheira de Mérida) |
| <i>P. eutaeniata</i> | Chocó-CA | Andes orientais Colombianos |
| <i>P. lophocoryphe</i> | Chocó-CA | Costa Rica, Panamá, noroeste da Colômbia |
| <i>P. prosopiformes</i> | SWAm; NAM | AC, Pimenta Bueno (RO), Fonte Boa (AM), Barcelos (AM), Bolívia (rio Meta), Peru, Equador (rio Napo) |
| <i>P. nuda</i> | SWAm | Peru (Valle de Chanchamayo), Bolívia (Beni, La Paz, Yungas) |
| grupo <i>lineata</i> | | |
| <i>P. lineata lineata</i> | SEAm | SP, Gorotire (PA), Conceição do Araguaia (PA), Balsas (MA), Fortaleza dos Nogueiras (MA), CE, PA. A oeste chega a Serra das Araras (centro oeste MT), bacia do Paraguai, Bolívia, a leste acompanha Rio São Francisco e o Espigão Mestre. Não ocorre na faixa litorânea. |
| <i>P. subnuda</i> | Atl | Sul do Brasil, desde SC até o centro da BA. Exemplares da Floresta da Tijuca, Petrópolis (RJ), Jundiá (SP) |
| <i>P. crassicornis</i> | SEAm | Mocajuba (norte do PA, ao lado do rio Tocantins) |
| <i>P. lineata glabella</i> | SEAm | do norte da Argentina à Bolívia (Cochabamba) |
| <i>P. incerta</i> | SEAm | vale do Rio São Francisco |
| Gênero <i>Aparatrígona</i> | | |
| <i>A. impunctata</i> | SWAm; NAM | AC, Tefé (AM), Pimenta Bueno (RO), Guaporé (RO), Gradaús (PA), Conceição do Araguaia (PA), Manaus (AM), AP, Guianas |
| <i>A. isopterophila</i> | Chocó-CA | Panamá, Colômbia (Boyacá) |

Tabela 2. Distribuição geográfica das espécies de *Geotrigona* de acordo com os componentes: Chocó-CA, NAm, SWAm, SEAm e Atl.

| ESPÉCIES | ÁREAS | DESCRIÇÃO |
|---------------------------------|------------|--|
| Gênero <i>Geotrigona</i> | | |
| <i>G. subterranea</i> | SEAm | Serra do Mar, da Mantiqueira até Chapada Diamantina, vale do Rio São Francisco (Cônego Marinho, MG) |
| grupo <i>mombuca</i> | | |
| <i>G. mombuca</i> | SEAm | norte de SP até o norte de TO, sul do MA e PI, a oeste conhecida até a Serra das Araras (MT), Paraguai (Cantera) |
| <i>G. argentina</i> | SEAm | norte da Argentina |
| <i>G. mattogrossensis</i> | SEAm, SWAm | região centro sul da Amazônia, baixo Tapajós, Conceição do Araguaia (PA), norte do MT, RO e Bolívia |
| <i>G. aequinoctialis</i> | SEAm | leste do PA, norte do MA, CE (Serra do Ibiapaba e Chapada do Araripe) |
| <i>G. xanthopoda</i> | SEAm | Santa Luzia (PB), a noroeste do Planalto da Borborema |
| <i>G. fulvatra</i> | SWAm | Peru (Ucayali) e Bolívia (Beni) |
| grupo <i>fulvohirta</i> | | |
| <i>G. fulvohirta</i> | SWAm | encostas andinas orientais, Amazônia boliviana, Peru, Equador, Acre |
| <i>G. fumipennis</i> | Chocó-CA | região sudoeste do Equador (cabeceras do Rio Catamayo) |
| grupo <i>leucogastra</i> | | |
| <i>G. leucogastra</i> | Chocó-CA | região sudoeste do Equador, costa do Pacífico |
| <i>G. chiriquiensis</i> | Chocó-CA | Panamá |
| <i>G. lutzi</i> | Chocó-CA | Costa Rica, Nicaragua, Guatemala, El Salvador |
| <i>G. lutzi terricola</i> | Chocó-CA | sul da Guatemala |
| <i>G. acapulconis</i> | Chocó-CA | México |
| grupo <i>subgrisea</i> | | |
| <i>G. subgrisea subgrisea</i> | Chocó-CA | Colômbia (Bogotá), Venezuela (prox. Cordilheira de Mérida) |
| <i>G. subgrisea subfulva</i> | SWAm | Tefé (AM) |
| <i>G. subgrisea kwyrakai</i> | SWAm | de RO (Pimenta Bueno) ao alto Tapajós |
| <i>G. subgrisea tellurica</i> | SWAm | parte andina oriental e pré andina no Equador, Peru e Bolívia |
| <i>G. subnigra</i> | NAm | das Guianas ao norte do AM e PA |
| <i>G. kraussi</i> | Chocó-CA | Panamá |

BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Tabela 3. Distribuição geográfica das espécies de *Partamona* e *Camargoia* de acordo com os componentes: Chocó-CA, NAM, SWAm, SEAm e Atl.

| ESPÉCIES | ÁREAS | DESCRIÇÃO |
|-----------------------------------|-----------------|---|
| Gênero <i>Partamona</i> | | |
| grupo <i>bilineata</i> | | |
| <i>P. bilineata</i> | Chocó-CA | terras baixas do México |
| <i>P. grandipennis</i> | Chocó-CA | Cordilheira de Talamanca (Costa Rica) |
| <i>P. xanthogastra</i> | Chocó-CA | Darien (Panamá) |
| <i>P. orizabaensis</i> | Chocó-CA | terras baixas do México, Nicaraguá |
| <i>P. peckolii</i> | Chocó-CA | Chocó, Imeri |
| <i>P. aequatoriana</i> | Chocó-CA | Chocó |
| <i>P. musarum</i> | Chocó-CA | Nicaraguá, Cordilheira de Talamanca (Costa Rica), Darien (Panamá), Chocó |
| grupo <i>epiphytophila</i> | | |
| <i>P. epiphytophila</i> | SWAm | rios Napo/ Inambari e Tefé (AM) |
| <i>P. yungarum</i> | SWAm | Bolívia (Yungas) |
| <i>P. subtilis</i> | SWAm | rio Inambari |
| <i>P. vitae</i> | NAm | Imeri |
| grupo <i>testacea</i> | | |
| <i>P. testacea</i> | SWAm, NAm, SEAm | rios Napo/Inambari, Tefé (AM), Guianas e Rio Negro, PA, MA, RO, MT |
| <i>P. vicina</i> | SWAm, NAm, SEAm | rios Napo/Inambari, Tefé (AM), Guianas e Rio Negro, PA, MA, RO, MT |
| <i>P. mourei</i> | NAm | Venezuela (Trinidad), Guianas e Rio Negro |
| grupo <i>nigrrior</i> | | |
| <i>P. nigrrior</i> | NAm | Venezuela (Trinidad) |
| <i>P. auripennis</i> | NAm, SEAm | Guianas, Rio Negro, Rio Tapajós |
| <i>P. combinata</i> | SEAm, SWAm | rio Inambari, Bolívia (Yungas), PA, MA, RO, MT, MG |
| grupo <i>pearsoni</i> | | |
| <i>P. ferreirai</i> | NAm | Venezuela (Trinidad), Guianas, Rio Negro |
| <i>P. pearsoni</i> | NAm | Venezuela (Trinidad), Guianas, Rio Negro, norte do PA e MA |
| <i>P. gregaria</i> | SEAm | rio Tapajós |
| <i>P. batesi</i> | SWAm | Tefé (AM) |
| <i>P. chapadicola</i> | NAm | norte do PA e MA |
| <i>P. nhambiquara</i> | SEAm | RO, MT |
| grupo <i>cupira</i> | | |
| <i>P. ailyae</i> | SWAm, NAm, SEAm | Napo/Inambari, Bolívia (Yungas), Guianas e Rio Negro, PA, MA, rio Tapajós, RO, MG |
| <i>P. sooretamae</i> | Atl | ES, BA |
| <i>P. cupira</i> | SEAm | MG |
| <i>P. mulata</i> | SEAm | MT, MS |
| <i>P. seridoensis</i> | SEAm, NAm | Alto Parnaíba (MA), CE |
| <i>P. criptica</i> | Atl | SP, RJ, ES, MG |
| <i>P. rustica</i> | SEAm | São Francisco |
| <i>P. littoralis</i> | SEAm | RN |
| <i>P. helleri</i> | Atl | RJ, ES, BA, MG, SP, PR, SC |
| Gênero <i>Camargoia</i> | | |
| <i>C. camargoi</i> | NAm | Oiapoque (AP), Manaus (AM), Guiana Francesa |
| <i>C. pilicornis</i> | SEAm | Codó (MA), sul do PA, oeste e centro do MA |
| <i>C. nordestina</i> | SEAm | sul do PI, oeste do CE, Aurora do Tocantins (TO) |

3. 3. Análises

3.3.1. Comandos básicos do programa

As análises foram feitas utilizando o programa TreeFitter versão 1.3, disponível no site www.morphbank.ebc.uu.se/treefitter. Os valores dos eventos foram mantidos segundo o “default” (0.01 para vicariância e duplicação, 1.0 para extinção e 2.0 para dispersão), bem como a opção “recent option” para o tratamento dos táxons com distribuição ampla. Outros comandos possíveis, mas não utilizados nesse trabalho, estão descritos no Anexo 1. As etapas na utilização do programa são descritas abaixo:

a) os dados foram organizados em formato NEXUS, seguindo exemplo disponível no programa (ver figura 3) Os terminais das filogenias e cada área analisada receberam códigos conforme tabela 4. A primeira linha deve começar com #NEXUS. As filogenias, denominadas de ptree, devem ser expressas de forma parentética e diferenciadas com um número ou com um nome. Logo abaixo, as áreas de distribuição (range) de cada terminal devem ser discriminadas após o sinal de dois pontos (:). Na última linha, foi informada forma de busca exaustiva e as áreas a serem analisadas, digitando search type=exhaustive hterms = “1 2 3 4 5”, dando-se espaço entre um número e outro. Ao final de cada linha, é necessário que se coloque um ponto e vírgula (;).

b) a planilha foi nomeada (melip.txt) e salva na mesma pasta do programa. Para salvar os resultados, foi digitado log file= melip.out antes de se executar a planilha.

c) a planilha foi aberta no programa digitando o comando: execute melip.txt

- d) para visualizar a reconstrução mais parcimoniosa e seu custo total foi utilizado:
show htree
- e) a frequência dos diferentes eventos em diferentes pontos da reconstrução foi obtida digitando: fit showevents=yes.
- f) a significância da reconstrução de cada evento foi testada contra 1000 permutações dos terminais da filogenia (opção: pterm), porém, mantendo-se a topologia original. O comando utilizado foi: fit perm=pterm nperm=1000
- g) o valor de significância (P) foi calculado como a porcentagem das reconstruções aleatórias que apresentassem menor custo ou maior frequência de um evento em relação à reconstrução dada pelo programa. O nível de significância utilizado foi 0.05.

3.3.2. Reconciliação das filogenias com a hipótese de áreas de Camargo & Moure (1996)

Para inserir um cladograma de área alternativo e verificar o quanto este se encaixa aos dados, uma nova planilha foi aberta contendo a hipótese de área de Camargo & Moure (1996), na forma parentética e devidamente nomeada (JMFC.txt). Após executar a planilha principal (melip.txt), foi pedido que se abrisse JMFC.txt. Para se certificar que foi inserida na memória, foi digitado list htree. Em seguida, a nova hipótese foi selecionada através do comando: select htree JMFC. Para fazer o encaixe e permutar os terminais, foi digitado o comando básico: fit perm=pterm showevents=yes nperm=1000.

3.3.3. Variação nos custos dos eventos

É possível escolher outros valores para os eventos: vicariância pode receber custos zero, negativo ou positivo, os outros três eventos podem receber valores iguais ou maiores do que zero. Nesse caso, foi escolhido que todos valeriam zero. Antes de executar a planilha, foi digitado: set ccost =0 para vicariância; set ucost=0 para duplicação; set scost=0 para extinção e set icost = 0 para dispersão.

Tabela 4. Espécies e grupos utilizados na análise e seus códigos correspondentes. As áreas de distribuição correspondem a 1= Chocó-CA; 2 =SWAm; 3=NAAm; 4=SEAm e 5=Atl .

| Terminais | Código | Distribuição |
|----------------------------|--------|--------------|
| Paratrigona | | |
| grupo <i>peltata</i> | 1 | 1 2 3 4 |
| grupo <i>haeckeli</i> | 2 | 1 2 3 |
| grupo <i>guatemalensis</i> | 3 | 1 |
| <i>P. prosopiformes</i> | 4 | 2 3 |
| <i>P. nuda</i> | 5 | 2 |
| grupo <i>lineata</i> | 6 | 4 5 |
| Aparatrigona | | |
| <i>A. impuctata</i> | 7 | 2 3 |
| <i>A. isopterophila</i> | 8 | 1 |
| Geotrigona | | |
| <i>G. subterranea</i> | 1 | 4 |
| grupo <i>mombuca</i> | 2 | 2 4 |
| grupo <i>subgrisea</i> | 3 | 1 2 3 |
| grupo <i>fulvohirta</i> | 4 | 1 2 |
| grupo <i>leucogastra</i> | 5 | 1 |
| Partamona | | |
| grupo <i>bilineata</i> | 1 | 1 |
| grupo <i>epiphytophila</i> | 2 | 2 3 |
| grupo <i>testacea</i> | 3 | 2 3 4 |
| grupo <i>nigrrior</i> | 4 | 2 3 4 |
| grupo <i>pearsoni</i> | 5 | 2 3 4 |
| grupo <i>cupira</i> | 6 | 2 3 4 5 |
| <i>P. helleri</i> | 7 | 5 |
| Camargoia | | |
| <i>C. camargoi</i> | 1 | 3 |
| <i>C. nordestina</i> | 2 | 4 |
| <i>C. pilicornis</i> | 3 | 4 |

```
#nexus
ptree paratrígona/aparatrígona (((((1,2),(3,4)),(5,6)),(7,8)));
range paratrígona/aparatrígona 1:1 2 3 4 ,2:1 2 3 ,3:1,4:2 3,5:2,6:4 5,7:2 3 ,8:1;

ptree geotrígona (((((4,5),3),2),1));
range geotrígona 1:4,2:2 4,3:1 2 3,4:1 2,5:1;

ptree partamona ((((((3,4),5),6),7),(1,2)));
range partamona 1:1,2:2 3,3:2 3 4,4:2 3 4,5:2 3 4,6:2 3 4 5,7:5;

ptree camargoia ((2,3),1);
range camargoia 1:3,2:4,3:4;

search type=exhaustive hterms="1 2 3 4 5";
```

Figura 3. Arquivo melip.txt utilizado no programa TreeFitter 1.3

4.0 RESULTADOS

O cladograma de área mais parcimonioso obtido pelo TreeFitter, aqui denominado de cladograma observado, é apresentado na figura 4. A combinação de custos utilizada resultou em uma reconstrução que se encaixa bem ao traçado das filogenias, visto que ao permutar 1000 vezes os terminais dos grupos, não se obteve nenhuma reconstrução com custo total menor. O cladograma de área de Camargo & Moure (1996), ao contrário, não se encaixou tão bem, resultando em 326 reconstruções obtidas ao acaso com custo total menor do que o observado, ou seja, mais de 5% das reconstruções. Nesse caso, a hipótese nula de que não há um padrão vicariante hierárquico explicando a distribuição geográfica é aceita.

A lista de frequência dos diferentes eventos necessários na reconstrução mais parcimoniosa está indicada na tabela 5. O valor do evento multiplicado pela frequência gera o custo do evento em um determinado ponto. O valor do evento é distribuído igualmente entre a frequência máxima e mínima. A somatória dos custos parciais em cada ponto resulta no custo total da reconstrução, que no caso foi de 4.18.

Para cada evento em diferentes nós do cladograma, existe a possibilidade de que a frequência seja diferente do aleatório, e que além disso, seja significativamente maior

ou menor que o aleatório. A ocorrência de um evento é significativa quando 95% ou mais das reconstruções aleatórias apresentarem menor frequência do evento em relação ao observado, representado por $P \leq 0.05$. A ausência também pode ser testada, sendo significativamente ausente caso mais de 95% das reconstruções não apresentarem determinado evento.

Para a reconstrução mais parcimoniosa foram necessárias duas extinções, sete duplicações, onze vicariâncias e duas dispersões. Entretanto, de acordo com as permutações feitas nos terminais das filogenias, nenhum dos eventos foram significativamente mais abundantes do que esperado ao acaso (Tabela 6). Os valores indicados na terceira (observado \geq aleatório) e quarta coluna (observado \leq aleatório) da tabela 6 são complementares e por isso, quando somados, devem resultar nas 1000 reconstruções obtidas pela permutação dos terminais das filogenias. Isso não aconteceu nos dados obtidos nesse trabalho, sinalizando que muitas das reconstruções não tiveram frequência maior nem menor ao observado, mas sim igual (Isabel SanMartin, comunicação pessoal). O programa não informa quantos eventos tiveram frequência igual ao observado, representando-os tanto na terceira coluna quanto na quarta coluna.

O único evento que pode ser considerado significativo ($p=0.08$) se refere ao nó 6, onde a frequência de vicariância no cladograma observado foi significativamente menor do que a obtida pelas reconstruções aleatórias. Nesse caso, pode-se afirmar a baixa probabilidade de ocorrência de vicariância entre Chocó-CA e NAM.

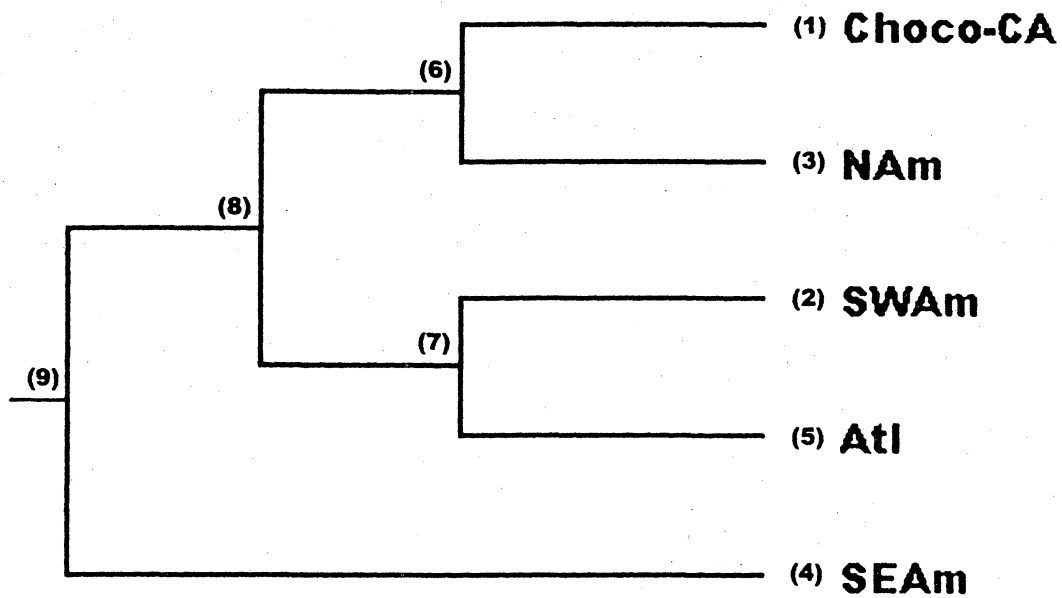


Figura 4. Reconstrução mais parcimoniosa obtida através da associação entre as filogenias e áreas de distribuição.

Tabela 5. Lista de frequência dos diferentes eventos necessários na reconstrução mais parcimoniosa

| Extinção | Frequência (min-max) |
|-------------|-----------------------|
| 2 | 1.000-1.000 |
| 6 | 1.000-1.000 |
| Duplicação | Frequência (min-max) |
| 1 | 1.000-1.000 |
| 2 | 3.000-3.000 |
| 4 | 1.000-1.000 |
| 8 | 1.000-1.000 |
| 6 | 1.000-1.000 |
| Vicariância | Frequência (min-max) |
| 8 | 3.000-3.000 |
| 6 | 5.000-5.000 |
| 9 | 1.000-1.000 |
| 7 | 2.000-2.000 |
| Dispersão | Frequência (min-max) |
| 4 → 3 | 0.000-1.000 |
| 3 → 4 | 0.000-1.000 |

Tabela 6. Frequência dos eventos em diferentes pontos do cladograma e o resultado das reconstruções obtidas ao permutar os terminais das filogenias. A terceira coluna se refere ao número de reconstruções aleatórias com menor frequência de um determinado evento em relação ao cladograma observado e a quarta coluna, ao número de reconstruções aleatórias com maior frequência do evento em relação ao observado.

| Extinção | Frequência (min-max) | observado \geq aleatório | observado \leq aleatório |
|-------------|----------------------|----------------------------|----------------------------|
| 1 | 0.000-0.000 | 781/1000 | 1000/1000 |
| 5 | 0.000-0.000 | 984/1000 | 1000/1000 |
| 2 | 1.000-1.000 | 842/1000 | 779/1000 |
| 4 | 0.000-0.000 | 989/1000 | 1000/1000 |
| 3 | 0.000-0.000 | 915/1000 | 1000/1000 |
| 6 | 1.000-1.000 | 989/1000 | 358/1000 |
| Duplicação | | | |
| 1 | 1.000-1.000 | 790/1000 | 911/1000 |
| 5 | 0.000-0.000 | 901/1000 | 1000/1000 |
| 2 | 3.000-3.000 | 930/1000 | 743/1000 |
| 4 | 1.000-1.000 | 747/1000 | 1000/1000 |
| 3 | 0.000-0.000 | 635/1000 | 1000/1000 |
| 8 | 1.000-1.000 | 949/1000 | 302/1000 |
| 6 | 1.000-1.000 | 867/1000 | 587/1000 |
| 9 | 0.000-0.000 | 989/1000 | 1000/1000 |
| 7 | 0.000-0.000 | 654/1000 | 1000/1000 |
| Vicariância | | | |
| 8 | 3.000-3.000 | 995/1000 | 203/1000 |
| 6 | 5.000-5.000 | 1000/1000 | 80/1000 |
| 9 | 1.000-1.000 | 973/1000 | 478/1000 |
| 7 | 2.000-2.000 | 917/1000 | 904/1000 |
| Dispersão | | | |
| 1 → 2 | 0.000-0.000 | 911/1000 | 1000/1000 |
| 1 → 4 | 0.000-0.000 | 819/1000 | 1000/1000 |
| 1 → 7 | 0.000-0.000 | 949/1000 | 1000/1000 |
| 5 → 1 | 0.000-0.000 | 836/1000 | 1000/1000 |
| 5 → 6 | 0.000-0.000 | 906/1000 | 1000/1000 |
| 2 → 1 | 0.000-0.000 | 976/1000 | 1000/1000 |
| 2 → 5 | 0.000-0.000 | 981/1000 | 1000/1000 |
| 4 → 1 | 0.000-0.000 | 901/1000 | 1000/1000 |
| 4 → 3 | 0.000-1.000 | 1000/1000 | 1000/1000 |
| 3 → 2 | 0.000-0.000 | 990/1000 | 1000/1000 |
| 3 → 4 | 0.000-1.000 | 1000/1000 | 1000/1000 |
| 3 → 7 | 0.000-0.000 | 972/1000 | 1000/1000 |
| 6 → 2 | 0.000-0.000 | 958/1000 | 1000/1000 |
| 6 → 4 | 0.000-0.000 | 981/1000 | 1000/1000 |
| 6 → 7 | 0.000-0.000 | 936/1000 | 1000/1000 |
| 7 → 1 | 0.000-0.000 | 994/1000 | 1000/1000 |
| 7 → 6 | 0.000-0.000 | 982/1000 | 1000/1000 |

5.0 DISCUSSÃO

A reconstrução observada entre as áreas difere das hipóteses de Amorim & Pires (1996) e de Camargo & Pedro (2003), descritas na introdução do presente trabalho.

Nas análises com aves, Prum (1988) *apud* Ron (2000) sugeriu que a área do Atlântico fosse irmã à área da Bacia Amazônica, padrão explicado pelas habilidades de dispersão dos organismos em questão. Esse padrão é semelhante ao resultado obtido nesse trabalho, no qual os componentes SWAm e Atl foram considerados áreas irmãs (Figura 4).

O cladograma observado (obtido pelo programa) se encaixou bem à filogenia, suportando um padrão hierárquico. Entretanto, como nenhum dos eventos foram significativamente mais ou menos abundantes em relação ao acaso, não foi possível distinguir se o padrão foi criado por um cenário clássico de vicariância ou por sucessivos eventos de dispersão e extinção. O pequeno número de hipóteses filogenéticas utilizadas, a baixa resolução das filogenias, além de muitos terminais com ampla distribuição, podem ter contribuído para a ausência de significância dos eventos.

As dispersões devem ser importantes, principalmente nas áreas continentais, onde os organismos teoricamente se deslocam livremente. Situações com sucessivas dispersões seguidas de extinções locais e retorno à área ancestral, criam um cenário hierárquico, o qual será percebido como vicariância. Ilustrando essa possibilidade, San Martin & Ronquist (2004), utilizando táxons de animais e plantas, mostraram que as dispersões originam padrões concordantes, ou seja, podem ocorrer entre certas áreas e em certas direções. Além disso, afirmam que as dispersões só podem ser eficientemente distinguidas de vicariância quando as filogenias são associadas a um cladograma de área geológico. A opinião majoritária, entretanto, considera que, com exceção da vicariância,

os outros processos não necessariamente formam padrões congruentes com a história geográfica de vários outros táxons (van Veller *et al.*, 2003; Morrone & Crisci, 1995).

Platnick & Nelson (1978) chamam a atenção de que não devemos esperar que apenas um padrão explique a relação entre áreas ou que a biota de uma área seja formada por apenas um padrão geral, ou seja, apenas por dispersão ou apenas por vicariância. Mesmo dentro de um grupo taxonômico, as habilidades para dispersão, tolerâncias fisiológicas e padrões de comportamento variam, criando, assim, padrões incongruentes com àquele geral do grupo. Nesse caso, a hipótese de Camargo & Pedro (2003) pode estar descrevendo a distribuição do grupo com mais fidelidade, pois permite a representação das replicações, ou seja, as repetições de áreas dentro do cladograma (ver figura 2d).

A biota, com sua multiplicidade de organismos e diferentes formas de resposta a barreiras, impõe a necessidade de se utilizar filogenias de variados táxons para se contar a história das áreas. Assim, a história biogeográfica dos Meliponina aqui hipotetizada, reflete apenas um aspecto da evolução das áreas que compõem o cenário neotropical.

Apesar de não utilizado nesse trabalho, o programa TreeFitter possibilita que sejam utilizadas hipóteses filogenéticas de diferentes grupos para encontrar padrões que possam explicar a história das áreas, podendo ser evidenciados quando há alta frequência de um evento em uma determinada área. O método de Dispersão-Vicariância (DIVA), também com enfoque nos eventos, reconstrói a história das áreas, mas utiliza apenas um grupo taxonômico e além disso, não permite testar a eficiência da associação de diferentes cladogramas de área às filogenias.

A maior importância dada aos eventos de vicariância e duplicação se justifica pelo fato de que ambos são restringidos em função da filogenia, em outras palavras, a existência desses eventos obedece a hierarquia estabelecida pela filogenia. Esses eventos são irreversíveis, pois implicam no desaparecimento do ancestral e suas futuras atuações são limitadas aos descendentes. Na dispersão e extinção, ao contrário, não há um limite filogenético imposto, pois uma população do ancestral se espalha para outras áreas ou uma parte deixa de existir localmente, mas a espécie ancestral permanece (Ronquist & Nylin, 1990). Um padrão não delimitado pela filogenia resultaria em um custo total maior devido ao maior número de dispersões e extinções. Esse foi o caso da associação com a hipótese de Camargo & Moure (1996).

A combinação de custos utilizada, segundo Ronquist (2002), diminui a chance dos dados permutados apresentarem reconstrução com custo total menor do que o observado, possibilitando detectar padrões estabelecidos pela filogenia (história). Mesmo utilizando esse artifício, caso sejam encontradas muitas reconstruções oriundas dos dados permutados com custo total menor, será um indício de que o padrão vicariante hierárquico proposto pela filogenia, não está sendo importante na explicação dessa distribuição.

A utilização de custos iguais para todos os eventos (por exemplo, zero para todos os eventos), resulta em reconstruções igualmente parcimoniosas, nesse caso, todos os 105 cladogramas são igualmente possíveis. San Martín & Ronquist (2004) comentam sobre a inviabilidade dessa escolha, pois nenhum evento pode ser associado aos nós das filogenias, ou seja, todos tornam-se igualmente possíveis.

Van Veller (2005) faz uma crítica pertinente em relação aos modelos baseados em eventos, na qual se questiona a imposição *a priori* dos custos, valorizando um ao outro e tornando o método imune a testes. Para o autor, são necessárias técnicas que

considerem padrões divergentes e reticulados, mas que não imponham custo a nenhum evento em particular.

Nas últimas décadas, a utilização de diferentes metodologias controversas entre si, sem nenhum resultado geral, criou um ceticismo quanto ao uso de filogenias para se estudar padrões biogeográficos (San Martín *et al.*, 2001). Entretanto, a credibilidade pode ser garantida, se um número maior de filogenias forem usadas e as diferentes hipóteses verificadas estatisticamente.

A abordagem baseada em eventos, ao utilizar apenas um grupo taxonômico não possibilita inferir a relação entre as áreas, porém pode ser uma tentativa para a integração entre a biogeografia histórica e a ecologia.

Os eventos que determinam a distribuição (vicariância, duplicação, extinção, dispersão) estão intimamente relacionados às características filogenéticas e intrínsecas à história do grupo; aos fatores ecológicos (extrínsecos) como disponibilidade de alimento e predação e também ao fator acaso. Vicariância é o resultado do processo que restringiu a dispersão que por sua vez, indica existência de habitats adequados e clima favorável; extinção local reflete ausência de condições favoráveis, baixa tolerância a novas condições (conservação de nicho filogenético) ou ainda, interações competitivas (Wiens & Donoghue, 2004).

Se a distribuição do grupo segue um padrão hierárquico, representado pelas filogenias, então o grupo conserva seus tipos ecológicos, falhando repetidamente em invadir novos habitats ou diferentes regimes climáticos adjacentes a sua área de distribuição. Nesse caso, a vicariância assume papel mais preponderante. Ao contrário, se a distribuição do grupo não segue o limite imposto pela filogenia, as dispersões são mais importantes e as pressões ecológicas locais, mais do que a imposição filogenética

do grupo, podem estar promovendo a diversificação e a ocupação de áreas adjacentes, indicando maior plasticidade do grupo e instabilidade ambiental.

6.0 CONCLUSÃO

De acordo com o custo total obtido pela reconstrução mais parcimoniosa, a distribuição geográfica dos gêneros de Meliponina parece seguir o padrão hierárquico descrito nas filogenias.

A ausência de significância dos eventos indica a necessidade de utilização de um número maior de filogenias.

Para um melhor esclarecimento das relações entre os componentes, deve-se buscar subáreas dentro desses grandes componentes, principalmente em NAM e SEAM, onde se verificam muitas distribuições redundantes e possíveis origens compostas.

Dentre as técnicas baseadas nos eventos, o programa TreeFitter tem uma vantagem em relação ao DIVA, pois permite a utilização de filogenias de diferentes grupos taxonômicos, o que aumenta a chance de se verificar os padrões da evolução da área e sua biota.

Além das filogenias, é importante que se conheça a biologia das espécies e suas particularidades, pois mesmo dentro de um grupo, padrões diferentes podem ser formados.

REFERÊNCIAS

- Amorim, D.S. 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. p.107. Holos, Ribeirão Preto. São Paulo.
- Amorim, D.S. & M. R. Pires. 1996. **Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation**. p. 183-219. *In*: C. E. M. Bicudo & N. A. Menezes (eds.). Biodiversity in Brazil, a first approach. São Paulo, CNPq, 326 p.
- Camargo, J. M. F. 1996 . **Meliponini neotropicais (Apinae, Apidae, Hymenoptera): biogeografia histórica**. Anais do Encontro sobre Abelhas de Ribeirão Preto, SP. Ribeirão Preto, USP, 2: 107-121.
- Camargo, J.M.F. & J. S. Moure. 1994. **Meliponinae Neotropicais: os gêneros *Paratrigona* Schwarz, 1938 e *Aparatrigona* Moure, 1951 (Hymenoptera, Apidae)**. Arquivos de Zoologia. 32 (2):33-109.
- Camargo, J. M. F. & J. S. Moure. 1996. **Meliponini neotropicais: o gênero *Geotrigona* Moure, 1943 (Apinae, Apidae, Hymenoptera), com especial referência à filogenia e biogeografia**. Arquivos de Zoologia. 33 (3): 95-161.
- Camargo , J. M. F. & S. R. M. Pedro. 2003. **Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae), bionomia e biogeografia**. Revista Brasileira de Entomologia. 47(3): 311-371.
- Cracraft, J. 1988. **Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas**. Systematic Zoology. 37:221-236.
- Crisci, J.V.; L. Katinas & P. Posadas. 2003. **Historical biogeography: an introduction**. Harvard University Press. London, England. 250p.
- Harold, A.S. & R.D. Mooi. 1994. **Areas of endemism: definition and recognition criteria**. Systematic Biology. 43: 261-266.

Hovenkamp, P. 1997. **Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis.** *Cladistics*. 13: 67-79.

Löwenberg-Neto, P. & C.J.B. de Carvalho. 2004. **Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) na delimitação de áreas de endemismos: inferências para conservação da biodiversidade.** *Natureza e Conservação* 2 (2): 58-65.

Mayr, E. 1970. **Populações, espécies e evolução.** p.274-295. Cia Editora Nacional, São Paulo.

Morrone, J.J. & J.V. Crisci. 1995. **Historical Biogeography: introduction to methods.** *Annual Review Ecological Systematic*. 26: 373-401.

Myers, A. & Giller, P. 1988. **Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions.** p. 207. Chapman and Hall, Britain.

Nogueira- Neto , P.; Imperatriz-Fonseca, V,L.; Kleinert Giovannini, A.; Viana, B.F.; Castro, M.S. 1986. **Biologia e Manejo das Abelhas sem Ferrão.** Ed. Tecnapis, São Paulo. 54p.

Page, R.D.M. 1994. **Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms and areas.** *Systematic Biology*. 43:58-77.

Ron, R. S. 2000. **Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups.** *Biological Journal of Linnean Society* . 71: 379-402.

Ronquist, F. 1997. **Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography.** *Systematic Biology*. 46: 195-203.

Ronquist, F. 2002. **Parcimony analysis of coevolving species associations.** p.22-64. *In: Page, R.D.M. Cospeciation.* Chicago University Press, Chicago.

Ronquist, F. 2005. **TreeFitter version 1.3**. Software disponível em www.morphbank.ebc.uu.se/TreeFitter > Acesso em: 2 de novembro 2005

Ronquist, F. & S. Nylin. 1990. **Process and pattern in the evolution of species associations**. Systematic Zoology. 39:323-344.

San Martin, I., Enghoff, H. & F., Ronquist. 2001. **Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in Holartic**. Biological Journal of Linnean Society . 73: 345-390.

San Martin, I. & F, Ronquist. 2002. **New solutions to old problems: widespread taxa, redundant distributions and missing areas in event-based biogeography**. Animal Biodiversity and Conservation. 25:75-93..

San Martin, I. & F., Ronquist. 2004. **Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns**. Systematic Biology. 53(2): 216-243.

Siddall, M.E. 1996. **Phylogenetic covariance probability: Confidence and historical associations**. Systematic Biology. 45:48-66.

Silveira, F.A., Melo, G.A.R., Almeida, E.A.B. 2002. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação**. p. 44-46. Composição e Arte, Belo Horizonte.

Veller, M.G.P. van. **The future of a posteriori methods**. Disponível em <http://home.hccnet.nl/m.van.veller/contents.html> > Acesso em: 31 outubro 2005

Veller, M.G.P. van ,Brooks, D.R., Zandee, M. 2003. **Cladistic and phylogenetic: the art and the science of discovery**. Journal of Biogeography, 30: 319- 329.

Wiens, J. J. & M. J. Donoghue. 2004. **Historical biogeography, ecology and species richness**. Trends in Ecology and Evolution, 19(12): 639-644.

ANEXOS

Anexo 1. Outros comandos possíveis no TreeFitter

a) `fit showreconstructions=yes`

Mostra reconstrução ótima para cada filogenia. Não foi utilizada porque ao ser executado, o programa era fechado.

b) `set mstaxa= (opção)`

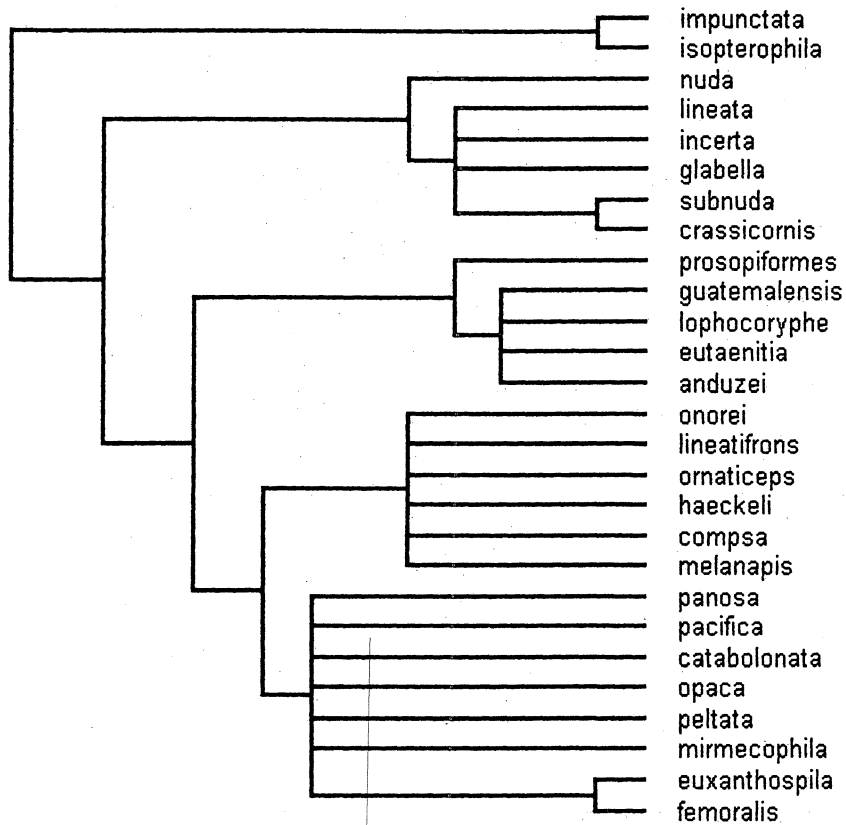
Para o tratamento dos táxons com ampla distribuição, deve-se escolher entre “recent”, “ancient” ou “free”.

c) `set cost = (opção)`

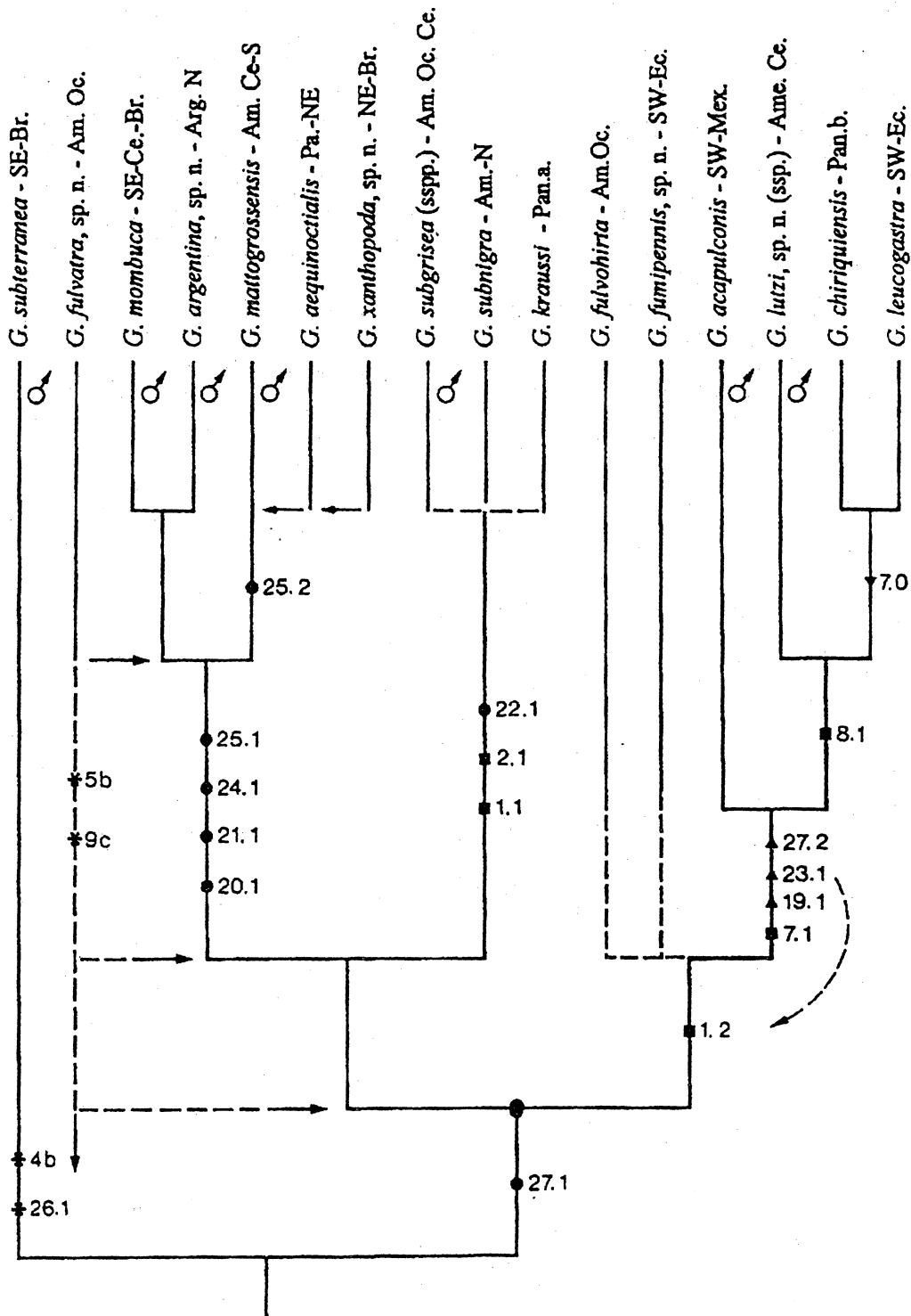
Para alterar os valores dos custos dos eventos, pode-se escolher entre MC (todos os eventos=0, com exceção da vicariância=-1); ou FITCH (vicariância e extinção=”infinito”, duplicação= 0, dispersão= 1). O valor infinito, na prática, corresponde a 10.000.

Anexo 2. Filogenias

Anexo 2.1. Filogenia dos gêneros *Paratrigona/Aparatrigona*



Anexo 2.2. Filogenia do gênero *Geotrigona*



Anexo 2.3. Filogenia do gênero *Partamona*

