UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

“Padrões ecogeográficos da coloração em formigas-feiticeiras (Hymenoptera: Mutillidae)”

Vinicius Marques Lopez

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade
de São Paulo, como parte das exigências para
obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no
Programa de Pós-Graduação em Entomologia

Ribeirão Preto - SP

(2020)

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

“Padrões ecogeográficos da coloração em formigas-feiticeiras (Hymenoptera: Mutillidae)”

Vinicius Marques Lopez

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Orientador: Dr. Rhainer Guillermo Ferreira

Ribeirão Preto - SP

(2020)

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Lopez, Vinicius Marques

Padrões ecogeográficos da coloração em formigas-feiticeiras
(Hymenoptera: Mutillidae). Ribeirão Preto, 2020.
116 p. : il. color ; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração:
Entomologia.

Orientador: Ferreira Guillermo , Rhainer.

1. Mudanças climáticas. 2. Biogeografia. 3. Comportamento
animal. 4. Macroecologia . 5. Parasitoide .

Data da Defesa: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Julgamento: _____ **Assinatura:** _____

Prof. Dr. _____

Julgamento: _____ **Assinatura:** _____

Prof. Dr. _____

Julgamento: _____ **Assinatura:** _____

“...[eu] Tô estudando prá saber ignorar
Eu tô aqui comendo para vomitar
Eu tô te explicando
Prá te confundir
Eu tô te confundindo
Prá te esclarecer
Tô iluminado
Prá poder cegar
Tô ficando cego
Prá poder guiar.”

Tom Zé e Elton Medeiros, Música: Tô,
Álbum: Estudando o Samba

*“Ou a gente chega lá ou
fica na estrada dos mais
satisfeito”*
Zé Mulato e Cassiano

Para meus sobrinhos Alfredo Gabriel,

Benício e Júlia.

Agradecimentos

Sempre achei que escrever esta parte é um desafio quase tão árduo quanto toda jornada que compreende uma dada etapa acadêmica, neste caso, a dissertação. Um filme com diversos momentos da nossa vida se passa na cabeça e, sentimentos, até então abstratos, tentam se materializar em palavras. Talvez seja aqui que temos dimensão da significância de determinadas pessoas na nossa trajetória acadêmica e pessoal. Espero que minhas palavras representem minimamente a importância de vocês.

Peço licença aos outros presentes aqui, mas gostaria de agradecer primeiramente a Renata Andrade Cavallari, secretária do Programa de Pós-Graduação em Entomologia e, também, a Vera Cassia Cicilini de Lucca, secretária do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada. Em um mar de dificuldades que enfrentamos todos os dias, vocês sempre foram um porto em nossa jornada, nos dando orientação, calma e tranquilidade. Agradeço por vocês fazerem muito além do necessário. Agradeço também pela preocupação quase materna e por tornarem meus instantes mais felizes.

Nesse sentido, também gostaria de agradecer ao meu amigo e orientador, Dr. Rhainer Guillermo Ferreira. Agradece-lo é uma tarefa muito complicada, pois você faz tanto por cada um de seus alunos. Sendo mais pragmático, obrigado por sempre tentar ser melhor e não se acomodar. Pelas conversas no laboratório, na mesa do bar ou no tatame. Por confiar no meu trabalho e me dar mais créditos que talvez eu merecesse de fato. Por me ensinar como ser um cientista melhor e por me apresentar grandes pessoas. Obrigado pela amizade, que foi um dos grandes motivos para minha permanência em São Carlos ser motivo de alegria.

À minha mãe, Cleuza Marques da Fonseca pela dedicação na minha formação como pessoa e como profissional. Já disse isso antes e torno dizer, você sempre será um exemplo de ser humano e de mãe, de como manter-se firme e superar as adversidades existentes no percurso. Ao meu pai, Alfredo Carlos Lopez Barbero, que esteve presente durante esse processo que foi meu mestrado. Obrigado por ser preocupado com minha formação. Obrigado por sempre ver e me mostrar a importância do estudo. Com exemplos, vocês sempre me mostraram como ser melhor, como continuar em pé, lutando e, principalmente me mostraram que a razão para se deixar abater é quase inexistente.

Aos meus irmãos e irmãs, Alfredo Henrique D. Lopez, Lilian Colman Amaral, Maria Ângela López Vaca, Rodrigo D. Lopez, William M. Colman. Agradeço a paciência comigo e saibam que

a amizade de vocês fez com que muitos momentos difíceis fossem alegres e divertidos. Às minhas tias e tios, primos, primas e avós. Não irei mencionar cada um pois são muitos, mas saibam que todos me incentivaram de alguma maneira, sendo incentivos verbais e/ou financeiros. Vocês sempre estiveram ao meu lado e cada linha deste trabalho também é parte de vocês. Por fim, gostaria de dizer à minha família que, mesmo eu sendo ausente em muitos momentos, vocês são meu norte moral e um motivo pessoal de grande orgulho. Sem vocês, nada disso seria possível, nem mesmo o computador no qual escrevo esse trabalho.

Falando em família, agradeço imensamente à Ana Carolina G. Vilarinho Ferreira, Davi Vilarinho Ferreira e minha querida Gigi (Giovanna Vilarinho Ferreira). Obrigado por vocês serem uma família para mim. Também gostaria de agradecer aos pais do Rhainer, Sr. Edilson Americo Ferreira e Sra. Tania Christina Nascimento por me receberem na casa de vocês e me tratarem tão bem. Prezarei sempre pela companhia e apreço de todos vocês.

Como acredito que cada vitória é também mérito dos meus mestres, agradeço ao Dr. Rogerio Silvestre, meu orientador da graduação e amigo. Agradeço por todos os incentivos durante os cinco anos de Hecolab. Imagino que não foi fácil orientar “mais uma besta” no caminho da ciência e dos himenópteros, nesse sentido, meu eterno obrigado. Agradeço também a sua família; Célia, Luna, Murilão, Maia e Gabriel, que me receberam como parte da família nos meus anos em Dourados e ainda recebem. Agradeço ao Restaurante Casa da Flor e todos seus funcionários. Todos vocês são grandes amigos e motivo quase que diário de saudade.

Meus sinceros agradecimentos aos amigos do Museu de Zoologia de São Paulo. Primeiramente, agradeço a Dra. Kelli Ramos e ao Dr. Carlos R. Brandão por proporcionarem minha visita a coleção de Mutillidae e fizeram esse trabalho possível. Agradeço também as incríveis pessoas que pude conhecer e que fizeram minha estadia no museu ser cheia de boas lembranças. Nesse sentido agradeço a Alvaro D. dos Santos, Bruno Zilberman, Camila Pereira, Francisco Eriberto de Lima, Helena Onody, Juan Pablo Botero, Monica Ulysséa, Rafael Sousa, Larissa Jerez e Tamires Andrade. Meu agradecimento a Tamires é redobrado pela dedicação na curadoria do acervo de Mutillidae e pelo companheirismo nos meus vários dias de visitante. Meu muito obrigado também para Thalita Fonseca, por me hospedar na sua casa e por todos os momentos divertidos que partilhamos e que ainda partilharemos.

Meu muito obrigado ao “mutilidólogo”, Dr. Pedro R. Bartholomay. Sempre serei grato pela constante atenção e paciência que demonstrou comigo nos meus primeiros passos estudando

Mutillidae. Agradeço também ao Dr. Kevin Williams pelos auxílios, pela constante educação e gentileza em todas nossas conversas e por aceitar participar como colaborador neste projeto. Para mim, é motivo de muito orgulho ter vocês dois como parceiros.

Agradeço a Dra. Thaína Tosta pela imensa ajuda no que se refere as análises das fotografias que compõem este trabalho. Obrigado por ser sempre tão cordial e por aceitar entrar como nossa parceira nesse projeto.

Parafraseando um amigo, agradeço aos membros da extinta pasta “Alunos do HEcoLab em Z:\\ZEUS\\HECOLAB\\”: Primo (Bhrenno Trad), Jesus (Tiago Auko), Mayr (Felipe Varussa), Baiano (Gabriel Santos Silva), Dalponti (Guilherme Dalponti) Manu (Manoel Fernando Demétrio), Vanderéco (Vander Carbonari) e Rato (Rafael Crepaldi). Meus sinceros agradecimentos a vocês que já colocaram o pé no honrado chão vermelho deste Laboratório. Aprendi e aprendo muito com todos vocês.

Aos meus amigos e colegas de LESTES, Diogo Vilela, Gabrielle Cristina Pestana, Guilherme Gonzaga, Jules Schutzer, Mariáh Polido, Paloma Pena Firme e Rodrigo Cezário. Agradeço pela coevolução diária, pelas discussões sobre ciência e pelas ajudas no que se refere a este trabalho, mas principalmente pela paciência que vocês têm comigo. Os dias com vocês são divertidos e me fazem ser uma pessoa mais lidável. Agradeço também aos membros egressos, Leonardo Samuel e Gabriela Mendes.

Agradeço aos colegas Dr. André Rodrigues De Souza e Dr. Fernando Cesar Paiva Dagosta pelas valiosas contribuições ao texto. Ao MSc. Guilherme Gonzaga pelas inúmeras ajudas na parte estatística e pelas longas conversas sobre os desdobramentos dos resultados que encontramos aqui, nesta dissertação.

Aos amigos do programa de Pós-Graduação em entomologia pela parceria e conhecimentos compartilhados. Agradeço em especial aos “caras do momento” na figura do (Prego) Lucas H. de Almeida, Renan Kobal e Patrick Souza que sempre foram bons amigos e companheiros de labuta. Seja discutindo ciência, formando parcerias ou dando risadas de qualquer coisa na mesa do bar do Marcão, eu sempre prezarei por vocês. Um obrigado especial ao Patrick Souza e ao Daniel Tirapeli que me hospedaram em diversos momentos na sua casa.

Aos amigos do Tattinho Fight Center Jiu-Jitsu. Não irei mencionar cada um, mas saibam que sem vocês, essa dissertação seria muito mais dolorosa. Todo dia, em todo treino, vocês me ensinam a ser mais calmo e pensar com clareza mediante ao desespero iminente. Agradeço especialmente

ao mestre Tattinho pelo professor e amigo incrível que é. Seus ensinamentos têm vida dentro e o fora do tatame.

Aos meus amigos do coração e boemia, Carlos Valiente, Gabriel Barbosa, Gracindo Julio, José Luis Sant'ana Filho e Rodrigo D. Lopez. Vocês fazem muita falta. Que nossa amizade sempre prospere.

Agradecemos aos naturalistas que com muita dedicação e carinho, fizeram a história da Zoologia no Brasil ser possível. Nesse sentido, agradecemos a Johann Friedrich Theodor Müller, Henry Walter Bates, Alfred Russel Wallace -foram os pioneiros no estudo da coloração animal e fundaram as bases para o fenômeno do mimetismo-, Alexandre Rodrigues Ferreira, o primeiro naturalista brasileiro e a Imperatriz D. Maria Leopoldina, grande incentivadora do progresso científico e dos estudos naturalísticos no Brasil.

Meus sinceros agradecimentos ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia pela conduta e profissionalismo, bem como a todos os excelentes professores e técnicos que o compõem. Agradeço também a CAPES pela concessão da bolsa e por se manter firme mediante as tentativas de desmonte que vem sofrendo.

Por último e não menos importante, agradeço aos funcionários da USP- Ribeirão Preto e UFSCar- São Carlos por serem membros efetivos para que a universidade e os projetos aconteçam. Seja na limpeza de uma sala ou no envio de uma correspondência, agradeço muito por vocês estarem com a gente.

Resumo

A coloração pode desempenhar múltiplas funções na vida dos animais, desde termorregulação até proteção contra danos da radiação ultravioleta, aposematismo, camuflagem e atração sexual. Porque essas características dependem da fisiologia do animal, padrões de coloração são altamente influenciados por condições ambientais em que as espécies estão inseridas, podendo assim, variar ao longo de sua distribuição. Estudos sobre as variações desses traços ao longo de diferentes gradientes geográficos são, portanto, fundamentais para a melhor compreensão dos processos ecológicos e evolutivos que moldam a coloração animal. As fêmeas de vespas Mutillidae (formigas-feiticeiras) apresentam padrões de coloração marcantes que são reconhecidos como sinais aposemáticos, formando um dos maiores anéis miméticos do Reino Animal. No entanto, as causas subjacentes à evolução desses padrões de cor permanecem incertas, uma vez que o mimetismo Mülleriano e Batesiano podem não ser as únicas forças seletivas por trás da coloração aposemática. Portanto, no presente estudo, buscamos elucidar se a coloração em formigas-feiticeiras responde a variações bioclimáticas, testando três regras ecogeográficas: a hipótese do Melanismo Térmico; a hipótese da Fotoproteção; e a regra de Gloger. Para isso, utilizamos fotografias de 511 espécimes de fêmeas de vespas Mutillidae distribuídas em 21 países e extraímos dados sobre a coloração na forma dos canais HSV. Por fim, analisamos se a variação na coloração observada é determinada por fatores bioclimáticos, considerando o sinal filogenético: temperatura, radiação solar, umidade e ambientes com baixa luminosidade. Nossos resultados foram consistentes com a hipótese da Fotoproteção e a regra de Gloger. Espécies com coloração mais escura ocuparam habitats com mais vegetação, maior umidade e radiação solar. Animais mais escuros também ocorreram em ambientes mais quentes, sugerindo que Mutillidae não responde às previsões da hipótese do Melanismo Térmico. Nossos resultados ainda sugerem que, em ambientes de floresta, formigas-feiticeiras apresentam menor saturação e heterogeneidade da cor. Já fêmeas com coloração mais avermelhada e mais heterogêneas ocuparam habitats mais abertos. Os resultados apresentados aqui, fornecem as primeiras evidências de que componentes abióticos do ambiente podem agir como filtros ecológicos e forças seletivas sobre os padrões de coloração em formigas-feiticeiras. Finalmente, sugerimos que os estudos utilizando Mutillidae como modelo para complexos miméticos levem em conta que o mimetismo pode estar também sob influência de fatores climáticos e não só de predadores.

Palavras-chave: parasitoide, mudanças climáticas, biogeografia, comportamento animal, macroecologia, Müller, Bates

Abstract

Color can play multiple roles in the lives of animals, from thermoregulation to protection against damage from ultraviolet radiation, aposematism, camouflage and sexual attraction. Because these traits depend on the physiology of the animal, color patterns are highly influenced by the environmental conditions in which the species are distributed, thus varying throughout their distribution. Studies on the variations of these features over different geographic gradients are, therefore, fundamental for a better understanding of the ecological and evolutionary processes that shape animal coloration. Females of Mutillidae wasps (velvet-ants) have striking color patterns that are recognized as aposematic signals, forming one of the largest mimetic rings in the Animal Kingdom. However, the causes underlying the evolution of these color patterns remain uncertain, since Müllerian and Batesian mimicry may not be the only selective forces behind aposematic color. Therefore, in the present study, we seek to elucidate whether coloration in velvet-ants responds to bioclimatic variations, testing three ecogeographic rules: The Thermal Melanism hypothesis; the Photoprotection hypothesis; and Gloger's rule. For this, we used photographs of 511 specimens of female Mutillidae wasps distributed in 21 countries and extracted data on the color in the form of the HSV color channels. Finally, we analyzed whether the variation in color observed is determined by bioclimatic factors, considering the phylogenetic signal: temperature, solar radiation, humidity, and environments with low light. Our results were consistent with the Photoprotection hypothesis and Gloger's rule. Species with darker coloration occupied habitats with more vegetation, higher humidity, and solar radiation. Darker animals also occurred in warmer environments, suggesting that Mutillidae do not respond to the predictions of the Thermal Melanism hypothesis. Our results also suggest that, in forest environments, velvet-ants have lower color saturation and heterogeneity. Females with more reddish and heterogeneous color occupied more open habitats. The results presented here provide the first evidence that abiotic components of the environment can act as ecological filters and selective forces on the coloration patterns in velvet-ants. Finally, we suggest that studies using Mutillidae as a model for mimetic complexes consider that mimicry may also be under the influence of climatic factors and not only predators.

Keywords: parasitoid, climate change, biogeography, animal behavior, macroecology, Müller, Bates.

Sumário

1- Introdução geral	1
1.1- Padrões ecogeográficas e aspectos ligados à coloração de Mutillidae	3
2- Material e métodos	12
2.1- Testando as Hipóteses	12
2.2- Critério de seleção dos espécimes	12
2.3- Obtenção das fotografias	13
2.4- Variáveis de coloração	14
2.5- Extração de coordenadas geográficas e variáveis climáticas	18
2.6- Árvore filogenética	20
2.7- Análise estatística	23
3- Resultados	25
4- Discussão	35
5- Referências bibliográficas	47
6- Anexos	72
6.1- Resumo geral das hipóteses que podem explicar traços ou padrões de coloração em formigas-feiticeiras (Hymenoptera: Mutillidae)	72
6.2- Lista dos espécimes de formigas-feiticeiras (Hymenoptera: Mutillidae) fotografados e utilizados nas análises da presente dissertação	74
6.3- Artigo publicado na revista Zootaxa	92
6.4- Artigo publicado na revista Acarina	93
6.5- Artigo publicado na Revista Brasileira de Entomologia	94
6.6- Artigo publicado na revista Zootaxa	96
6.7- Artigo publicado na revista Zootaxa	97
6.8- Capítulo publicado no livro Aquatic Insects: Behavior and Ecology, pela editora Springer Nature	98

Lista de figuras:

Figura 1. Ilustração das predições da versão simples da regra de Gloger, conforme as revisões de Delhey (2017, 2019a). A intensidade da cor das setas (i.e., escala de cor mais próxima ao amarelo) representa o aumento da luminosidade da cor, a qual é inversa à deposição pigmentos a base de melanina, em função do aumento da temperatura e umidade. Modelo teórico baseado em Delhey (2017).

Figura 2. Representação do esquema fotográfico utilizado para avaliar a coloração das fêmeas de Mutillidae. (A) câmera Leica MC190 HD; (B) estereomicroscópio Leica M205C; (C) anel da iluminação da fonte Zeiss CL 6000; (D) redoma interna de papel vegetal; (E) cúpula de iluminação; (F) exemplos dos espécimes fêmeas de Mutillidae fotografados e; (G) tabela para tabulação das informações das etiquetas dos espécimes.

Figura 3. Representação do modelo de cor HSV utilizado neste trabalho para avaliar a coloração das fêmeas de Mutillidae. Hue representa a tonalidade da cor; Saturation representa a Saturação e; Value representa a luminosidade da cor. . Imagem retirada da Wikipedia® e está disponível sob a licença *Creative Commons Attribution-ShareAlike*.

Figura 4. Exemplos de fotografias de Mutillidae que foram utilizadas para analisar os padrões de coloração. O lado esquerdo representa as fotografia padronizada com fundo e o lado direito, a mesma fotografia com o fundo seccionado. Vista dorsal de fêmeas de (A) *Darditilla felina* e (B) *Hoplomutilla spinosa*, destacando os tagmas do mesossoma e metassoma.

Figura 5. Representação da árvore filogenética utilizada para ponderar a existência de sinal filogenético nas análises da relação da cor de espécies de Mutillidae com variáveis bioclimáticas. As relações de parentesco foram adaptadas da proposta de Brothers & Lelej (2017).

Figura 6. A resposta da luminosidade da cor frente a dois vetores, um vetor que representa os resíduos da interação entre precipitação, biomassa da vegetação e luminosidade da cor; e outro vetor que resume os resíduos da interação entre a luminosidade da cor, a radiação solar e a

temperatura. A escala de cores representa a luminosidade da cor de 153 espécies de Mutillidae ao longo de um gradiente geográfico de fatores climáticos (v). O diagrama de dispersão coincide com o modelo teórico proposto por Delhey (2017), onde a melanização (i.e., animais mais escuros) aumenta conforme precipitação, vegetação, radiação solar e temperatura aumentam.

Figura 7. A relação entre a luminosidade da cor (V) de espécies de Mutillidae e a biomassa vegetal (a; NPP) e a radiação solar (b; UV-B). Os resultados mostram que espécies com coloração mais escura (i.e., menores valores de V) habitam principalmente habitats com baixos valores de NPP e UV-B, enquanto espécies de coloração mais clara (i.e., maiores valores de V) ocorrem em habitats mais abertos e com menor radiação solar.

Figura 8. A relação entre a tonalidade (H), saturação (S) e coeficiente de variação de H (vH) de espécies de Mutillidae e variáveis bioclimáticas. Os resultados mostram que (a) espécies com coloração mais avermelhada (i.e., menores valores de H) ocorrem em habitats mais abertos (menores valores de NPP); (b) espécies com cores mais vivas (i.e., maiores valores de S) ocorrem em habitats de floresta (maiores valores de NPP); (c) espécies com coloração mais heterogênea (maiores valores de vH) ocupam habitats de áreas abertas (menor NPP) e (d) menores temperaturas.

Figura 9. Os três grupos criados pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV de fêmeas de Mutillidae. O grupo (a) é formado por espécies com alta saturação (S, cores mais vivas), alto brilho (V, luminosidade) e baixa tonalidade (H, mais vermelhos). O grupo (b) possui valores intermediários; e o grupo (c) possui baixa luminosidade (animais mais escuros), alta tonalidade e baixa saturação.

Figura 10. Exemplos das fêmeas de vespas Mutillidae do grupo (a) criado pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV. As espécies deste grupo apresentam alta saturação (S, cores mais vivas), alto brilho (V, animais mais claros) e baixa tonalidade (H, mais vermelhos). A *Calomutilla crucigera*; B *Dasymutilla coccineohirta*; C *Dasymutilla*

bioculata; D *Pseudomethoca melanocephala*; E *Pseudomethoca brevis*; F *Pseudomethoca gounellei*; G *Pseudomethoca simillima*; H *Timulla intermissa* e; I *Timulla manni*.

Figura 11. Exemplos das fêmeas de vespas Mutillidae do grupo (b) criado pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV. As espécies deste grupo apresentam possui valores intermediários entre os canais H, S e V. A *Squamulotilla ardescens*; B *Dasylabris maura*; C *Darditilla debillis*; D *Ephuta crusa*; E *Traumatomutilla auriculata*; F *Darditilla felina*; G *Dasymutilla arachnoides*; H *Atillum bucephalum* e; I *Reedomutilla heraldica*.

Figura 12. Exemplos das fêmeas de vespas Mutillidae do grupo (c) criado pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV. As espécies deste grupo possuem baixa saturação (S, cores menos vivas), baixo brilho (V, animais mais escuros) e alta tonalidade ((H, mais próximo ao azul-violeta). A *Darditilla araxa*; B *Cephalomutilla vivata*; C *Traumatomutilla vagabunda*; D *Traumatomutilla bifurca*; E *Suarezitilla centrovittata*; F *Traumatomutilla demissa*; G *Traumatomutilla guarata*; H *Traumatomutilla caipira* e; I *Traumatomutilla juvenilis*.

Lista de tabela:

Tabela 1. Resultados dos Coeficientes de Person para explicar as variações geográficas da luminosidade (V), saturação (S) e tonalidade da cor (H) em Mutillidae. As variáveis ecológicas são: (i) radiação Ultravioleta-B (UV-B), (ii) temperatura média anual (Bio1), (iii) média diária de amplitude de temperatura (Bio2), (iv) precipitação anual (Bio12), (v) sazonalidade da precipitação (Bio15), (vi) produtividade primária líquida (NPP) e (vii) altura da copa das árvores (CH). Os valores marcados com * representam resultados significativos.

Tabela 2. Resumo dos melhores modelos de PGLS para explicar as variações geográficas da luminosidade (V), saturação (S) e tonalidade da cor (H) em Mutillidae. Os modelos completos incluíram variáveis ecológicas: (i) radiação Ultravioleta-B (UV-B), (ii) temperatura média anual (Bio1), (iii) média diária de amplitude de temperatura (Bio2), (iv) precipitação anual (Bio12), (v) sazonalidade da precipitação (Bio15), (vi) produtividade primária líquida (NPP) e (vii) altura da copa das árvores (CH). Os melhores modelos foram selecionados de acordo com o critério de Akaike (AIC). Os valores de λ próximos a 0 indicam um baixo sinal filogenético sobre os traços analisados, enquanto valores de λ próximos a 1 sugerem alto sinal filogenético.

1. Introdução

A cor em si é um magnífico fenômeno natural, sendo fonte inesgotável de inspiração para poetas, artistas, filósofos e cientistas. O estudo da coloração dos animais possui uma longa e rica história que remete há mais de 2000 anos, desde *Historia animalium* de Aristóteles (Lennox, 2001). Passando pelos primeiros biólogos evolucionistas (e.g., Wallace, 1867; Darwin, 1874), o campo sofreu sua primeira grande revolução somente no final do século XX, quando abordagens analíticas para elucidar a percepção visual em espécies não-humanas foram propostas (e.g., Vorobyev & Osorio, 1998; Endler & Mielke, 2005; Pike, 2012) e, propiciaram uma expansão do estudo da coloração em contextos ecológicos e evolutivos (Johnsen, 2012).

Na natureza, a coloração pode ser produzida por três diferentes sistemas: por reações químicas que criam bioluminescência; por estruturas que refletem parte do espectro da luz (coloração estrutural) e; por pigmentos (coloração pigmentar) que absorvem parte desse mesmo espectro (Kemp et al., 2015). Dessa forma, podemos utilizar a coloração como ferramenta para a compreensão de uma miríade de processos e fenômenos, tais como adaptações morfológicas (Stoddard & Prum, 2008), orientação visual (Kelber, 1999), determinação sexual (Pastana et al., 2017), comunicação (Guillermo-Ferreira et al., 2015; de Souza et al., 2018), sinais enganosos (e.g., Chiao et al., 2009; White et al., 2017), eventos de especiação (e.g., Chamberlain et al., 2009), mimetismo (e.g., Wilson et al., 2015), bem como suas relações com fatores ambientais abióticos (e.g., Heidrich et al., 2018).

Fatores bióticos e abióticos podem interagir de diversas formas, afetando e moldando as características de cor das espécies (Endler, 1990). Frequentemente, essas interações geram padrões fenotípicos que são expostos a múltiplas pressões de seleção, podendo muitas vezes serem

concorrentes (Cuthill et al., 2017). Por exemplo, animais ectotérmicos (maioria dos insetos) inevitavelmente interagem com os efeitos das variáveis térmicas do ambiente. Esses efeitos podem determinar inúmeros processos e reações bioquímicas vitais para os organismos (e.g., curva de desempenho térmico) pelos gradientes climáticos em que ocorrem (Colinet et al., 2015).

Para responder as perguntas adjacentes à evolução da cor nos animais podemos empregar diferentes lentes (ver revisões de Caro et al., 2017; Endler & Mappes, 2017), analisando processos ecológicos e evolutivos tanto em escalas locais (e.g., Xing et al., 2016) como em uma perspectiva macroecológica (e.g., Daylrimple et al., 2018). Nesse sentido, entender as variações da coloração animal ao longo de grandes escalas geográficas é um assunto que historicamente intriga os pesquisadores desde Wallace (1888). Porém, por conta das restrições tecnológicas e da dificuldade de se obter grandes quantidades de dados, até recentemente, a maioria das análises de coloração foram feitas em escalas restritas. Nos últimos anos, inúmeros trabalhos se empenharam em entender os padrões de coloração exibidos pelos animais em grandes escalas geográficas (Zeuss et al., 2014; Bishop et al., 2016; Heidrich et al., 2018). Esses estudos salientam como parte dos padrões fenotípicos presentes na natureza podem ser explicados através de regras ecogeográficas.

A Ecogeografia busca entender como as variações fenotípicas de populações e/ou comunidades variam ao longo de gradientes ambientais, conciliando dessa forma, múltiplas áreas da ciência (Mayr, 1956). Por exemplo, as variações na coloração corporal em táxons de um mesmo clado podem ser dirigidas por fatores como temperatura, umidade, latitude e altitude (Burt & Ichida, 2004; Cooper, 2010; Zeuss et al., 2014; Heidrich et al., 2018). Embora existam diversas regras ecogeográficas (revisado por Gaston et al., 2008), é importante salientar que no campo das Ciências Biológicas, as regras não visam uma aplicação universal. Regras biológicas foram propostas por grandes biólogos como Lamarck, Humboldt, Darwin e Haeckel, e elas devem

considerar os fatores probabilísticos envolvidos. Isto exemplifica a dificuldade em criar leis universais nas Ciências Biológicas, devido às características probabilísticas e causais dos fenômenos biológicos, sendo uma tipificação entre a Biologia em relação às Ciências Exatas (Mayr, 1996). Em suma, “*regras ecogeográficas ... são generalizações puramente empíricas que descrevem o paralelismo entre variação morfológica e características fisiogeográficas*” (Mayr, 1956). Diante do exposto, a presente dissertação tem como enfoque o estudo de regras ecogeográficas para explicar padrões de coloração em Mutillidae Latreille, 1802 (Insecta: Hymenoptera).

1.- Padrões ecogeográficos e aspectos ligados à coloração de Mutillidae

De um ponto de vista adaptacionista, as espécies possuem características intrínsecas para viver em seus ambientes, apresentando diferentes tipos de estratégias, bem como limiares fisiológicos distintos para lidar com as restrições e imposições do meio (Cuthill, 2015). Essas adaptações podem ser comportamentais e diretamente relacionadas ao microclima, o que, por sua vez, pode gerar padrões locais à medida que as espécies convergem para fenótipos adaptativos em condições ambientais similares (Hill & McGraw, 2006). Concomitantemente, em alguns casos, animais com ampla distribuição exibem estratégias de adaptação ao macroambiente. Por exemplo, estudos com formigas (Bishop et al., 2016), abelhas (Williams, 2007), libélulas (Zeuss et al., 2014), borboletas (Heidrich et al., 2018) aves e flores (Dalrymple et al., 2015) e, até mesmo em leveduras (Cordero et al., 2018), demonstram a relação entre adaptações ao ambiente térmico/climático e o gradiente latitudinal de ocorrência dessas espécies.

Ao contrário da maioria dos organismos endotérmicos, que regulam sua temperatura corporal principalmente pelo metabolismo (i.e., gasto de ATP para manter a homeostase térmica), os ectotérmicos (maioria dos insetos) dependem de outras estratégias para se termorregular (Harris et al., 2015). Por exemplo, ao procurar padrões de variação de cor intra e/ou interespecíficos, é evidente que alguns animais parecem mais escuros do que outros. Essas variações são frequentemente associadas a fatores bióticos e abióticos (Gabirot et al., 2013; Reguera et al., 2014; Xing et al., 2016; de Souza et al., 2017; Cuthill et al., 2017; Dalrymple et al., 2018; Munro et al., 2019; Lopez et al., 2019a) que regem o metabolismo de ectotérmicos. Isto é, variáveis bioclimáticas e sua variação geográfica podem afetar a coloração animal e a consequente capacidade termorregulatória (May, 1979). Nessa perspectiva, um traço interessante para se entender as relações que envolvem a ocorrência de uma espécie em um determinado ambiente são os traços de coloração a base de melanina.

A melanina é um dos pigmentos biológicos mais predominantes, ocorrendo na maioria dos organismos vivos (Eliason et al., 2013). Melaninas são polímeros heterogêneos, derivados basicamente da oxidação de fenóis (Ito et al., 2011) e a coloração se dá pela absorção seletiva de luz pelos elétrons do pigmento (Stavenga et al., 2012). Podem ser divididas em dois tipos: eumelanina (polímeros maiores e de coloração mais escura) e feomelanina (polímeros menores com coloração do laranja ao acastanhado) (Ito et al., 2011). Nos insetos, esses pigmentos podem ter inúmeras funções, como ornamentos sexuais (García et al., 2016), componente basal em vários processos relacionados ao sistema imunológico (Sugumaran, 2002), e biologia térmica (Clusella-Trullas et al., 2007), já que a melanina está ligada ao processo absorção de energia solar. Além disso, a melanina também está relacionada com a proteção contra radiação Ultravioleta-B (Gunn, 1998) e resistência a doenças (Sugumaran, 2002; Wilson et al., 2001).

A cor a base de melanina, principalmente na visão de diferentes grupos de predadores, pode apresentar um componente acromático, representado pelo brilho ou luminosidade da cor, e um componente cromático, representado pela saturação (i.e., pureza da cor) e tonalidade (i.e., comprimento de onda de maior reflectância da cor) (Vorobyev & Osorio, 1998; Endler & Mielke, 2005). É essencial compreender como a coloração baseada em melanina pode influenciar a ocorrência das espécies nos diferentes ambientes, principalmente para prever quais características poderão ter mais sucesso em cenário de mudanças climáticas globais (Huey et al., 2012). Nessa perspectiva, três hipóteses ecogeográficas podem ser utilizadas para compreender essas relações entre o componente acromático dos pigmentos melânicos e a distribuição das espécies: a hipótese do melanismo térmico (HMT, Watt, 1968; Kingsolver, 1987), a hipótese da Fotoproteção (Law et al., 2019a) e a regra de Gloger (Gloger, 1833). Do mesmo modo, as variações geográficas do componente cromático da coloração podem ser explicadas por padrões de luminosidade do ambiente (Endler, 1993).

A HMT é usualmente aplicada aos animais ectotérmicos e prevê que indivíduos com pelagem ou tegumento mais escuros são mais eficazes na conversão de radiação solar em calor (Watt, 1968). Consequentemente, animais ectotérmicos mais escuros podem absorver mais radiação solar, o que permite que esses animais elevem sua temperatura corporal em um tempo mais curto que os de coloração mais clara (Forsman, 1997). Em outras palavras, indivíduos mais claros podem ter vantagens em condições mais quentes, evitando o risco de superaquecimento do corpo, enquanto animais com padrões de coloração mais escuros são favorecidos em ambientes mais frios de forma a otimizar o metabolismo (e.g. Clusella-Trullas et al., 2008).

Uma vez que as assembleias de insetos apresentam mudanças fenotípicas em resposta ao ambiente climático, mudanças ambientais podem causar alterações na composição taxonômica das

assembleias (Pateman et al., 2012). Por exemplo, pode existir uma relação positiva entre luminosidade da cor (i.e., reflectância da coloração corporal) de lepidópteros geometrídeos e radiação solar (Heidrich et al., 2018). Em outras palavras, uma vez que assembleias de espécies possuem adaptações frente ao ambiente climático, alterações climáticas podem alterar a distribuição e/ou a preferência de habitat das espécies (Deutsch et al., 2008; Dillon et al., 2010; Pateman et al., 2012; Zeuss et al., 2014). Outros estudos também corroboram o melanismo térmico em vespas (de Souza et al., 2017), aranhas (Yang et al., 2018) e libélulas (Zeuss et al., 2014).

Assim como a hipótese do melanismo térmico, a regra de Gloger também visa estabelecer a relação entre a coloração melânica dos animais e as variações climáticas. Formalmente, a proposição de Gloger (Gloger, 1833) foi baseada em observações sobre gradientes de coloração em aves, mas só foi oficializada como uma regra por Rensch (1929) e disseminada quando traduzida do alemão para o inglês (Rensch, 1938). Desde então, resultados confusos e conflitantes utilizando-se da regra de Gloger foram publicados, muitas vezes embasados em interpretações errôneas da regra (ver revisão em Delhey, 2019a). Nesse sentido, duas versões da regra foram recentemente propostas. A primeira, a versão simples, prediz que fenótipos mais escuros tendem a ser encontrados próximos ao equador, em ambientes mais quentes e úmidos (Figura 1, Delhey, 2017, 2019a). A segunda versão, complexa, dispõe que a deposição de eumelaninas no tegumento/pelagem aumenta em função da umidade e diminui apenas nas temperaturas extremamente baixas, enquanto as feomelaninas prevalecem em regiões secas e quentes e diminuem rapidamente com baixas temperatura (Rensch, 1938; Delhey, 2019a).

Figura 1. Ilustração das previsões da versão simples da regra de Gloger, conforme as revisões de Delhey (2017, 2019a). A intensidade da cor das setas (i.e., escala de cor mais próxima ao amarelo) representa o aumento da luminosidade da cor, a qual é inversa à deposição pigmentos a base de melanina, em função do aumento da temperatura e umidade.

Padrões ecogeográficos de coloração podem ter suas bases morfo-fisiológicas sob forças seletivas locais concorrentes e corroborar previsões de ambas as regras (Gloger e HMT), dependendo do contexto ecológico e comportamental (Bishop et al., 2016). Por exemplo, a coloração da cutícula e o tamanho corporal em insetos podem apresentar relações com a temperatura e radiação Ultravioleta-B (UV-B) em diferentes habitats e latitudes (e.g., assembleias de formigas, Bishop et al., 2016). Essas relações podem tanto ser explicadas pela HMT, quanto pela regra de Gloger, uma vez que as formigas são mais claras em ambientes mais quentes, porém mais escuras em locais com altas taxas de UV-B (Bishop et al., 2016). Tendo em vista que a

radiação UV-B é altamente degradante ao DNA, os gradientes de melanização da cutícula em insetos pode ser um mecanismo de proteção (hipótese da Fotoproteção, Law et al., 2019).

A regra de Gloger tem sido utilizada para explicar padrões ecogeográficos em diversos grupos de seres vivos, como colêmbolos, formigas, borboletas, besouros, gafanhotos, libélulas e até mesmo plantas (Rapoport, 1969; Harris et al., 2012; Cuthill, 2015; Bishop et al., 2016; O'Neill et al., 2017; Pinkert et al., 2017). Após a publicação original da regra de Gloger, outros autores adicionaram novas proposições como, por exemplo, radiação UV e radiação solar (Burt, 1981; Ballare et al., 2011; Bishop et al., 2016; Delhey, 2018; Delhey, 2019b). Recentemente, apenas umidade e vegetação se mostraram relevantes em uma meta-análise feita por Delhey (2019a), cujos resultados levaram o autor a sugerir uma possível reformulação da regra de Gloger, abrangendo somente a umidade. Law et al. (2019) propõem uma hipótese alternativa, a hipótese da Fotoproteção, para explicar a relação entre o grau de melanização da cutícula e a degradação do DNA causada pela radiação solar (no caso, UV-B).

Tanto o componente acromático da cor (valor ou brilho) como o cromático (saturação e tonalidade) podem ser utilizados como sinais visuais (e.g., coloração aposemática). Esses sinais podem ser amplamente influenciados pela qualidade do espectro da luz ambiente disponível e irradiância, resultantes de gradientes ambientais (Endler, 1993). Uma vez que os sinais visuais são resultado da interação entre o espectro de refletância do emissor do sinal e a luz ambiente (Endler 1990), pode se esperar, portanto, que a cor esteja intimamente relacionada com a estrutura do habitat (e.g., disposição vertical das árvores, densidade do dossel, quantidade de biomassa e etc.), as quais podem alterar diretamente a quantidade de luz e o espectro luminoso no ambiente (Endler, 1993; Gomez & Théry, 2004). Em outras palavras, as condições de luz podem ser diferentes, dado o tipo de habitat em que a espécie vive (e.g., habitats abertos ou fechados) (Endler, 1993).

Em resumo, a coloração por pigmentos melânicos pode ter muitas funções, relacionadas tanto com a dimensão biótica quanto abiótica do nicho (veja Cuthill et al., 2017). É razoável esperar que forças de seleção agindo sobre cada uma das funções subjacentes à coloração sejam relacionadas com aspectos da história de vida de cada espécie, como as condições que cada espécie está exposta ao longo de sua distribuição. Nesse sentido, são necessários estudos que testem como os padrões de coloração das espécies se comportam, e explorem quais variáveis ambientais podem explicar esses comportamentos ao longo dos gradientes latitudinais.

Himenópteros solitários podem ser um grupo interessante para responder perguntas relacionadas à coloração, uma vez que existem espécies com diversos padrões de cores (Linsley, 1958; O'Neill, 2001; Fernández & Sharkey, 2006). Por exemplo, Mutillidae são vespas solitárias, parasitoides de estágios encapsulados de outros insetos. A linhagem é cosmopolita e monofilética, com oito subfamílias (Brothers & Lelej, 2017), portando sua maior riqueza está nas regiões tropicais e subtropicais do mundo. Apenas Mutillinae e Sphaerophthalminae ocorrem na região Neotropical, compreendendo mais de 1.500 espécies válidas para as duas subfamílias (Nonveiller et al., 1990). As fêmeas possuem copiosos mecanismos de defesa primária e secundária, como ferroada potente, estridulação, cutícula extremamente dura, mandíbulas poderosas, velocidade e agilidade na sua locomoção, além de rápida aprendizagem espacial (Schmidt & Blum, 1977; Fales et al., 1980; Starr, 1985; Deyrup, 1988; Tschuch, 1993; VanderSal et al., 2008). Devido a essa imensidade de estruturas e estratégias defensivas, as fêmeas mutilídicas receberam o título de “o inseto indestrutível” - “*the indestructible insect*” (Gall et al., 2018).

A família se destaca pelo acentuado dimorfismo sexual, onde os machos são frequentemente alados (raramente braquípteros ou ápteros) e todas as fêmeas são ápteras. Adicionalmente, o dimorfismo sexual também é refletido no tamanho corporal e padrão de cerdas

e coloração (Mickel, 1928; Deyrup & Manley, 1986). No caso das fêmeas, essa diversidade de cores é fonte de fascínio e apreciação por biólogos e não biólogos. Nos últimos anos, várias tentativas de entender a evolução dos traços de cores em Mutillidae, sendo o grupo apontado como um dos maiores complexos miméticos müllerianos do reino animal (Wilson et al., 2012; 2015 & 2018). Outros estudos sugerem que esses padrões de cores miméticos têm base em melanina (Hines et al., 2017). Entretanto, o conhecimento sobre as relações entre o fenótipo em questão e características ambientais ainda permanece incipiente.

Mesmo com essa miríade de atratividades, biólogos raramente optam por utilizar mutilídeos em pesquisas de ecologia clássica e ecologia evolutiva. Em linhas gerais, isso acontece por duas principais razões. Primeiro, muitos grupos dentro da família necessitam de pesquisas básicas, como revisões taxonômicas, para alinhar as espécies existentes em concordância com o paradigma morfológico recente (e.g., evitando o uso de caracteres de coloração), além de dados relacionados à história natural do grupo. Por exemplo, registros de hospedeiros utilizados pelas fêmeas de Mutillidae são baseados em observações de apenas 2 a 3% das espécies descritas (Brothers, 1975; 2006). Segundo, a escassez de trabalhos que elucidem as relações filogenéticas internas do grupo (principalmente espécies neotropicais) pode gerar empecilhos aos futuros estudos, uma vez que várias hipóteses que visam entender os diversos traços presentes na família necessitam de inferências filogenéticas. Consequentemente, esses obstáculos podem gerar um baixo número de trabalhos disponíveis e utilizáveis para as pesquisas evolutivas (e.g., perguntas relacionadas à coloração), e os significados desses traços ainda permanecem obscurecidos.

Os taxonomistas e sistematas trabalham arduamente nesse sentido e esses problemas estão sendo paulatinamente sanados (e.g., Bartholomay et al., 2015; 2018; 2019a & 2019b; Brothers et al., 2019; Brothers & Lelej, 2017; Lelej et al., 2016; Lopez et al., 2018 & 2019b; Cambra et al.,

2018; Williams et al., 2017; 2018; 2019a & 2019b). No entanto, é imprescindível que trabalhos utilizando mutílídeos nos diferentes campos das Ciências Biológicas sejam incentivados. Nós aqui entendemos que o aumento de interesse por grupos vilipendiados, como Mutillidae, pode estimular os biólogos a preencherem as lacunas básicas de conhecimento mais rapidamente. Nessa perspectiva, existem diversas hipóteses que podem explicar as funções subjacentes aos padrões de coloração em Mutillidae (para um resumo geral, veja Anexo 1). Finalmente, na presente dissertação, temos como objetivo testar as seguintes hipóteses:

- (i) o componente acromático da coloração melânica em fêmeas de Mutillidae segue os pressupostos da Hipótese do Melanismo Térmico, segundo a qual se espera que a luminosidade dos insetos apresente uma relação positiva com temperatura e radiação solar (Watt, 1968; Forsman, 1997);
- (ii) o componente acromático da coloração melânica em fêmeas de Mutillidae segue os pressupostos da Hipótese da Fotoproteção (Law et al., 2019), onde se espera que a luminosidade apresente uma relação negativa com a radiação solar;
- (iii) o componente acromático da coloração melânica em fêmeas de Mutillidae possui relação com as características ambientais dos domínios da regra de Gloger, na qual se espera que os valores de luminosidade dos insetos sejam negativamente relacionados com as variáveis ligadas a umidade (Produção Primária das Plantas e Precipitação anual média) e temperatura (incluindo radiação solar) (Delhey 2017);
- (iv) o componente cromático da coloração em fêmeas de Mutillidae é influenciado pela luminosidade do ambiente, de modo que habitats de floresta possuem relação

positiva com saturação (Endler, 1993), tonalidade e heterogeneidade da coloração corporal (e.g., Endler, 1992; Marchetti 1993).

2. Material e métodos

2.1 Testando as Hipóteses

Com a finalidade de testar as hipóteses; mensuramos variáveis extraídas a partir de fotografias dos espécimes. Utilizamos o sistema HSV, onde (*H*) é representa a tonalidade, (*S*) saturação e (*V*) a intensidade/luminosidade da cor. A intensidade/luminosidade (canal *V* do sistema HSV) da coloração foi relacionada a características ambientais do ponto de coleta do indivíduo analisado, com a finalidade de testar as hipóteses (i), (ii) e (iii). Para testar a hipótese (iv), realizamos os mesmos procedimentos, porém utilizamos os canais *H* e *S*, além disso, utilizamos a variância do canal *H* (*vH*) para avaliar a heterogeneidade da coloração do animal. Diante do exposto, esclarecemos a metodologia utilizada a seguir.

2.2 Critério de seleção dos espécimes

As espécies utilizadas neste estudo foram provenientes da coleção entomológica do Museu de Zoologia de São Paulo (MZSP) (veja a lista completa das espécies no Anexo 2). A coleção do MZSP foi escolhida por seu ótimo estado de curadoria e séries numerosas de indivíduos coletados em um mesmo lugar, algo essencial para abarcar variações intraespecíficas. Nesse sentido, seguimos alguns critérios na seleção das espécies e espécimes utilizados nas análises, como: (1) somente fêmeas de espécies com hábitos diurnos foram fotografadas, já que, em geral, espécies diurnas e noturnas estão expostas a condições ambientais distintas, podendo favorecer tipos de

colorações diferentes (e.g., Clusella-Trullas et al., 2007). Além disso, ainda não está claro como as variáveis bioclimáticas interagem com as espécies de Mutillidae com hábitos diurnos e noturnos, nesse sentido, optamos por padronizar as análises com espécies diurnas uma vez que o número de amostras disponíveis é maior (2) quando possível, prezamos por espécimes em bom estado de conservação e identificados por especialistas; (3) fotografamos espécimes ao longo da distribuição geográfica da espécie (e.g., *Leucospilomutilla cerbera* teve treze espécimes fotografados, distribuídos em onze localidades de oito estados brasileiros); (4) quando possível, até três espécimes de uma mesma localidade foram fotografados para abarcar possíveis variações locais; (4) utilizamos somente fêmeas, uma vez que fêmeas de Mutillidae possuem grandes variações de coloração, ou contrários dos machos que, em geral, não possuem colorações diversificadas (Deyrup, 1988) e; (5) as subespécies foram fotografadas, porém tratadas como espécies.

2.3 Obtenção das fotografias

Todas as fotografias foram obtidas de forma padronizada, com o mesmo equipamento, mesmas configurações de operação e mesma região do corpo fotografada. Utilizamos um estereomicroscópio Leica M205C com câmera Leica MC190 HD e fonte de iluminação Zeiss CL 6000 regulada na potência de 82%, bem como uma cúpula de iluminação (adaptada de Kawada & Buffington, 2016) com redoma interna de papel vegetal. Tanto a cúpula quanto a redoma tem função de homogenizar a iluminação e evitar luz direta sobre o objeto (Figura 2). Para evitar a perda de informações, padronizamos as configurações de operação da câmera de forma que nenhuma foto apresentasse pixels sobresaturados. Todos os espécimes foram fotografados visando

ao máximo o habitus dorsal, uma vez que, em alguns casos, a posição do alfinete entomológico poderia prejudicar a amostragem fotográfica.

Figura 2. Representação do esquema fotográfico utilizado para avaliar a coloração das fêmeas de Mutillidae. (A) câmera Leica MC190 HD; (B) estereomicroscópio Leica M205C; (C) anél da iluminação da fonte Zeiss CL 6000; (D) redoma interna de papel vegetal; (E) cúpula de iluminação; (F) exemplos dos espécimes fêmeas de Mutillidae fotografados e; (G) tabela para tabulação das informações das etiquetas dos espécimes.

2.4 Variáveis de coloração

Diversas são as técnicas e metodologias para a análise da coloração animal a partir de fotografias (Zeuss et al., 2014; Xing et al., 2016, 2018; Heidrich et al., 2018). Aqui, buscamos desenvolver uma análise baseada nas medidas propostas por Endler (1990, 1992, 1993, 1999) em linguagem MATLAB®. Para isso, fotografias de várias espécies foram analisadas para a extração da intensidade da coloração. A intensidade da cor ou “*Colour lightness*” (Endler, 1990) é basicamente a quantidade de luz refletida pelo objeto, determinando se, em condições de

iluminação semelhantes, um objeto parece ser mais claro ou mais escuro do que outros. Inicialmente, a análise das imagens demandou a aplicação de uma operação de normalização da iluminação. Dessa forma, variações das intensidades da iluminação foram corrigidas para obter menor influência sobre as métricas de cores a serem extraídas nas etapas seguintes (Schweiger & Beierkuhnlein, 2016). Para isso, os canais RGB das imagens foram convertidos para o modelo de cores CIE Lab (Endler, 1990). Esse modelo é composto por um canal de luminosidade (L) e dois canais de cromaticidade (a e b) (Pakhira Malay, 2011). Por representar as propriedades de iluminação das imagens, a correção de iluminação utilizou o canal L do modelo CIE Lab. Nessa correção, os pixels das regiões de fundo, exemplificados em cor branca pela Figura 3, foram desconsiderados, utilizando apenas os pixels que representam as espécies analisadas. Com a seleção dos pixels dos espécimes, os valores máximos do canal L foram substituídos pelo valor 100, correspondente ao máximo valor possível desse canal. De forma proporcional, todas as intensidades do canal L foram modificadas de acordo com o novo valor máximo utilizado. Após essas correções, o canal L foi concatenado aos canais a e b , e novamente convertidos para o modelo RGB.

Os pixels obtidos após a correção de iluminação foram então convertidos para o modelo de cores HSV (e.g., Schweiger & Beierkuhnlein, 2016; Bishop et al., 2016). Este modelo usa três parâmetros de cores: tonalidade (H), saturação (S) e valor (V). A tonalidade representa o comprimento de onda dominante (semelhante às cores percebidas, ou seja: vermelho, amarelo, azul e outras), a saturação indica a quantidade de cor branca adicionada ao matiz (ou seja, maiores adições de branco reduzem a saturação da cor) e o valor corresponde à luminância do pixel analisado, mostrando a claridade ou escuridão de uma cor (Azevedo & Conci, 2003) (Figura 3). . O modelo de cor alternativo é o modelo RGB, representado pelo sistema de coordenadas

cartesianas tridimensionais por três valores vermelho, verde e azul (cores primárias), entretanto o componente de cromaticidade e luminância são mistos no modelo RGB, sendo mais indicado o uso do modelo HSV para análise de cores e algoritmo de segmentação baseado em cores (Loesdau et al., 2014). A conversão dos pixels RGB para esse modelo de cores é definido pelas equações a seguir, onde $X = \min(R, G, B)$ (Smith, 1978):

$$V = \max(R, G, B),$$

$$S = \frac{V - X}{V},$$

$$r = \frac{V - R}{V - X},$$

$$g = \frac{V - G}{V - X},$$

$$b = \frac{V - B}{V - X},$$

*Se $R = V$ então $H = (se\ G = X\ então\ 5 + b, caso\ contrário\ 1 - g),$
 Se $G = V$ então $H = (se\ B = X\ então\ 1 + r, caso\ contrário\ 3 - b),$
 caso contrário $H = (se\ R = X\ então\ 3 + g, caso\ contrário\ 5 - r),$*

$$H = \frac{H}{6}.$$

Figura 3. Representação do modelo de cor HSV utilizado neste trabalho para avaliar a coloração das fêmeas de Mutillidae. Hue representa a tonalidade da cor; Saturation representa a Saturação e; Value representa a luminosidade da cor. Imagem retirada da Wikipedia® e está disponível sob a licença *Creative Commons Attribution-ShareAlike*.

Após essa conversão, foram extraídas medidas de média, desvio padrão, mediana e coeficiente de variação (desvio padrão dividido pela média) de cada canal de cores do modelo HSV. Essas etapas relacionadas à análise das fotos foram realizadas em linguagem MATLAB®. Como em alguns casos o espécime era maior que a área de trabalho da câmera ou alguma parte do corpo estava em ângulo desfavorável, optamos por tirar duas fotografias. Nesses casos, utilizamos sempre o mesossoma e metassoma para padronização (veja Figura 4). Para correção de todas as amostras fotográficas se seleção das áreas de interesse no corpo do animal (Figura 4), utilizou-se a opção *Eraser Tool*, no programa Adobe Photoshop CS5. Adicionalmente, realizou-se um teste

para verificar a replicabilidade dos seccionamentos de fundo ($p < 0,001$ e $R^2 \text{ Aj.} = 0,9$ para os canais H , S e V).

Figura 4. Exemplos de fotografias de Mutillidae que foram utilizadas para analisar os padrões de coloração. O lado esquerdo representa as fotografia padronizada com fundo e o lado direito, a mesma fotografia com o fundo seccionado. Vista dorsal de fêmeas de (A) *Darditilla felina* e (B) *Hoplomutilla spinosa*, destacando os tagmas do mesossoma e metassoma.

2.5 Extração de coordenadas geográficas e variáveis climáticas

Para obter os dados de distribuição das espécies utilizadas neste trabalho, uma planilha com as informações das etiquetas foi confeccionada com um código dado à fotografia referente ao espécime. Posteriormente, todos os pontos foram plotados no software Google Earth para padronização dos Datum e exportados em formato *.kmz*. Confeccionamos um mapa de ocorrência

das espécies no programa QGIS 2.18.23 (QGIS Development Team 2016), utilizando os arquivos *kmz* e envelopes climáticos (veja mais adiante). Todas as informações climáticas são referentes a um buffer de 11km de diâmetro ao redor do ponto de ocorrência do espécime (*point-radius method*, Wieczorek et al., 2004). Adotamos esse método por ser mais adequado para análises de espécimes de museu (Newbold, 2010) devido a incertezas quanto à localização exata de alguns espécimes, cujas etiquetas são antigas e carecem de coordenadas geográficas (Wieczorek et al., 2004). Esse método é amplamente utilizado em análises de distribuição espacial de espécies, onde buffers de em torno de 10km não apresentam distorções nos dados (Fernandez et al., 2009). Nesses casos, padronizamos a posição do ponto na área não-urbanizada mais próxima do centróide da localização, julgando as restrições ambientais dos hospedeiros (Wieczorek et al., 2004) .

Utilizando-se do software QGIS, utilizamos as coordenadas de ocorrência dos espécimes para extrair valores das variáveis climáticas. Os envelopes climáticos utilizados foram obtidos do WorldClim 2 (Fick & Hijmans, 2017), incluindo 19 variáveis bioclimáticas e a radiação solar (disponíveis em <http://www.worldclim.org/current>) e variáveis de UV-B (disponíveis em <https://www.ufz.de/gluv/index.php?en=32435>). Os envelopes relacionados com a vegetação utilizados foram o GLAS LiDAR-derived Global Estimates of Forest Canopy Height, 2004-2008 (CH, Healey et al. 2012), o qual inclui estimativas globais da altura da vegetação, e o Net Primary Production (NPP), o qual inclui a produtividade primária líquida em kg C/m² (Zhao et al., 2005), uma vez que ambos correspondem a estimativas de biomassa vegetal. Para evitar colinearidade entre as variáveis durante as análises, transformamos as variáveis bioclimáticas em log e conduzimos uma análise de Componentes Principais (PCA). As relações entre variáveis com coeficiente de correlação maiores do que 0,8 foram consideradas colineares (Allison, 1999).

Dentre os conjunto de variáveis que a PCA apontou como colineares, selecionamos as que julgamos serem relacionadas às predições das nossas hipóteses, ponderando também a biologia do táxon modelo (Dormann et al., 2013). As variáveis selecionadas foram: *Annual Mean Temperature* (Temperatura média anual, Bio1); *Mean Diurnal Range (Mean of monthly (maxtemp - mintemp))* (Média diária de amplitude de temperatura, Bio2); *Annual Precipitation* (Precipitação anual, Bio12); *Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)* (Sazonalidade da precipitação, Bio15); *solar radiation* (Radiação solar, sRad); UV-B1 (Média anual, de radiação Ultravioleta-B); CH (altura da vegetação) e *Net Primary Production* (Produção Primária Líquida, NPP). Para testar a hipótese (i), utilizamos as variáveis relacionadas com a temperatura (Bio1); para hipótese (ii), utilizamos a radiação ultravioleta B (UV-B). Para a hipótese (iii), utilizamos as variáveis relacionadas com umidade, radiação e temperatura (Bio1, Bio2, Bio12, Bio15, UV-B, altura da vegetação e NPP), e para testar a hipótese (iv) utilizamos as variáveis que podem indicar a luminosidade do habitat (altura da vegetação e NPP). Radiação solar e latitude foram posteriormente excluídas de todas as análises, por serem intimamente relacionadas (e.g., Delhey, 2019a).

2.6. Árvore filogenética

Uma problemática comum em estudos comparativos é a inércia filogenética que gera efeitos estatísticos ao analisar características filogeneticamente correlatas (Felsenstein, 1985; Huey et al., 2019). A única filogenia proposta para mutilídeos utilizando métodos de análises moleculares (para o gênero *Dasymutilla*), sugere que os padrões de cores compartilhados são distribuídos aleatoriamente na filogenia do gênero (veja Figura 3 em Wilson et al., 2012). Entretanto, como estudos que comprovem essa tendência para toda a família são inexistentes, optamos por realizar uma análise com correção filogenética. Para isso, construímos uma “filogenia

taxonômica” (Grafen, 1989) editada com base na proposta de Brothers & Lelej (2017) que sugere as relações entre os gêneros de Mutillidae. Como a relação interna dos gêneros é ausente para a grande maioria das espécies do nosso conjunto de dados, assumimos a hipótese que todas as espécies estão em politomia dentro do gênero (Figura 5).

Comumente, os métodos comparativos de análises filogenéticas necessitam de topologia com comprimentos de ramos proporcionais à variação esperada para a evolução dos traços analisados. Entretanto, essas informações são praticamente inexistentes para Mutillidae. Uma vez que uma única linhagem possui tais dados (*Dasymutilla*), viabilizar uma análise com comprimentos de ramos com base em informações disponíveis nas bases de dados exigiria a eliminação de todas as outras linhagens do nosso conjunto de dados. Na ausência de informações filogenéticas completas, filogenias com topologias não resolvidas são uma saída (Symonds, 2002). Nesse sentido, optamos pelo método de escolha de comprimentos de ramos arbitrários mais adequados, como proposto por Garland et al. (1992) (veja a seção *Análise estatística*). Atribuímos o comprimento de ramos seguindo os seguintes métodos: (1) todos iguais a um, (2) Pagel, (3) Grafene (4) Nee (Grafen, 1989; Pagel, 1992). A árvore foi editada utilizando-se o software Mesquite 3.6 (Maddison & Maddison 2019), com a ferramenta *move branch* e *collapse branch*.

As relações de parentesco foram adaptadas da proposta de Brothers & Lelej (2017).

2.7 Análise estatística

Antes das análises estatísticas, os valores de todas as variáveis medidas por indivíduo ($N = 511$) foram transformados em média para cada espécie ($N = 153$) utilizando o comando *sapply* no ambiente R (R Core Team, 2017). Essa transformação foi necessária para controlar medidas repetidas em espécies que possuíam mais de um indivíduo analisado, principalmente para as análises filogenéticas (e.g. Garamszegi, 2014; Bürkner, 2017).

Para analisar se os padrões de coloração em Mutillidae seguem as regras ecogeográficas do Melanismo Térmico (i.e. a relação negativa entre a taxa de melanização e variáveis climáticas como temperatura), da Fotoproteção (i.e., a relação positiva entre a radiação UV-B e a melanização) e a regra de Gloger (i.e. a relação entre a taxa de melanização e variáveis climáticas como UV-B e Umidade), testes de correlação de Pearson foram feitos analisando-se a relação entre a variável V (luminosidade) e as variáveis bioclimáticas (Bio1, Bio2, Bio12, Bio15 e UV-B). O coeficiente de Pearson também foi utilizado para a hipótese (iv), ou seja, a relação entre biomassa vegetal (NPP e CH) e a tonalidade da cor (H), coeficiente de variância da cor (vH), e saturação da cor (S) (e.g., Dalrymple et al., 2018). Os resultados dessas análises tiveram o limiar de significância ($\alpha = 0,05$) corrigido com correção de Bonferroni ($\alpha = 0,0045$).

Para analisar a contribuição das variáveis para um modelo geral, considerando os dados obtidos sob o sistema HSV como coloração, as variáveis bioclimáticas e o sinal filogenético, construímos modelos de *Phylogenetic Generalized Least Squares* (PGLS) utilizando os pacotes *phytools* (Revell & Revell, 2019) e *caper* (Orme et al. 2013) no ambiente R. Essa análise foi feita para contabilizar efeitos filogenéticos que podem confundir variações nos traços analisados e para identificar as variáveis que mais contribuem para os componentes H , S e V . Recomenda-se que

análises PGLS sejam usadas em casos semelhantes ao aqui tratado (Grafen, 1989), por serem suficientemente robustas ao considerar erros na topologia e comprimento de ramos (Stone, 2011). Para selecionar a árvore mais adequada (neste caso, Pagel) para o modelo, utilizou-se o método proposto por Garland et al. (1992), plotando-se as topologias, o comprimento dos ramos e diagnósticos de contrastes independentes com o pacote PDAP: PDTREE (Midford, et al., 2010) no Mesquite. A árvore teve o comprimento de ramos randomicamente ajustado, como previsto para a análise, utilizando-se o comando *multi2di* do pacote *ape* (Paradis, et al., 2019) no ambiente R. A análise PGLS produz o parâmetro λ , o qual representa a influência da filogenia na acumulação de mudanças ao longo dos ramos através do tempo. Neste sentido, valores de λ próximos a 0 indicam um baixo sinal filogenético sobre os traços analisados (i.e., árvore em formato de estrela, *star-shaped tree*), enquanto valores de λ próximos a 1 sugerem alto sinal filogenético, reconhecido como um modelo de Movimento Browniano (Pagel, 1999; Freckleton et al., 2002; veja também Clusella-Trullas et al., 2008).

O pacote *caper* também foi utilizado para calcular o Critério de Informação de Akaike (AIC) para cada modelo computado. O modelo com menor valor de AIC ($\Delta AIC = 0$) é representativo do conjunto de variáveis preditoras com melhor suporte estatístico (Freckleton 2009). Uma vez que o conjunto de variáveis preditoras é amplo, a seleção dos melhores modelos pressupõe a comparação de distintos modelos alternativos (Freckleton, 2009). Portanto, realizamos a permutação de todos os modelos possíveis e a seleção dos modelos com menor AIC utilizando o pacote *MuMin* (Barton & Barton, 2019) no ambiente R. Do mesmo modo, a fim de controlar as incertezas no comprimento dos ramos, é recomendado que modelos alternativos sejam construídos utilizando-se de alteração de parâmetros como o λ (Pagel, 1999; Freckleton, 2002; 2009). Portanto, três modelos alternativos foram construídos considerando-se $\lambda=0$, $\lambda=1$ e o λ resultante de uma

análise PGLS com o método de máxima verossimilhança. Os modelos foram construídos considerando-se H, S e V como variáveis dependentes e Bio1, Bio2, Bio12, Bio15, UV-B, NPP e CH como variáveis preditoras contínuas. Para fins de classificação das espécies de acordo com sua coloração nos canais HSV, uma análise de cluster k-médias foi realizada para a construção de três grupos. Todas as análises foram feitas em ambiente R.

3. Resultados

Houve relação significativa entre a luminosidade da cor e UV-B (Pearson $r = -0,543$; $p < 0,001$), temperatura média anual (Bio1) (Pearson $r = -0,55$; $p < 0,001$), precipitação média anual (Bio12) (Pearson $r = -0,278$; $p = 0,001$), e sazonalidade da precipitação (Bio15) (Pearson $r = -0,177$; $p = 0,029$) (Tabela 1). Não houve relação significativa entre luminosidade e amplitude média diária de temperatura (Bio2) (Pearson $r = -0,49$; $p = 0,546$) (Tabela 1).

A produtividade primária das plantas (NPP) mostrou relação significativa com tonalidade da cor (Pearson $r = 0,368$; $p < 0,001$), variância da tonalidade (Pearson $r = -0,238$; $p = 0,003$) e a saturação da cor (Pearson $r = -0,286$; $p < 0,001$) (Tabela 1). Esses resultados significam que, em florestas escuras, a coloração dos animais é mais homogênea do que em habitats abertos. Do mesmo modo, em habitats abertos, os animais apresentam uma coloração mais avermelhada. A altura da copa das árvores não apresentou influência sobre tonalidade (Pearson $r = -0,09$; $p = 0,266$), variância da tonalidade (Pearson $r = -0,082$; $p = 0,312$) e a saturação (Pearson $r = 0,137$; $p = 0,092$) (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados dos Coeficientes de Person para explicar as variações geográficas da luminosidade (V), saturação (S) e tonalidade da cor (H) em vespas Mutillidae. As variáveis ecológicas são: (i) radiação Ultravioleta-B (UV-B), (ii) temperatura média anual (Bio1), (iii) média diária de amplitude de temperatura (Bio2), (iv) precipitação anual (Bio12), (v) sazonalidade da precipitação (Bio15), (vi) produtividade primária líquida (NPP) e (vii) altura da copa das árvores (CH). Os valores marcados com * representam resultados significativos.

Variáveis	Person r	p valor
Tonalidade (H)		
NPP	-0,368	< 0,001*
CH	-0,09	0,266
Saturação (S)		
NPP	-0,286	< 0,001*
CH	0,137	0,092
Luminosidade (V)		
UV-B	-0,543	< 0,001*
Bio1	-0,55	< 0,001*
Bio12	-0,278	0,001*
Bio15	-0,177	0,029*
Bio2	-0,49	0,0546
Variância do H (vH)		
NPP	-0,238	0,003*
CH	-0,082	0,312

Os resultados do modelo de PGLS analisando a interação entre os resíduos da luminosidade da cor (i.e., V) com variáveis relacionadas à umidade (Bio12, Bio15, NPP e CH) e os resíduos da luminosidade da cor com variáveis relacionadas à radiação solar (UV-B, sRad, Bio1, Bio2) sugerem que espécies mais escuras têm maior probabilidade de ocorrência em lugares quentes e úmidos, enquanto espécies mais claras têm maior probabilidade de ocorrência em locais mais frios e secos (PGLS, coeficiente padronizado $\beta = 0,966 \pm 0,41$ SE; $t = 23,343$; $p < 0,001$; Figura 6).

Figura 6. A resposta da luminosidade da cor frente a dois vetores, um vetor que representa os resíduos da interação entre precipitação, biomassa da vegetação e luminosidade da cor; e outro vetor que resume os resíduos da interação entre a luminosidade da cor, a radiação solar e a temperatura. A escala de cores representa a luminosidade da cor de 153 espécies de Mutillidae ao longo de um gradiente geográfico de fatores climáticos. O diagrama de dispersão coincide com o modelo teórico proposto por Delhey (2017), onde a melanização (i.e., animais mais escuros) aumenta conforme precipitação, vegetação, radiação solar e temperatura aumentam.

Os resultados dos modelos PGLS testando a relação entre H , S e V e as variáveis bioclimáticas sugerem que NPP pode ser considerada a variável mais importante para a coloração de Mutillidae, seguida por UV-B (Tabela 2). Para a luminosidade da cor (V), observou-se uma relação negativa com NPP (Figura 7a) e UV-B (Figura 7b). Para tonalidade da cor (H), observou-se uma relação positiva com NPP (espécies mais vermelhas em ambientes mais abertos, Figura 8a), enquanto a relação entre saturação (S) e NPP foi negativa (espécies com cores mais vivas em

ambientes mais abertos, Figura 8b). Para o coeficiente de variação da cor (vH), observou-se uma relação negativa com NPP (espécies de coloração mais heterogênea em ambientes mais abertos, Figura 8c) e temperatura média anual (espécies com coloração mais homogênea em ambientes mais quentes, Figura 8d). Os resultados dos modelos PGLS também indicam que houve um alto sinal filogenético ($\lambda = 0,784$ a $0,89$) em todas as análises.

Tabela 2. Resumo dos melhores modelos de PGLS para explicar as variações geográficas da luminosidade (V), saturação (S) e tonalidade da cor (H) em Mutillidae. Os modelos completos incluíram variáveis ecológicas: (i) radiação Ultravioleta-B (UV-B), (ii) temperatura média anual (Bio1), (iii) média diária de amplitude de temperatura (Bio2), (iv) precipitação anual (Bio12), (v) sazonalidade da precipitação (Bio15), (vi) produtividade primária líquida (NPP) e (vii) altura da copa das árvores (CH). Os melhores modelos foram selecionados de acordo com o critério de Akaike (AIC). Os valores de λ próximos a 0 indicam um baixo sinal filogenético sobre os traços analisados, enquanto valores de λ próximos a 1 sugerem alto sinal filogenético.

Tonalidade (H)	AIC	gl	ΔAIC	λ	R² Aj.
NPP*+Bio1*+CH	-451,28	4	0	0,826	0,1
NPP+Bio1**	-451,25	3	0,03	0,809	0,096
NPP**+CH+UV-B	-450,30	4	0,98	0,844	0,092
UV-B*+ NPP*+Bio12+Bio2+Bio1+CH+Bio15	-444,48	8	6,8	0,829	0,081
NPP*+UV-B+Bio12+Bio2+Bio1+CH+Bio15	-437,51	8	13,77	1	0,06
Bio1***+UV-B+Bio12+NPP+Bio2+CH+Bio15	-383,17	8	68,11	0	0,352
Saturação (S)	AIC	gl	ΔAIC	λ	R² Aj.
NPP*+CH*+UV-B*	-368,17	4	0	0,792	0,107
NPP*+CH*+UV-B*+Bio2	-366,30	5	1,87	0,799	0,102
NPP*+CH*+UV-B*+Bio15	-366,24	5	1,93	0,784	0,102
NPP*+CH*+UV-B+Bio12+Bio2+Bio1+Bio15	-361,22	8	6,95	0,785	0,087
NPP*+CH*+UV-B+Bio12+Bio2+Bio1+Bio15	-352,41	8	15,76	1	0,085
Bio1**+NPP+UV-B+Bio12+Bio2+CH+Bio15	-329,79	8	38,38	0	0,229

Luminosidade (V)	AIC	gl	ΔAIC	λ	R² Aj.
NPP*+Bio2*+UV-B+Bio12	-553,67	5	0	0,873	0,106
UV-B*+NPP**+CH	-553,59	4	0,08	0,865	0,1
UV-B*+NPP*	-553,24	3	0,43	0,858	0,092
UV-B*+ NPP*+Bio12+Bio2+Bio1+CH+Bio15	-550,66	8	3,01	0,89	0,101
NPP*+UV-B+Bio12+Bio2+Bio1+CH+Bio15	-546,8	8	6,87	1	0,093
Bio1*+UV-B+Bio12+NPP+Bio2+CH+Bio15	-506,48	8	47,19	0	0,331

*p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001

Figura 7. A relação entre a luminosidade da cor (V) de espécies de Mutillidae e a biomassa vegetal (a; NPP) e a radiação solar (b; UV-B). Os resultados mostram que espécies com coloração mais escura (i.e., menores valores de V) habitam principalmente habitats com baixos valores de NPP e UV-B, enquanto espécies de coloração mais clara (i.e., maiores valores de V) ocorrem em habitats mais abertos e com menor radiação solar.

Figura 8. A relação entre a tonalidade (H), saturação (S) e coeficiente de variação de H (vH) de espécies de Mutillidae e variáveis bioclimáticas. Os resultados mostram que (a) espécies com coloração mais avermelhada (i.e., menores valores de H) ocorrem em habitats mais abertos (menores valores de NPP); (b) espécies com cores mais vivas (i.e., maiores valores de S) ocorrem em habitats de floresta (maiores valores de NPP); (c) espécies com coloração mais heterogênea (maiores valores de vH) ocupam habitats de áreas abertas (menor NPP) e (d) menores temperaturas.

A análise de cluster resultou em três grupos, categorizados de acordo com os valores de H , S e V . Este agrupamento criou um grupo de espécies de cores avermelhadas, brilhantes e saturadas (grupo “a”; Figura 9, 10); um agrupamento de espécies intermediárias (grupo “b”, Figura 9, 11) e um agrupamento de espécies de coloração escura e pouco saturada (grupo “c”, Figura 9, 12).

Figura 9. Os três grupos criados pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV de fêmeas de Mutillidae. O grupo (a) é formado por espécies com alta saturação (*S*, cores mais vivas), alto brilho (*V*, luminosidade) e baixa tonalidade (*H*, mais vermelhos). O grupo (b) possui valores intermediários; e o grupo (c) possui baixa luminosidade (animais mais escuros), alta tonalidade e baixa saturação.

Figura 10. Exemplos das fêmeas de vespas Mutillidae do grupo (a) criado pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV. As espécies deste grupo possuem alta saturação (*S*, cores mais vivas), alto brilho (*V*, animais mais claros) e baixa tonalidade (*H*, mais vermelhos). A *Calomutilla crucigera*; B *Dasymutilla coccineohirta*; C *Dasymutilla bioculata*; D *Pseudomethoca melanocephala*; E *Pseudomethoca brevis*; F *Pseudomethoca gounellei*; G *Pseudomethoca simillima*; H *Timulla intermissa* e; I *Timulla manni*.

Figura 11. Exemplos das fêmeas de vespas Mutillidae do grupo (b) criado pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV. As espécies deste grupo possuem valores intermediários entre os canais H, S e V. A *Squamulotilla ardescens*; B *Dasylabris maura*; C *Darditilla debillis*; D *Ephuta crusa*; E *Traumatomutilla auriculata*; F *Darditilla felina*; G *Dasymutilla arachnoides*; H *Atillum bucephalum* e; I *Reedomutilla heraldica*.

Figura 12. Exemplos das fêmeas de vespas Mutillidae do grupo (c) criado pela análise de cluster, considerando os componentes da coloração HSV. As espécies deste grupo possuem baixa saturação (S, cores menos vivas), baixo brilho (V, animais mais escuros) e alta tonalidade ((H, mais próximo ao azul-violeta). A *Darditilla araxa*; B *Cephalomutilla vivata*; C *Trautomutilla vagabunda*; D *Trautomutilla bifurca*; E *Suarezitilla centrovivatta*; F *Trautomutilla demissa*; G *Trautomutilla guarata*; H *Trautomutilla caipira* e; I *Trautomutilla juvenilis*.

4. Discussão

Na presente dissertação, analisamos a influência de variáveis bioclimáticas (em um gradiente latitudinal) na coloração melânica das vespas mutilídicas ao longo das Regiões biogeográficas do Neártico, Paleártico e Neotropical. Embora muitos estudos tenham mostrado uma relação entre cor e clima em vários grupos, como formigas (Bishop et al., 2016), abelhas

(Williams, 2007), libélulas (Zeuss et al., 2014), borboletas (Heidrich et al., 2018) aves e flores (Dalrymple et al., 2015), nosso estudo é o primeiro sugerindo que os padrões de coloração em formigas-feiticeiras estão relacionados com o gradiente ecogeográfico. Nossos resultados adicionam evidências à literatura que, até o presente momento, considerava que a coloração em Mutillidae seria causada por pressões seletivas em grandes anéis miméticos (Wilson et al., 2012; 2015 & 2018). Não desconsideramos a existência de anéis miméticos, mas o mimetismo pode estar também sob influência de fatores climáticos, como Bates (1862) já alertou “*Algumas das semelhanças mútuas dos Heliconidae já mencionadas parecem não ser devidas à adaptação de uma à outra, mas sim ... à adaptação semelhante de todas às mesmas condições locais, provavelmente inorgânicas*”. Nossos resultados sugerem que o componente acromático da cor em mutilídeos possui relação com o clima de forma consistente com a regra de Gloger (Rensch, 1929), com a hipótese da foto-proteção (Law et al., 2019) e inconsistente com a hipótese do melanismo térmico (Watt, 1968; Forsman, 1997). Do mesmo modo, nossos resultados também fornecem evidências contrárias à nossa hipótese inicial que predizia o efeito de gradientes ecogeográficos sobre o componente cromático da cor (tonalidade e saturação) (Endler, 1993).

Vários estudos corroboram a hipótese do melanismo térmico, não só em macro- (Zeuss et al., 2014; Bishop et al. 2016; Heidrich et al., 2018), mas também em microescalas (eg., Xing et al., 2016). De acordo com a HMT, espera-se que insetos produzam mais melanina em baixas temperaturas (Vernberg, 1962), fenômeno corroborado por um estudo de amplo alcance geográfico que documentou borboletas e libélulas mais escuras em altas latitudes e menores temperaturas (Zeuss et al., 2014). Entretanto, nossos resultados sugerem um fenômeno oposto, na qual as espécies de Mutillidae mais escuras ocorreram nos locais com maiores temperaturas e radiação solar. Nesse sentido, a hipótese da fotoproteção (Law et al., 2019) pode explicar a inconsistência

dos nossos resultados com a HMT, ou seja, em ambientes com alta radiação incidente, a melanina assume uma função protetora em detrimento da termorregulação. A relação entre radiação solar, UV-B e a coloração melânica em Mutillidae encontrada neste estudo reforça esse ponto de vista. O mecanismo por trás do melanismo térmico assume que animais mais escuros em ambientes quentes deveriam ter altos custos metabólicos no processo de termorregulação, levando até mesmo a morte por superaquecimento (Clusella-Trullas et al., 2007; 2008). Entretanto, áreas abertas de cerrado *sensu stricto* concentram alta riqueza e abundância de formigas-feiticeiras, mesmo com essas áreas apresentando as maiores taxas e variações de temperatura e umidade (Alvarenga et al., 2017). Tal fato pode ser resultado de tolerâncias fisiológicas das espécies a altas amplitudes de temperatura e umidade. As adaptações de algumas espécies aos ambientes com maiores taxas e variações de temperatura e umidade podem, inclusive, estar relacionadas à biologia dos seus principais hospedeiros (i.e., abelhas), uma vez que abelhas são mais diversas em ambientes abertos (Michener, 2007). Em conclusão, encontramos espécies com coloração mais escura em áreas com maior radiação solar e temperatura, contrariando as previsões da HMT e corroborando a hipótese da fotoproteção.

Os resultados aqui obtidos sobre o componente acromático da cor também podem ser interpretados pela ótica da versão simples da regra de Gloger (Rensch, 1938; Delhey, 2019a), uma das principais regras ecogeográficas que visam explicar a variação de cores com base em melanina. Essa versão prediz que animais mais escuros tendem a ser encontrados em ambientes mais quentes e úmidos (Rensch, 1938; Delhey, 2019a), e, possivelmente, as funções subjacentes à melanização da cutícula são a fotoproteção, camuflagem e imunocompetência (Delhey, 2017). Os resultados encontrados na literatura são, muitas vezes, contrastantes, sugerindo a relação do aumento da pigmentação melânica, por exemplo, com o aumento da radiação solar ou com umidade. Por

exemplo, O'Neill et al. (2017) e Nishikawa et al. (2010) relataram um padrão de acordo com a versão simples da regra, ou seja, cores mais escuras foram exibidas em localidades mais quentes e úmidas. Entretanto, Michener (1947) relata que em uma abelha solitária *Hoplitis albifrons* (Kirby, 1837) (Megachilidae), as cores mais escuras ocorrem em ambientes quente e secos; Harris et al. (2012) relatam que a coloração em uma espécie de gafanhoto é melhor explicada pela sazonalidade das chuvas e da radiação, em detrimento da temperatura, além de relação com o tamanho e sexo. Bishop et al. (2016) sugere que assembleias de formigas são mais claras em localidades mais quentes e mais escuras em localidades com alta radiação UV-B. Apesar dos nossos resultados corroborarem a versão simples da regra de Gloger (padrões de coloração mais escuros em lugares quentes e úmidos), nós assumimos a regra de Gloger somente como explicação para as variáveis ligadas a umidade, em consonância com Delhey (2019a). Uma vez que diferentes trabalhos têm apontado que o uso da regra de Gloger utilizando as predições com temperatura podem assumir resultados contrastantes, decidimos analisar os efeitos da temperatura a luz da hipótese da fotoproteção e do melanismo térmico para sermos mais parcimoniosos.

Aqui, nossos resultados sugerem que fêmeas de Mutillidae com cores mais escuras são encontradas em locais com maior temperatura, UV-B, vegetação e umidade. Considerando o sinal filogenético, as variáveis com maior importância parecem ser a presença de vegetação (NPP), seguida por UV-B e temperatura. Esses resultados corroboram nossas hipóteses iniciais sobre a hipótese da Fotoproteção e da regra de Gloger. Resultados similares foram encontrados em estudos com *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae), distribuída em uma clina latitudinal na África subsaariana, onde os espécimes mais escuros estão presentes em locais com maiores intensidades de UV-B e umidade (Bastide et al., 2014). Adicionalmente, espécimes mais melânicos em *Dro. yakuba* tiveram maior sobrevivência após experimentos de exposição a altos níveis

de radiação UV (Matute & Harris, 2013). Aves que habitam florestas com pouca luminosidade são geralmente mais escuras do que espécies que habitam áreas abertas, onde a vegetação tem um papel maior na evolução da coloração das penas (Friedman & Remes, 2017). Entretanto, grande parte dos estudos encontraram resultados que destoam desse padrão. Por exemplo, por décadas, assumiu-se o pressuposto proposto por Zahavi & Zahavi (1999) de que animais em florestas seriam mais brilhantes (i.e., maior luminosidade da cor). Embora alguns corroborem as previsões de Zahavi & Zahavi (1999), quando suas hipóteses são analisadas mais de perto, nota-se que se trata principalmente de aves que habitam o dossel. Tal enfoque taxonômico levou inclusive a autores remeterem essas previsões para outros grupos (e.g., Daylrimple et al., 2018), o que não necessariamente condiz com sua biologia, comportamento e ocupação do habitat. Em Mutillidae, as fêmeas, em sua grande maioria, são terrestres, portanto, as regras que se aplicam a aves e animais de dossel muito provavelmente não se aplicam às formigas-feiticeiras.

Saber se a variação da coloração animal nos gradientes climáticos é uma adaptação para a termorregulação permanece controversa, e existem vários outros mecanismos causais possíveis além dos que aqui consideramos. Por exemplo, o papel da melanina na proteção contra fungos e bactérias (Evison et al., 2017), mimetismo (Wilson et al., 2012, 2013, 2015, 2018), camuflagem/cripse/*background-matching* (Merilaita & Lind, 2005; Cheng et al., 2018) e desenvolvimento larval (Debecker et al., 2015). As principais hipóteses concorrentes e/ou complementares às aqui testadas são a da imunocompetência (e.g., Møller, 1998) e da pleiotropia (e.g., Ducrest et al., 2008). De fato, pode existir relação entre o grau de melanização da cutícula e maior aptidão imunológica (Wilson et al., 2001; mas veja também Bailey, 2011). Por exemplo, a variação na cor da cutícula está correlacionada com a resistência contra fungos em besouros, já que besouros mais escuros tem cutícula mais espessa, menos porosa e, consequentemente, mais

resistente (Evison et al., 2017). Em outro estudo com a mesma espécie, a melanização da cutícula permite maior investimento em imunidade, longevidade e fecundidade (Krams et al., 2016). Outros estudos sugerem que genes relacionados com a pigmentação melânica podem ser pleiotrópicos (i.e., determinam mais de uma característica fenotípica) e estar ligados não só à resposta imune, mas também a outras vias fisiológicas ligadas à agressividade, aptidão sexual e estresse oxidativo (True, 2003; Ducrest et al., 2008; Roulin et al., 2011; Takahashi, 2013) e até mesmo ligados ao sistema nervoso e longevidade (Wittkopp & Beldade, 2009). Poucas conclusões podem ser tomadas quanto às formigas-feiticeiras, devido ao fato de o conhecimento para o grupo ainda ter muitas lacunas. Estudos futuros que visem elucidar as questões genéticas e imunológicas da coloração em Mutillidae serão muito bem-vindos, especialmente se acompanhados de testes experimentais.

Em Mutillidae, outras funções da melanina poderiam explicar aspectos comportamentais comumente observados: comportamento de cripse e de ocupação do habitat. Por exemplo, a coloração escura pode facilitar a indetectabilidade por predadores e hospedeiros (ou seja, pela semelhança com o substrato; *background matching*) em habitats florestais, uma vez que solos de ambientes fechados tendem a ser mais escuros quando comparados com ambientes abertos (Endler, 1993). Além disso, testes experimentais utilizando borboletas artificiais, encontraram taxas de predação significativamente mais baixas para as borboletas artificiais de cor escura em habitats fechados, enquanto essa mesma tendência não foi encontrada em habitats abertos (Cheng et al., 2018). Adicionalmente, os mesmos autores relatam que as comunidades de borboletas reais são mais escuras nos habitats fechados do que abertos, sugerindo assim que a coloração escura em ambientes florestais pode diminuir o efeito da predação (Cheng et al., 2018). Similarmente, larvas

de Odonata que possuem coloração do corpo escura, tendem a ocupar habitats escuros em detrimento de habitats claros ou um refúgio (Tavares et al., 2018).

De fato, a indetectabilidade é considerada como uma explicação válida para a ocorrência de animais mais escuros em ambientes mais úmidos e com vegetação (Caro, 2005). Fêmeas de formigas-feiticeiras são praticamente indetectáveis aos olhos dos entomólogos nas regiões de floresta (e.g., mutilídeos de Mata Atlântica), desaparecendo em meio ao substrato e dificultando sua coleta. Por exemplo, a captura de muitos machos com o uso de armadilhas Malaise tem mostrado que mutilídeos são mais comuns do que se pensava, em áreas antes consideradas impróprias para a ocorrência de Mutillidae (e.g., ambientes florestais como as florestas da Costa Rica, Brothers, 2006). Do mesmo modo, colorações mais claras são favorecidas em ambientes abertos, maximizando a crípse.

Por outro lado, fêmeas com alta melanização da cutícula, quando são ativas em áreas abertas e nos horários de alta intensidade solar (muitos grupos de Cerrado *sensu strictu*), se beneficiariam da função fotoprotetora da melanina. Isso sugere que a coloração escura em algumas fêmeas de Mutillidae pode estar associada a mais de um fator: indetectabilidade em habitats fechados e fotoproteção em habitats abertos, uma vez que essas espécies podem ser encontradas em diversos microhabitats (e.g., florestas e campos do Cerrado, Alvarenga et al., 2017), inclusive ambientes urbanos (Christie & Hochuli, 2009). Entretanto, há pesquisadores que sugerem que espécies adaptadas a florestas não se adaptam facilmente a altas temperaturas e a baixa umidade de ambientes abertos (Deutsch et al., 2008). Considerando que a coloração escura pode ser uma adaptação para a termorregulação no solo frio e úmido da floresta (direcionando as evidências para a HMT, Rapoport, 1969), é possível que o comportamento das fêmeas de florestas e as características do seu micro-habitat sejam mais importantes para elucidar a evolução dos padrões

de coloração melânicos em insetos de solo do que padrões em macroescala geográfica (e.g., Xing et al., 2016).

Em outros grupos de vespas solitárias que vivem exclusivamente em habitats abertos, as fêmeas tendem a ser mais claras, muito provavelmente para refletirem maior quantidade de radiação solar e, assim, evitarem o superaquecimento. Fernald (1926) já observava esse padrão em vespas Sphecidae, cujos os padrões de coloração avermelhados eram observados em lugares áridos, e padrões de coloração mais escuros e negros em ambientes mais úmidos. Por exemplo, O’Neil & Evans (1983) observaram um fenômeno interessante em vespas da areia. Os machos de *Bembecinus quinquespinosus* (Crabronidae, Bembicinae) exibem estratégias alternativas de acasalamento, onde um morfo é maior e possui coloração clara, enquanto outro é menor e possui coloração escura. Os machos maiores buscam ativamente por fêmeas nos sítios onde emergem — inclusive escavando para encontrá-las — os quais geralmente se encontram em locais abertos e quentes. Já machos menores e mais escuros adotam outra estratégia e esperam pelas fêmeas na vegetação adjacente. Fêmeas de Mutillidae com coloração mais clara podem apresentar diferentes horários de atividade em relação à temperatura do microclima (Polidori et al., 2009; 2010), onde geralmente são mais ativas durante o começo da manhã e final da tarde. Já as fêmeas com alta melanização da cutícula, são comumente vistas em áreas abertas nos horários de alta intensidade solar (muitos grupos de Cerrado *strito sensu*). Esses traços comportamentais sugerem que essas espécies podem se beneficiar da função fotoprotetora da melanina (Hipótese da Fotoproteção, Law et al., 2019).

O componente cromático da cor (tonalidade e saturação), por sua vez, também pode sofrer influência de fatores ambientais. Aqui, hipotetizamos que as formigas-feiticeiras apresentariam padrões de coloração com maior saturação e maior variância (i.e., maior heterogeneidade) em

ambientes com maior biomassa da vegetação. Essa hipótese é embasada na premissa de que, em ambientes de floresta, as fêmeas estão sujeitas a diferentes micro-habitats e diversas condições de luminosidade, o que teoricamente seleciona cores mais saturadas e animais com cores mais heterogêneas (Endler, 1993). Adicionalmente, a teoria do impulso sensorial (Endler, 1992), prevê que a coloração dos animais será moldada pela estrutura do habitat, com habitats mais heterogêneos em quantidade e tipos de espectros disponíveis (e.g., florestas, Endler, 1993) possibilitando mais "nichos" de sinalização visual. Por exemplo, uma floresta alta com um dossel fechado tem condições de luz substancialmente diferentes de outros tipos de habitat mais abertos, como uma floresta aberta ou uma pastagem (Endler, 1993). McNaught & Owens (2002) testaram a hipótese de que o ambiente luminoso prediz a coloração de assembleias de aves na Austrália, e encontraram que as aves são mais coloridas em ambientes escuros de florestas. Outro estudo buscou testar a mesma hipótese com borboletas e encontrou resultados parecidos, em que a saturação e diversidade de cores das asas de borboletas exibiram relação positiva com a biomassa da vegetação (Daylrimple et al., 2018). Para Hymenoptera (formigas, vespas e abelhas), a fauna de regiões tropicais é geralmente mais colorida do que a de áreas temperadas e as áreas tropicais das Américas Central e do Sul contêm maior diversidade de padrões de coloração do que outras regiões (Mason, 1964). Entretanto, os resultados aqui obtidos sugerem que as espécies de Mutillidae que habitam florestas possuem menor saturação e diversidade de coloração, contrariando nossa hipótese inicial. Esses resultados podem ser explicados pela presença de sinais aposemáticos e cripse em Mutillidae (veja a seguir).

Nossos resultados também sugerem que a tonalidade das fêmeas tem relação positiva com a produtividade primária líquida (i.e., ambientes mais florestais), uma vez que espécies com coloração mais avermelhada ocuparam habitats mais abertos. Considerando que o solo exposto

reflete mais nos comprimentos de onda laranja/vermelho, a coloração avermelhada pode auxiliar o animal na camuflagem (Endler, 1993), enquanto a maior de cores nesse grupo de espécies auxiliaria no contraste necessário para o sinal aposemático (Endler, 1993). Já em ambientes florestais, as manchas solares que permeiam o ambiente escuro apresentam um espectro mais rico em comprimentos de onda longas (vermelho/laranja) (Endler, 1993). Nesse sentido, fêmeas mutilídicas de ambientes florestais tendem a possuir marcações que podem ser contrastantes com o corpo do animal e os arredores. Em ambos os casos, os receptores desses sinais visuais podem compor forças seletivas que atuam sobre os padrões de coloração a nível local.

A teoria do impulso sensorial vem sendo apoiada por um corpo crescente de evidências, sugerindo que seleção do sinal depende do micro-habitat que o sinal é emitido (Chunco et al., 2007; Stuart-Fox et al., 2007; Rojas et al., 2014; White & Kemp, 2016). Em linhas gerais, podemos elencar três principais receptores dos sinais emitidos pelas fêmeas de Mutillidae: (i) parceiros sexuais; (ii) predadores; e; (iii) hospedeiros. A escolha de parceiros sexuais parece ser pautada principalmente em pistas químicas e não visuais (VanderSal-Jensen et al., 2016), sugerindo que o receptor do sinal não seja o macho. Gall et al. (2018) realizaram diversos testes para determinar potenciais predadores para as fêmeas mutilídicas, incluindo anfíbios, répteis, pássaros e pequenos mamíferos. Com exceção de dois musaranhos que feriram uma fêmea de formiga-feiticeira (somente após vários ataques fracassados), todos os ensaios resultaram na sobrevivência das fêmeas e em posterior evitação pelos potenciais predadores.

É provável que lagartos sejam os predadores de dois anéis miméticos de mutilídeos (Pan et al., 2017). Predadores poderiam ser possíveis receptores do sinal, uma vez que aves, lagartos e sapos possuem sistemas de visão tetracromático (Maan & Cummings, 2011; Dell'Aglio et al., 2018) com exceção dos mamíferos que são por maioria dicromático (Vorobyev & Osorio, 1998).

Os outros himenópteros - comumente utilizados como hospedeiros pelas fêmeas de Mutillidae - possuem mais de um sistema de percepção da cor, variando entre mono, di, tri e tetracromático (Peitsch et al., 1992), variando na capacidade de enxergar o espectro vermelho. Portanto, fêmeas de Mutillidae poderiam utilizar o vermelho como uma solução para aumentar o contraste da luminância e, conseqüentemente, aumentar a eficácia do sinal aposemático. O contraste da luminância se refere a diferenças na quantidade de luz refletida de um objeto e no fundo em que ele ocorre (Wyszecki & Stiles, 1982), o que pode ser o caso em fêmeas de Mutillidae que possuem padrões aposemáticos sobre fundos escuros. De fato, um grande corpo de evidências aponta a eficácia dessa estratégia (Prucic et al., 2007; Preißler & Pröhl; Sibeaux et al., 2019), a qual parece ser utilizada em grande parte por espécies que habitam o solo escuro das florestas, onde é necessário o aumento da intensidade e do contraste do sinal aposemático.

Para aumentar a conspicuidade do sinal aposemático, possuir padrões claros adjacentes a padrões escuros (i.e., aumentando o contraste, Burt Jr, 1979), ou refletir o espectro das machas solares que adentram a floresta (laranja-vermelho) são as melhores estratégias (Endler, 1992, 1993). Portanto, a seleção teoricamente favoreceria a intensidade da cor, com animais de coloração escura em contraste a ambientes claros e simples – como desertos e áreas abertas - e animais com cores contrastantes com o ambiente em habitats mais complexos – como florestas (Endler, 1992). Conseqüentemente, animais que necessitam garantir a intensidade de um sinal visual o fazem aumentando a luminosidade e saturação da cor, sacrificando a variância da coloração (Burt Jr, 1979). Novamente, nossos resultados contradizem essas predições, pois animais com alta luminosidade e saturação ocuparam habitats abertos, e animais escuros ocuparam habitats com mais vegetação. Segundo Zahavi & Zahavi (1999), os animais de coloração escura geralmente habitam o sub-bosque e o solo na floresta, onde conseguem se camuflar entre a vegetação.

Entretanto, para alguns, esse fenômeno pouco se relaciona com respostas fisiológicas ou desenvolvimento causadas por condições de temperatura ou umidade (Deyrup & Eisner, 2003), sendo o mimetismo Mulleriano a mais provável explicação para a coloração na maioria dos grupos (Mason, 1964).

Fêmeas de formigas-feiticeiras formam os maiores complexos miméticos müllerianos do reino animal (Wilson et al., 2012; 2015 & 2018), compartilhando anéis miméticos müllerianos com outros grupos como vespas caçadoras de aranha (i.e., Pompilidae, Rodriguez et al., 2014) e possivelmente, com abelhas *Bombus* (Apidae) (Hines et al., 2017). Além disso, por possuírem copiosas defesas antipredatórias (Gall et al., 2018), fêmeas mutilídicas podem servir de modelo para mímicos batesianos como aranhas (Nentwig, 1985), besouros (Acorn, 1988) e possivelmente, até para machos de Mutillidae (Bartholomay et al., 2019a). Recentemente, foi apontado que a variação mimética mülleriana na cor de *Bombus* é motivada por alterações na expressão de genes Hox, sugerindo a relação entre a variação fenotípica da coloração e genes do desenvolvimento altamente conservados (Cameron & Whitfield, 2019). Os autores comentam que, apesar das distâncias filogenéticas, pode ocorrer um paralelo entre seus resultados com *Bombus* e Mutillidae (i.e., *Dasymutilla*), justificado pelas semelhanças subjacentes aos padrões de cores nos dois grupos. Esse mecanismo pode permitir mudanças relativamente rápidas no padrão de cores dos mímicos, permitindo a convergência das populações para um modelo de coloração regional (Cameron & Whitfield, 2019) e justificando o fato de espécies que abrangem múltiplos complexos miméticos tenderem a convergir para padrões locais (Williams, 2007; Hines & Williams, 2012).

Diante do conjunto de evidências da literatura e os dados aqui apresentados, é possível sugerir que filtros ambientais (e.g., microhabitats presentes em florestas e áreas abertas, temperatura, umidade e radiação solar) podem selecionar quais características serão expressas em

anéis miméticos locais. Nesse contexto, simulações utilizando modelos computacionais e matemáticos demonstram a possibilidade de formação de anéis miméticos müllerianos somente por seleção abiótica e que, provavelmente, existem conflitos entre a seleção biótica e abiótica no tempo de formação de anéis miméticos müllerianos e em sua complexidade (Barros, 2017). Nós apontamos para a possibilidade dos anéis miméticos em Mutillidae serem influenciados por fatores ambientais, o que poderia justificar a ausência de informações sobre predadores eficazes ao ponto de direcionar a ocorrência de complexos miméticos amplamente distribuídos. Por fim, como Henry Walter Bates (1862) sugeriu, as semelhanças entre mímicos batesianos podem ser resultado de adaptações locais aos fatores abióticos.

Conclusão e Considerações finais

Nesta dissertação, buscamos elucidar como os padrões de coloração em Mutillidae respondem a variações bioclimáticas e regras ecogeográficas. Os resultados sugerem que mutilídeos provavelmente seguem a versão simples da regra de Gloger. Nossas evidências nos permitem sugerir que os anéis miméticos müllerianos e batesianos do qual Mutillidae faz parte são selecionados por fatores climáticos e talvez pela fauna de predadores a nível local. Sugerimos que pesquisas futuras devam investigar essas hipóteses, focando principalmente nos mecanismos compensatórios metabólicos/fisiológicos e comportamentais que mediam essas questões em Mutillidae. Por fim, ao longo do período que abrange esta dissertação, vários trabalhos adjacentes foram produzidos (Anexos 3-8), visando contribuir para o preenchimento das lacunas de conhecimento na taxonomia e história natural de Mutillidae e outros grupos de vespas solitárias, bem como para o campo da ecogeografia.

5. Referências bibliográfica

Acorn, J. H. (1988). Mimetic tiger beetles and the puzzle of cicindelid coloration (Coleoptera: Cicindelidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 42(1) 28-33.

Allison, P.D., 1999. Multiple Regression: A Primer. Pine Forge Press, Thousand Oaks, CA.

Alvarenga, J. M., Vieira, C. R., Godinho, L. B., Campelo, P. H., Pitts, J. P., & Colli, G. R. (2017). Spatial-temporal dynamics of neotropical velvet ant (Hymenoptera: Mutillidae) communities along a forest-savanna gradient. *PloS one*, 12(10).

Azevedo, E., & Conci, A. (2003). Computação gráfica: teoria e prática. **Elsevier**.

Bailey, N. W. (2011). A test of the relationship between cuticular melanism and immune function in wild-caught Mormon crickets. *Physiological Entomology*, 36(2), 155-164.

Ballare, C.L., Caldwell, M.M., Flint, S.D., Robinson, S.A., & Bornman, J.F. (2011). Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 10(2), 226-241.

Barros, I. B. (2017). *Evolutionary dynamics of mimetic rings in heterogeneous ecological communities* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Bartholomay, P. R., Williams, K. A., Luz, D. R., & Morato, E. F. (2015). *Frigitilla* **gen. nov.**, a new genus of Amazonian Mutillidae (Hymenoptera). *Zootaxa*, 3957(1), 49-58.

Bartholomay, P. R., Williams, K. A., Luz, D. R., & Oliveira, M. L. (2018a). New species of *Traumatotutilla* André in the *T. tabapua* and *T. integella* species-groups (Hymenoptera, Mutillidae). *Zootaxa*, 4433(2), 361-385.

Bartholomay, P. R., Williams, K. A., Luz, D. R., & Oliveira, M. L. (2018b). New species of *Traumatotutilla* André in the *T. tabapua* and *T. integella* species-groups (Hymenoptera, Mutillidae). *Zootaxa*, 4433(2), 361-385.

Bartholomay, P. R. (2019). *Traumatotutilla* André miscellanea: Revision of the bellica, bifurca, diabolica, and vitelligera species groups, and a new group for the new species *T. pilkingtoni* Bartholomay and Williams (Hymenoptera: Mutillidae: Sphaerophthalminae: Dasymutillini). *Insecta Mundi*, 709, 1-37.

Bartholomay, P. R., Williams, K. A., Cambra, R. A., & Oliveira, M. L. (2019a). Does the genus *Dasymutilla* Ashmead occur in South America? The new genus *Quwitilla*, new combinations, and new distribution records from Neotropical velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae). *Zootaxa*, 4623(2), 261-282.

Bartholomay, P. R., Williams, K. A., Lopez, V. M., & Oliveira, M. L. (2019b). Revision of the *Traumatotutilla americana* species group (Hymenoptera: Mutillidae). *Zootaxa*, 4608(1), 1-34.

Barton, K., & Barton, M. K. (2019). Package ‘MuMIn’. *R package version*, 1(6).

Bastide, H., Yassin, A., Johanning, E. J., & Pool, J. E. (2014). Pigmentation in *Drosophila melanogaster* reaches its maximum in Ethiopia and correlates most strongly with ultra-violet radiation in sub-Saharan Africa. *BMC Evolutionary Biology*, 14(1), 179.

Bates, H. W. (1862). XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidæ. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23(3), 495-566. Trans Linn Soc Lond, 23 (1862), pp. 495-566.

Bishop, T. R., Robertson, M. P., Gibb, H., Van Rensburg, B. J., Braschler, B., Chown, S. L., Foord, S., Munyai, T., Okey, L., Tshivhandekano, P. & Parr, C. (2016). Ant assemblages have darker and larger members in cold environments. *Global Ecology and Biogeography*, 25(12), 1489-1499.

Brothers, D.J. (1975) Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Sciences Bulletin* (50), 483-648.

Brothers, D.J. (2006) Familia Mutillidae. *In*: Fernández, F. & Sharkey, M.J. (Eds.), Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical. **Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia**, pp. 577-593.

Brothers, D. J., & Lelej, A. S. (2017). Phylogeny and higher classification of Mutillidae (Hymenoptera) based on morphological reanalyses. *Journal of Hymenoptera Research*, 60, 1-97.

Brothers, D. J., Lelej, A. S., & Williams, K. A. (2019). Genus-group names of Mutillidae (Hymenoptera): corrections and updates since 2008. *Zootaxa*, 4651(3), 578-588.

Bürkner, P. C. (2017). brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of statistical software*, 80(1), 1-28.

Burt Jr, E. H. (1981). The adaptiveness of animal colors. *BioScience*, 31(10), 723-729.

Burt Jr, E. H., & Ichida, J. M. (2004). Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor*, 106(3), 681-686

Cambra, R. A., Waldren, G. C., Bartholomay, P. R., Williams, K. A., & Quintero, D. (2018). taxonomic revision of the genus *Timulla* Ashmead, 1899 of Panama (Hymenoptera: Mutillidae). *Tecnociencia*, 20(2), 23-57.

Cameron, S. A., & Whitfield, J. B. (2019). Shift in temporal and spatial expression of Hox gene explains color mimicry in bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(24), 11573-11574.

Caro, T. (2005). The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience*, 55(2), 125-136.

Caro, T., Stoddard, M. C., & Stuart-Fox, D. (2017). Animal coloration research: why it matters. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*

Chamberlain, N.L., Hill, R.I., Kapan, D.D., Gilbert, L.E., & Kronforst, M.R. (2009). Polymorphic butterfly reveals the missing link in ecological speciation. *Science*, 326(5954), 847-850.

Cheng, S., Bonebrake, T. C., Tang, C. C., Pickett, E. J., Cheng, W., Greenspan, S. E., ... & Scheffers, B. R. (2016). Cool habitats support darker and bigger butterflies in Australian tropical forests. *Ecology and evolution*, 6(22), 8062-8074.

Chiao, C.C., Wu, W.Y., Chen, S.H., & Yang, E.C. (2009). Visualization of the spatial and spectral signals of orb-weaving spiders, *Nephila pilipes*, through the eyes of a honeybee. *Journal of Experimental Biology*, 212(14), 2269-2278.

Christie, F. J., & Hochuli, D. F. (2009). Responses of wasp communities to urbanization: effects on community resilience and species diversity. *Journal of Insect Conservation*, 13(2), 213-221.

Chunco, A. J., McKinnon, J. S., & Servedio, M. R. (2007). Microhabitat variation and sexual selection can maintain male color polymorphisms. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(11), 2504-2515.

Clusella-Trullas, S., van Wyk, J. H., & Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32(5), 235-245.

Clusella-Trullas, S., Terblanche, J. S., Blackburn, T. M., & Chown, S. L. (2008). Testing the thermal melanism hypothesis: a macrophysiological approach. *Functional ecology*, 22(2), 232-238.

Cooper, I. A. (2010). Ecology of sexual dimorphism and clinal variation of coloration in a damselfly. *The American Naturalist*, 176(5), 566-572.

Cordero, R. J., Robert, V., Cardinali, G., Arinze, E. S., Thon, S. M., & Casadevall, A. (2018). Impact of yeast pigmentation on heat capture and latitudinal distribution. *Current Biology*, 28(16), 2657-2664.

Cuthill, I.C. (2015). Flower colour: Gloger's rule isn't just for the birds. *Nature plants*, 1(1), 14013.

Cuthill, I. C., Allen, W. L., Arbuckle, K., Caspers, B., Chaplin, G., Hauber, M. E., ... & Mappes, J. (2017). The biology of color. *Science*, 357(6350).

Dalrymple, R. L., Kemp, D. J., Flores-Moreno, H., Laffan, S. W., White, T. E., Hemmings, F. A., ... & Moles, A. T. (2015). Birds, butterflies and flowers in the tropics are not more colourful than those at higher latitudes. *Global ecology and biogeography*, 24(12), 1424-1432.

Dalrymple, R. L., Flores-Moreno, H., Kemp, D. J., White, T. E., Laffan, S. W., Hemmings, F. A., ... & Moles, A. T. (2018). Abiotic and biotic predictors of macroecological patterns in bird and butterfly coloration. *Ecological Monographs*, 88(2), 204-224.

Darwin, C. (1874). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex: Reprinted from the Second English Edition, Revised and Augmented*. Burt.

De Souza, A.R., Turillazzi, S., Lino-Neto, J., & Santini, G. (2017). Colder environments may select for darker paper wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(3), 700-704.

De Souza, A. R., Simões, T. G., Rantala, M. J., Santos, E. F., Lino-Netto, J. & do Nascimento, F. S. (2018). Sexual ornaments reveal the strength of melanization immune response and longevity of male paper wasps. *Journal of Insect Physiology*, 109, 163-168.

Debecker, S., Sommaruga, R., Maes, T., & Stoks, R. (2015). Larval UV exposure impairs adult immune function through a trade-off with larval investment in cuticular melanin. *Functional Ecology*, 29(10), 1292-1299.

Delhey, K. (2017). Gloger's rule. *Current Biology*, 27(14), R689-R691.

Delhey, K. (2018). Darker where cold and wet: Australian birds follow their own version of Gloger's rule. *Ecography*, 41(4), 673-683.

Delhey, K. (2019a). A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence. *Biological Reviews*, 94(4), 1294-1316.

Delhey, K., Dale, J., Valcu, M., & Kempenaers, B. (2019b). Reconciling ecogeographical rules: rainfall and temperature predict global colour variation in the largest bird radiation. *Ecology letters*, 22(4), 726-736.

Dell'Aglio, D. D., Troscianko, J., McMillan, W. O., Stevens, M., & Jiggins, C. D. (2018). The appearance of mimetic *Heliconius* butterflies to predators and conspecifics. *Evolution*, 72(10), 2156-2166.

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.

Deyrup, M. (1988) Review of adaptations of velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae). *The Great Lakes Entomologist*, 21(1), 1.

Deyrup, M., & Manley, D. (1986). Sex-biased size variation in velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae). *Florida Entomologist*, 69(2), 327-335.

Deyrup, M., & Eisner, T. (2003). Red and black coloration in Florida Hymenoptera. *Southeastern Naturalist*, 2(4), 511-522.

Dillon, M. E., Wang, G., & Huey, R. B. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, 467(7316), 704.

Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., ... & Münkemüller, T. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46.

Ducrest, A. L., Keller, L., & Roulin, A. (2008). Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in ecology & evolution*, 23(9), 502-510.

Eliason, C. M., Bitton, P. P., & Shawkey, M. D. (2013). How hollow melanosomes affect iridescent colour production in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1767), 20131505.

Endler, J. A. (1990). On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41(4), 315-352.

Endler, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, 139, S125-S153. Endler, J. A. (1993). The color of light in forests and its implications. *Ecological monographs*, 63(1), 1-27.

Endler, J. A., & Mielke Jr, P. W. (2005). Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 405-431.

Endler, J. A., & Mappes, J. (2017). The current and future state of animal coloration research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1724), 20160352.

Evison, S. E., Gallagher, J. D., Thompson, J. J., Siva-Jothy, M. T., & Armitage, S. A. (2017). Cuticular colour reflects underlying architecture and is affected by a limiting resource. *Journal of insect physiology*, 98, 7-13.

Fales, H. M., Jaouni, T. M., Schmidt, J. O., & Blum, M. S. (1980). Mandibular gland allomones of *Dasymutilla occidentalis* and other mutillid wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 6(5), 895-903.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.

Fernald, H. T. (1926). Climate and Coloration in Some Wasps. *Annals of the Entomological Society of America*, 19(1), 88-92.

Fernández, F.; Sharkey, M. (Eds.) (2006). Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. 893p.

Fernandez, M., Blum, S., Reichle, S., Guo, Q., Holzman, B., & Hamilton, H. (2009). Locality uncertainty and the differential performance of four common niche-based modeling techniques. *Biodiversity Informatics*, 6.

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 37(12), 4302-4315.

Forsman, A. (1997). Thermal capacity of different colour morphs in the pygmy grasshopper *Tetrix subulata*. *Annales Zoologici Fennici*, (34) 145–149.

Freckleton, R. P. (2002). On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs. multiple regression. *Journal of Animal Ecology*, 71(3), 542-545.

Freckleton, R. P. (2009). The seven deadly sins of comparative analysis. *Journal of evolutionary biology*, 22(7), 1367-1375.

Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160(6), 712-726.

Friedman, N. R., & Remeš, V. (2017). Ecogeographical gradients in plumage coloration among Australasian songbird clades. *Global ecology and biogeography*, 26(3), 261-274.

Gabirot, M., Balleri, A., Lopez, P., & Martin, J. (2013). Differences in thermal biology between two morphologically distinct populations of Iberian wall lizards inhabiting different environments. *Annales Zoologici Fennici* (50) 225–236.

Gall, B. G., Spivey, K. L., Chapman, T. L., Delph, R. J., Brodie Jr, E. D., & Wilson, J. S. (2018). The indestructible insect: Velvet ants from across the United States avoid predation by representatives from all major tetrapod clades. *Ecology and evolution*, 8(11), 5852-5862.

Garamszegi, L. Z. (2014). Uncertainties due to within-species variation in comparative studies: measurement errors and statistical weights. In *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 157-199). Springer, Berlin, Heidelberg.

García, A. J., Polidori, C., & Nieves-Aldrey, J. L. (2016). Pheomelanin in the secondary sexual characters of male parasitoid wasps (Hymenoptera: Pteromalidae). *Arthropod structure & development*, 45(4), 311-319.

Garland Jr, T., Harvey, P. H., & Ives, A. R. (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic biology*, 41(1), 18-32.

Gaston, K. J., Chown, S. L., & Evans, K. L. (2008). Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, 35(3), 483-500.

Gloger, C. W. L. (1833). *Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klima's, etc.* Germany: August Schulz.

Gomez, D., & Théry, M. (2004). Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. *Ecology Letters*, 7(4), 279-284.

Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 326(1233), 119-157.

Guillermo-Ferreira, R., Gorb, S.N., Appel, E., Kovalev, A., & Bispo, P.C. (2015). Variable assessment of wing colouration in aerial contests of the red-winged damselfly *Mnesarete pudica* (Zygoptera, Calopterygidae). *The Science of Nature*, 102(3-4), 13.

Guindre-Parker, S., & Love, O. P. (2014). Revisiting the condition-dependence of melanin-based plumage. *Journal of Avian Biology*, 45(1), 29-33.

Gunn, A. (1998). The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomologia experimentalis et applicata*, 86(2), 125-133.

Harris, R., McQuillan, P., & Hughes, L. (2012). Patterns in body size and melanism along a latitudinal cline in the wingless grasshopper, *Phaulacridium vittatum*. *Journal of Biogeography*, 39(8), 1450-1461.

Harris, R.M.B., Mcquillan, P., Hughes, L., 2015. The effectiveness of common thermoregulatory behaviours in a cool temperate grasshopper temperate grasshopper. *Journal Thermal Biology*. 52, 75–83

Healey, S. P., Patterson, P. L., Saatchi, S., Lefsky, M. A., Lister, A. J., & Freeman, E. A. (2012). A sample design for globally consistent biomass estimation using lidar data from the Geoscience Laser Altimeter System (GLAS). *Carbon balance and management*, 7(1), 1-9.

Heidrich, L., Friess, N., Fiedler, K., Brändle, M., Hausmann, A., Brandl, R., & Zeuss, D. (2018). The dark side of Lepidoptera: Colour lightness of geometrid moths decreases with increasing latitude. *Global Ecology and Biogeography*, 27(4), 407-416.

Hill, G. E. & McGraw, K. J. (Eds.). (2006). Bird coloration: mechanisms and measurements (Vol. 1). **Harvard University Press**.

Hines, H. M., & Williams, P. H. (2012). Mimetic colour pattern evolution in the highly polymorphic *Bombus trifasciatus* (Hymenoptera: Apidae) species complex and its comimics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(4), 805-826.

Hines, H. M., Witkowski, P., Wilson, J. S., & Wakamatsu, K. (2017). Melanic variation underlies aposematic color variation in two hymenopteran mimicry systems. *PloS one*, 12(7).

Huey, R. B., Garland Jr, T., & Turelli, M. (2019). Revisiting a key innovation in evolutionary biology: Felsenstein's "phylogenies and the comparative method". *The American Naturalist*, 193(6), 755-772.

Ito, S., Wakamatsu, K., D'Ischia, M., Napolitano, A., & Pezzella, A. (2011). Structure of melanins. In: *Borovanský, J., Riley, P.A. (Eds.), Melanins and Melanosomes: Biosynthesis, Biogenesis, Physiological, and Pathological Functions. WileyBlackwell, Weinheim.*

Janzen, D. H., Hallwachs, W., & Burns, J. M. (2010). A tropical horde of counterfeit predator eyes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(26), 11659-11665.

Johnsen S. (2012). The optics of life: a biologist's guide to light in nature. *Princeton University Press.*

Kawada, R., & Buffington, M. L. (2016). A scalable and modular dome illumination system for scientific microphotography on a budget. *PLoS One*, 11(5).

Kelber, A. (1999). Why ‘false’ colours are seen by butterflies. *Nature*, 402(6759), 251.

Kemp, D.J., Herberstein, M.E., Fleishman, L.J., Endler, J.A., Bennett, A.T., Dyer, A.G., & Whiting, M. J. (2015). An integrative framework for the appraisal of coloration in nature. *The American Naturalist*, 185(6), 705-724.

Köhler, G., & Schielzeth, H. (2020). Green-brown polymorphism in alpine grasshoppers affects body temperature. *Ecology and Evolution*, 10(1), 441-450

Krams, I., Burghardt, G. M., Krams, R., Trakimas, G., Kaasik, A., Luoto, S., ... & Krama, T. (2016). A dark cuticle allows higher investment in immunity, longevity and fecundity in a beetle upon a simulated parasite attack. *Oecologia*, 182(1), 99-109

Law, S. J., Bishop, T. R., Eggleton, P., Griffiths, H., Ashton, L., & Parr, C. (2019). Darker ants dominate the canopy: Testing macroecological hypotheses for patterns in colour along a microclimatic gradient. *Journal of Animal Ecology*.

Lelej, A. S., Zhou, H. T., Loktionov, V. M., & Xu, Z. F. (2016). Review of the genus *Promecidia* Lelej, 1996, with description of two new species from China (Hymenoptera, Mutillidae, Trogaspidiini). *ZooKeys*, (641), 103–120.

Lennox J.G. (2001) Aristotle: on the parts of animals I–IV. Oxford, UK: *Oxford University Press*.

Linsley, E. (1958). The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, 27(19), 543-599.

Lopez, V. M., Guillermo-Ferreira, R., Trad, B. M., & Silvestre, R. (2018). Description of the male of *Darditilla araxa* (Cresson, 1902) (Hymenoptera, Mutillidae) with geographical distribution, biological notes and key to males of Brazil. *Zootaxa*, 4532(1), 104-112.

Lopez V.M., Tonetto A.F., Leite R.C., & Guillermo R. (2019a) Effects of Abiotic Factors and Ecogeographic Patterns on the Ecology, Distribution, and Behavior of Aquatic Insects. In: Del-Claro K., & Guillermo R. (eds) **Aquatic Insects**. Springer, Cham

Lopez, V. M., Bartholomay, P. R., Lima, F. V., & Silvestre, R (2019b). Male description of *Horcomutilla projectifrons* (Cresson, 1902) (Hymenoptera, Mutillidae) and the first host record for the genus. *Zootaxa*, 4559(3), 573-576.

Maan, M. E., & Cummings, M. E. (2011). Poison frog colors are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *The American Naturalist*, 179(1), E1-E14.

Maddison, W.P., & D.R. Maddison (2019). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61 <http://www.mesquiteproject.org>.

Marchetti, K. (1993). Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. *Nature*, 362(6416), 149-152.

Mason, W. R. M. (1964). Regional color patterns in the parasitic Hymenoptera. *The Canadian Entomologist*, 96(1-2), 132-134.

Matute, D. R., & Harris, A. (2013). The influence of abdominal pigmentation on desiccation and ultraviolet resistance in two species of *Drosophila*. *Evolution*, 67(8), 2451-2460.

Mayr, E. (1956). Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution*, 10(1), 105-108.

Mayr, E. (1996). The autonomy of biology: The position of biology among the sciences. *The Quarterly Review of Biology*, 71(1), 97-106.

McNaught, M.K. & Owens, I.P.F. (2002) Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment? *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 505–514.

Merilaita, S., & Lind, J. (2005). Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1563), 665-670.

Michener, C. D. (1947). A character analysis of a solitary bee, *Hoplitis albifrons* (Hymenoptera, Megachilidae). *Evolution*, 172-185.

- Michener, C. D. (2007). The bees of the world. John Hopkins **University Press**, Baltimore.
- Mickel, C. E. (1928). Biological and taxonomic investigations on the mutillid wasps. *Bulletin of the United States national museum*.
- Midford, P. E., Garland, T., & Maddison, W. P. PDAP: PDTREE: A translation of the PDTREE application of Garlands et al.'s Phenotypic Diversity Analysis Programs. 2010.
- Møller, A. P. (1998). Evidence of larger impact of parasites on hosts in the tropics: investment in immune function within and outside the tropics. *Oikos*, 265-270.
- Munro, J. T., Medina, I., Walker, K., Moussalli, A., Kearney, M. R., Dyer, A. G., ... & Stuart-Fox, D. (2019). Climate is a strong predictor of near-infrared reflectance but a poor predictor of colour in butterflies. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1898), 20190234.
- Nentwig, W. (1985). A mimicry complex between mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae) and spiders (Araneae). *Studies on neotropical fauna and environment*, 20(2), 113-116.
- Newbold, T. (2010). Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography*, 34(1), 3-22.
- Nishikawa, M., Ikeda, H., Kubota, K., & Sota, T. (2010). Taxonomic redefinition and natural history of the endemic silphid beetle *Silpha longicornis* (Coleoptera: Silphidae) of Japan, with an analysis of its geographic variation. *Zootaxa*, 2648(1), 1-31.
- Nonveiller, G., Suarez, F.J., Fritz, M.A. & Van, A.C. (1990). Catalogue of the Mutillidae, Myrmosidae and Bradynobaenidae of the Neotropical Region Including Mexico (Insecta:

Hymenoptera). In: Van-Achtenberg, C. & Noveiller, G. (Eds.). **Hymenopterorum Catalogus. Academic Publishing**, pp. 5-150.

O’neill, E. M., Hearn, E. J., Cogbill, J. M., & Kajita, Y. (2017). Rapid evolution of a divergent ecogeographic cline in introduced lady beetles. *Evolutionary Ecology*, 31(5), 695-705.

O’Neill, K. M., & Evans, H. E. (1983). Alternative male mating tactics in *Bembecinus quinquespinosus* (Hymenoptera: Sphecidae): correlations with size and color variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14(1), 39-46.

O’Neill, K. M. (2001). *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press.

Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., & Fritz, S. (2013). The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, 5(2), 1-36.

Pagel, M. D. (1992). A method for the analysis of comparative data. *Journal of theoretical Biology*, 156(4), 431-442.

Pagel, M. D. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877–884.

Pakhira Malay, K. (2011). Digital image processing and pattern recognition. PHI Learning Private Limited.

Paradis, E., Blomberg, S., Bolker, B., Brown, J., Claude, J., Cuong, H. S., & Desper, R. (2019). Package ‘ape’. *Analyses of phylogenetics and evolution*, version, 2(4).

Pastana, M. N. L., Dagosta, F. C. P., & Esguícero, A. L. H. (2017). A new sexually dichromatic miniature *Hyphessobrycon* (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the Rio Formiga, upper Rio Juruena basin, Mato Grosso, Brazil, with a review of sexual dichromatism in Characiformes. *Journal of fish biology*, 91(5), 1301-1318.

Pateman, R. M., Hill, J. K., Roy, D. B., Fox, R., & Thomas, C. D. (2012). Temperature-dependent alterations in host use drive rapid range expansion in a butterfly. *Science*, 336(6084), 1028-1030

Pike, T. W. (2012). Generalised chromaticity diagrams for animals with n-chromatic colour vision. *Journal of insect behavior*, 25(3), 277-286.

Pinkert, S., Brandl, R., & Zeuss, D. (2017). Colour lightness of dragonfly assemblages across North America and Europe. *Ecography*, 40(9), 1110-1117.

Polidori, C., Borruso, L., Boesi, R., & Andrietti, F. (2009). Segregation of temporal and spatial distribution between kleptoparasites and parasitoids of the eusocial sweat bee, *Lasioglossum malachurum* (Hymenoptera: Halictidae, Mutillidae). *Entomological science*, 12(2), 116-129.

Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., & Selfa, J. (2010). Temporal asynchrony and spatial co-occurrence with the host: the foraging patterns of *Nemka viduata*, a parasitoid of digger wasps (Hymenoptera: Mutillidae and Crabronidae). *Journal of ethology*, 28(2), 353-361.

Preißler, K., & Pröhl, H. (2017). The effects of background coloration and dark spots on the risk of predation in poison frog models. *Evolutionary Ecology*, 31(5), 683-694.

Prudic, K. L., Skemp, A. K., & Papaj, D. R. (2007). Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *Behavioral Ecology*, 18(1), 41-46.

QGIS Development Team. (2016). QGIS geographic information system. *Open source geospatial Foundation project*.

R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.

Rapoport, E.H. (1969). Gloger's rule and pigmentation of Collembola. *Evolution*, 23(4), 622-626.

Reguera, S., Zamora-Camacho, F., & Moreno-Rueda, G. (2014). The lizard *Psammmodromus algirus* (Squamata: Lacertidae) is darker at high altitudes. *Biological Journal of the Linnean Society* 112: 132–141.

Rensch, B. (1929). Das Prinzip geographischer Rassenkreise e das Problem of Artbildung . *Gebrueder Borntraeger*, Berlim.

Rensch, B., 1938, December. Some problems of geographical variation and species-formation. In *Proceedings of the Linnean Society of London* (Vol. 150, No. 4, pp. 275-285). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.

Revell, L. J., & Revell, M. L. J. (2019). Package ‘phytools’.

Rodriguez, J., Pitts, J. P., von Dohlen, C. D., & Wilson, J. S. (2014). Müllerian mimicry as a result of codivergence between velvet ants and spider wasps. *PloS one*, 9(11).

Rojas, B., Rautiala, P., & Mappes, J. (2014). Differential detectability of polymorphic warning signals under varying light environments. *Behavioural processes*, 109, 164-172.

Roulin, A., Almasi, B., Meichtry-Stier, K. S., & Jenni, L. (2011). Eumelanin-and pheomelanin-based colour advertise resistance to oxidative stress in opposite ways. *Journal of evolutionary biology*, 24(10), 2241-2247.

Schmidt, J. O., & Blum, M. S. (1977). Adaptations and responses of *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera: Mutillidae) to predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 21(2), 99-111.

Schweiger, A. H., & Beierkuhnlein, C. (2016). Size dependency in colour patterns of Western Palearctic carabids. *Ecography*, 39(9), 846-857.

Sibeaux, A., Cole, G. L., & Endler, J. A. (2019). Success of the receptor noise model in predicting colour discrimination in guppies depends upon the colours tested. *Vision research*, 159, 86-95.

Smith, A. R. (1978). Color gamut transform pairs. *ACM Siggraph Computer Graphics*, 12(3), 12-19.

Starr, C. K. (1985). A simple pain scale for field comparison of hymenopteran stings. *Journal of Entomological Science*, 20(2), 225-232.

Stavenga, D. G., Leertouwer, H. L., Hariyama, T., De Raedt, H. A., & Wilts, B. D. (2012). Sexual dichromatism of the damselfly *Calopteryx japonica* caused by a melanin-chitin multilayer in the male wing veins. *PloS one*, 7(11).

Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, 80, 573–588.

Stoddard, M.C., & Prum, R.O. (2008). Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: a phylogenetic analysis of new world buntings. *The American Naturalist*, 171(6), 755-776.

Stone, E. A. (2011). Why the phylogenetic regression appears robust to tree misspecification. *Systematic biology*, 60(3), 245-260

Stuart-Fox, D., Moussalli, A., & Whiting, M. J. (2007). Natural selection on social signals: signal efficacy and the evolution of chameleon display coloration. *The American Naturalist*, 170(6), 916-930.

Sugumaran, M. (2002). Comparative biochemistry of eumelanogenesis and the protective roles of phenoloxidase and melanin in insects. *Pigment cell research*, 15(1), 2-9.

Symonds, M. R. (2002). The effects of topological inaccuracy in evolutionary trees on the phylogenetic comparative method of independent contrasts. *Systematic Biology*, 51(4), 541-553.

Takahashi, A. (2013). Pigmentation and behavior: potential association through pleiotropic genes in *Drosophila*. *Genes & genetic systems*, 88(3), 165-174.

Tavares, R. I., Pestana, G. C., Rocha, A. D., Schiavone, D. C., & Guillermo-Ferreira, R. (2018). Come to the dark side: habitat selection of larval odonates depends on background visual patterns. *Ecological Entomology*, 43(5), 640-646.

True, J. R. (2003). Insect melanism: the molecules matter. *Trends in ecology & evolution*, 18(12), 640-647.

Trullas, S. C., van Wyk, J. H., & Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32(5), 235-245.

Tschuch, G. (1993). Sound production in mutillid wasps (Mutillidae, Hymenoptera). *Bioacoustics*, 5(1-2), 123-129.

VanderSal, N. D. (2008). Rapid spatial learning in a velvet ant (*Dasymutilla coccineohirta*). *Animal cognition*, 11(3), 563-567.

VanderSal-Jensen, N. D., Crews, S. C., & Gillespie, R. G. (2016). Is love in the air or at first sight? Mate finding cues used by sympatric male velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae). *Invertebrate Biology*, 135(3), 200-210.

Vernberg, F. J. (1962). Comparative physiology: latitudinal effects on physiological properties of animal populations. *Annual Review of Physiology*, 24(1), 517-544.

Vorobyev, M., & Osorio, D. (1998). Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1394), 351-358.

Wallace, A. R. (1988). Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications. Cosimo, Inc. (Macmillan & Co., 1889).

Wallace, A.R. (1867). Mimicry and other protective resemblances among animals. Westminster Rev. (London ed.) 1 July, 1-43

Watt, W. B. (1968). Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution*, 22(3), 437-458.

White, T. E., & Kemp, D. J. (2016). Color polymorphic lures target different visual channels in prey. *Evolution*, 70(6), 1398-1408.

White, T. E., Dalrymple, R. L., Herberstein, M. E., & Kemp, D. J. (2017). The perceptual similarity of orb-spider prey lures and flower colours. *Evolutionary ecology*, 31(1), 1-20.

Wieczorek, J., Guo, Q., & Hijmans, R. (2004). The point-radius method for georeferencing locality descriptions and calculating associated uncertainty. *International journal of geographical information science*, 18(8), 745-767.

Williams, K. A., Bartholomay, P. R., Cambra, R. A., & Oliveira, M. L. (2019). Review of *Leucospilomutilla* Ashmead and Description of the New Genus *Atlantilla* (Hymenoptera: Mutillidae). *Neotropical Entomology*, 1-16.

Williams, P. (2007). The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(1), 97-118.

Williams, P. (2007). The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(1), 97-118.

Williams, S. E., Shoo, L. P., Isaac, J. L., Hoffmann, A. A., & Langham, G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS biology*, 6(12), e325.

Wilson, K., Cotter, S. C., Reeson, A. F., & Pell, J. K. (2001). Melanism and disease resistance in insects. *Ecology letters*, 4(6), 637-649.

Wilson, J. S., Williams, K. A., Forister, M. L., Von Dohlen, C. D., & Pitts, J. P. (2012). Repeated evolution in overlapping mimicry rings among North American velvet ants. *Nature Communications*, 3(1), 1-7.

Wilson, J. S., Jahner, J. P., Forister, M. L., Sheehan, E. S., Williams, K. A., & Pitts, J. P. (2015). North American velvet ants form one of the world's largest known Müllerian mimicry complexes. *Current Biology*, 25(16), 704-706.

Wilson, J.S., Pan, A.D., Limb, E.S., & Williams, K.A. (2018). Comparison of African and North American velvet ant mimicry complexes: another example of Africa as the 'odd man out'. *PloS one*, 13(1),

Wittkopp, P. J., & Beldade, P. (2009). Development and evolution of insect pigmentation: genetic mechanisms and the potential consequences of pleiotropy. In: *Seminars in cell & developmental biology* (Vol. 20, No. 1, pp. 65-71). **Academic Press**.

Wyszecki, G., & Stiles, W. S. (1982). *Color science* (Vol. 8). New York: Wiley.

Xing, S., Bonebrake, T. C., Tang, C. C., Pickett, E. J., Cheng, W., Greenspan, S. E., ... & Scheffers, B. R. (2016). Cool habitats support darker and bigger butterflies in Australian tropical forests. *Ecology and evolution*, 6(22), 8062-8074.

Yang, J., Wu, Q., Xiao, R., Zhao, J., Chen, J., & Jiao, X. (2018). Seasonal variations in body melanism and size of the wolf spider *Pardosa astrigera* (Araneae: Lycosidae). *Ecology and evolution*, 8(8), 4352-4359.

Zahavi, A., & Zahavi, A. (1999). *The handicap principle: A missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press.

Zeuss, D., Brandl, R., Brändle, M., Rahbek, C., & Brunzel, S. (2014). Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature Communications*, 5, 3874.

Zhao, M., Heinsch, F. A., Nemani, R. R., & Running, S. W. (2005). Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote sensing of Environment*, 95(2), 164-176.

6. Anexos

6.1 Resumo geral das hipóteses que podem explicar traços ou padrões de coloração em formigas-feiticeiras (Hymenoptera: Mutillidae)

Hipótese	Premissa	Referência
	Maior diversidade de cores nos trópicos	Wallace (1878).
	Maior diversidade de cores em regiões temperadas.	e.g., Dalrymple et. al (2015).
	Associação entre gradientes climáticos e reflectância dos comprimentos de onda do infravermelho próximo (NIR), ou seja, coloração não são visíveis para os animais	Munro et al. (2019)
Regra de Gloger	As eumelaninas aumentam com a umidade e diminuem apenas nas temperaturas extremamente baixas, enquanto as feomelaninas prevalecem em regiões secas e quentes e diminuem rapidamente com baixas temperatura	Gloger (1833); Rensch, 1929; porém veja a revisão de Delhey (2019).
Hipótese da Fotoproteção	Em ambientes com alta incidência de radiação solar, os animais mais escuros para fotoproteção dos raios UV-B.	
Melanismo térmico	Animais mais escuros teriam uma vantagem em ambientes frios porque eles podem se tornar ativos antes das formas mais claras.	Watt (1968); Forsman (1997).
Mimetismo Mülleriano por fatores abióticos	Anéis miméticos são formados pela seleção imposta pelo ambiente inorgânico.	Barros (2017).
Eyes spots	Padrões de cores essencialmente semelhantes a olhos e rostos que podem evitar o confronto com o predador.	e.g., Janzen et al. (2010).
Background matching	Semelhança visual com o fundo para diminuir o risco de detecção por predadores visuais	Revisão de Merilaita & Lind (2005)
Coloração disruptiva	Delimitações que dificultam a possibilidade de reconhecimento contorno e impedir a detecção da forma de um animal	Revisão de Merilaita & Lind (2005).
	Manchas de coloração e listas podem ser usados para distrair presas potenciais e predadores de áreas vulneráveis do corpo	Stevens (2005).
Mimetismo Mülleriano por fatores bióticos	Os anéis miméticos de Mutillidae são dirigidos por predadores.	e.g., Wilson et al. (2015).

ANEXO 6.2: Lista dos espécimes fêmeas de formigas-feiticeiras (Hymenoptera: Mutillidae) fotografados e utilizados nas análises da presente dissertação. Os caracteres (-) significam ausência de informação e (?) dúvida acerca da informação.

Espécie	País/Estado	Localidade	Determinador	Longitude	Latitude
<i>Anomophotopsis cometa</i>	RJ	Vargem grande, Teresópolis	D.R Luz e K.A. Williams	-22.41	-42.92
<i>Anomophotopsis cometa</i>	RJ	Maringa	D.R Luz e K.A. Williams	-22.33	-44.55
<i>Anomophotopsis cometa</i>	RS	P. Est. Flores. de Nonoai	D.R Luz e K.A. Williams	-27.43	-53.04
<i>Anomophotopsis cometa</i>	SP	Água funda, Capital	D.R Luz e K.A. Williams	-23.65	-46.62
<i>Anomophotopsis cometa</i>	SP	Boraceia, Salinópolis	D.R Luz e K.A. Williams	-23.55	-45.84
<i>Anomophotopsis cometa</i>	SP	Mogi das cruces	D.R Luz e K.A. Williams	-23.55	-46.17
<i>Anomophotopsis quinteroi</i>	SP	Campos do Jordão, p. estadual	D.R Luz e K.A. Williams	-22.77	-45.60
<i>Atillum bucephalum</i>	AM	Tefé	D.R Luz e K.A Williams	-3.91	-65.19
<i>Atillum bucephalum</i>	CE	Carqueijo, Mucambo	D.R Luz e K.A Williams	-3.84	-40.74
<i>Calomutilla crucigera</i>	RJ	N. Friburgo, S. dos órgãos	Suarez 1964	-22.50	-43.05
<i>Calomutilla crucigera</i>	RJ	PN. Itatiaia	-	-22.37	-44.63
<i>Cephalomutilla argyrosticta</i>	Argentina	Rio negro, lamarque	Casal	-39.46	-65.80
<i>Cephalomutilla distincta</i>	MT	Rosário do oeste	D.R. Luz	-14.84	-56.42
<i>Cephalomutilla distincta</i>	MS	Três Lagoas, faz. José Mendes	D.R. Luz	-20.87	-51.67
<i>Cephalomutilla distincta</i>	MT	Utiariti	D.R. Luz	-13.03	-58.29
<i>Cephalomutilla distincta</i>	SP	Castilho, margem do parana	D.R. Luz	-20.85	-51.60
<i>Cephalomutilla distincta</i>	SP	Guataporá	D.R. Luz	-21.51	-48.04
<i>Cephalomutilla graviceps</i>	Argentina	La Rioja mascain	Casal	-29.49	-66.89
<i>Cephalomutilla haematodes</i>	SP	Salto grande salto	-	-22.88	-50.01
<i>Cephalomutilla haematodes</i>	Argentina	Córdoba, gral roca	Casal, 63	-34.74	-64.80
<i>Cephalomutilla spnov1</i>	CE	Carqueijo	K.A. Williams	-3.84	-40.74
<i>Cephalomutilla spnov1</i>	CE	Carqueijo	K.A. Williams	-3.71	-40.78
<i>Cephalomutilla transversa</i>	MT	Barra tapirapé	D.R. Luz	-11.27	-51.21
<i>Cephalomutilla transversa</i> (parátipo)	MS	Murtinho	-	-21.69	-57.80
<i>Cephalomutilla vivata</i>	MT	Diamantino km 406 br 364	D.R. Luz	-14.24	-56.32
<i>Cephalomutilla vivata</i>	MT	Utiariti rio papagaio	D.R. Luz	-13.38	-58.29
<i>Cephalomutilla vivata</i>	MS	Três Lagoas, faz. José Mendes	K.A. Williams	-20.88	-51.68
<i>Cephalomutilla vivata</i>	SP	Castilho, margem do Paraná	K.A. Williams	-20.87	-51.61
<i>Cephalomutilla vivata</i>	Peru	Pucallpa	K.A. Williams	-8.33	-74.55
<i>Cephalomutilla zelichi</i>	Peru	Pucallpa	K.A. Williams	-8.30	-74.53
<i>Cephalomutilla zelichi</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.85	-56.41

<i>Cephalomutilla zelichi</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.86	-56.41
<i>Darditilla araxa</i>	GO	Campinas	K.A. Williams	-16.82	-49.14
<i>Darditilla araxa</i>	GO	Santa Isabel do morro	K.A. Williams	-11.58	-50.66
<i>Darditilla araxa</i>	MT	Barra tapirapé	K.A. Williams	-11.23	-51.15
<i>Darditilla araxa</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.82	-56.39
<i>Darditilla araxa</i>	MT	Utiariti rio papagaio	K.A. Williams	-13.42	-58.20
<i>Darditilla araxa</i>	Bolívia	Sto Ignácio de Velasco	K.A. Williams	-16.35	-60.95
<i>Darditilla araxa</i>	SP	Campininha	D.R. Luz e K.A. Williams	-23.82	-46.57
<i>Darditilla debillis</i>	MG	Mar de hespanha	D.R Luz e K.A. Williams	-21.86	-43.00
<i>Darditilla debillis</i>	MG	Pouso alegre	D.R Luz e K.A. Williams	-22.25	-45.94
<i>Darditilla debillis</i>	PR	Rio negro	D.R Luz e K.A. Williams	-26.08	-49.78
<i>Darditilla debillis</i>	SP	Barueri	D.R Luz e K.A. Williams	-23.46	-46.93
<i>Darditilla debillis</i>	SP	Campo Limpo Paulista	D.R Luz e K.A. Williams	-23.21	-46.79
<i>Darditilla debillis</i>	SP	Ponte Limeira, Americana	D.R Luz e K.A. Williams	-22.74	-47.33
<i>Darditilla debillis</i>	SP	Garça	D.R Luz e K.A. Williams	-22.22	-49.64
<i>Darditilla felina</i>	RJ	Nova Iguaçu, Res. Bio do Tingua	K.A. Williams	-22.58	-43.43
<i>Darditilla felina</i>	SC	Rio Vermelho	D.R. Luz e K.A. Williams	-27.48	-48.43
<i>Darditilla felina</i>	SP	Est. Biolo. Boraceia, Salinópolis	D.R. Luz e K.A. Williams	-23.64	-45.77
<i>Darditilla felina</i>	SP	Est. Biolo. Boraceia, Salinópolis	D.R. Luz e K.A. Williams	-23.65	-45.80
<i>Darditilla sp.</i>	PA	Santarém	V.M. Lopez 2019	-2.45	-54.70
<i>Darditilla sp. nov.</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. Rio Sucuriu	D.R. Luz e K.A. Williams	-20.51	-51.93
<i>Darditilla tornela</i>	GO	Faz. Aceiro, jatai	D.R. Luz e K.A. Williams	-17.86	-51.75
<i>Darditilla tornela</i>	GO	Jatai	D.R. Luz e K.A. Williams	-17.86	-51.72
<i>Darditilla tornela</i>	GO	S. Isabel, do morro, batatal	D.R. Luz e K.A. Williams	-11.58	-50.67
<i>Darditilla tornela</i>	MS	Três Lagoas, faz. José Mendes	D.R. Luz e K.A. Williams	-20.88	-51.69
<i>Darditilla tornela</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	-	-20.84	-51.67
<i>Darditilla tornela</i>	SP	Castilho, margem do Paraná	D.R. Luz e K.A. Williams	-20.79	-51.50
<i>Dasylabris italica almeriensis</i>	Espanha	Nijar, Almeria	Suarez 1962	36.89	-2.11
<i>Dasylabris maura</i>	Chipre	Isla de Chipre	-	35.06	33.30
<i>Dasylabris maura</i>	Servia	Reljan	J. Suarez 1962	42.31	21.75
<i>Dasylabris maura</i>	Servia	Deliblatska Pescara Banat	-	44.89	21.11

<i>Dasylabris maura arenaria</i>	Marrocos	Rostrogordo, Melilla	Suarez 1962	35.31	-2.98
<i>Dasylabris maura arenaria</i>	Marrocos	Ixmoart (b. sicar) Melilla	-	35.26	-2.94
<i>Dasylabris maura lepida</i>	Espanha	Laujar, Almeria	-	36.99	-2.90
<i>Dasylabris maura lepida</i>	Espanha	Punta Sabinal, Almeria	Suarez 1962	36.73	-2.74
<i>Dasymutilla arachnoides</i>	México	Acapulco, Guerrero	-	16.87	-99.80
<i>Dasymutilla bioculata</i>	EUA	Asotin, WN	Ferguson 1964	46.15	-115.53
<i>Dasymutilla birkmani</i>	EUA	Wallace, Nebraska	Ferguson 1964	40.85	-101.18
<i>Dasymutilla californica</i>	EUA	Byron, contra costa co, calif.	Ferguson 1964	37.85	-121.69
<i>Dasymutilla coccineohirta</i>	EUA	Antioch, contra costa co. Calif	Ferguson 1964	37.86	-121.90
<i>Dasymutilla coccineohirta</i>	EUA	Antioch, contra costa co. Calif	Ferguson 1964	37.87	-121.83
<i>Dasymutilla erythrina</i>	México	Teotihuacán	K.A. Williams	19.64	-98.86
<i>Dasymutilla ieda</i>	EUA	Wallace, Nebraska	Ferguson 1964	40.84	-101.18
<i>Dasymutilla o. comanche</i>	EUA	Omaha, Nebras.	Ferguson 1964	41.33	-95.88
<i>Dasymutilla occidentalis</i>	EUA	Riley co. Kans.	-	39.12	-94.47
<i>Dasymutilla occidentalis</i>	EUA	Billy's id Okefenokee Swampga.	-	30.67	-82.33
<i>Dasymutilla quadriguttata</i>	EUA	Halsey, Nebraska	Ferguson, 1964	41.89	-100.31
<i>Ephuta crusa</i>	SP	Ubatuba, penm n. Picinguaba	D.R. Luz e K.A. Williams	-23.37	-44.82
<i>Hoplocrates cephalotes</i>	RJ	Floresta da tijuca	K.A. Williams	-22.96	-43.28
<i>Hoplocrates cephalotes</i>	RJ	Itatiaia	D.R. Luz	-22.45	-44.59
<i>Hoplocrates cephalotes</i>	MG	Viçosa	D.R. Luz	-20.76	-42.86
<i>Hoplocrates cephalotes</i>	MG	São Domingos do Chalet Manhumirim	D.R. Luz	-20.38	-41.97
<i>Hoplocrates cephalotes</i>	ES	Linhares	D.R. Luz	-19.46	-40.07
<i>Hoplocrates cephalotes</i>	SP	Ubatuba, penm n. Picinguaba	D.R. Luz	-23.38	-44.83
<i>Hoplocrates cephalotes</i>	SP	Santo amaro, cocaia	D.R. Luz	-23.79	-46.67
<i>Hoplocrates miles</i>	MG	Barreiro de cima, bh	Lenko	-20.03	-43.98
<i>Hoplocrates smithi</i>	GO	Faz. Cachoeirinha, jatai	Lenko	-17.89	-51.68
<i>Hoplocrates smithi</i>	MS	Três Lagoas, margem do rio sucurin	-	-20.65	-51.81
<i>Hoplocrates specularis</i>	MG	Passa Quatro, Faz dos Campos	D.R. Luz	-22.40	-44.97
<i>Hoplocrates specularis</i>	RJ	Mury, nova Friburgo	D.R. Luz	-22.34	-42.48
<i>Hoplocrates specularis</i>	SC	Corupá	D.R. Luz	-26.45	-49.23
<i>Hoplocrates specularis</i>	SC	São bentos do Sul	D.R. Luz	-26.26	-49.40

<i>Hoplocrates specularis</i>	SP	São José o barreiro, serra da bocaina	D.R. Luz	-22.94	-44.66
<i>Hoplomutilla bequaerti</i>	AM	Benjamin Constant	Lenko	-4.38	-70.06
<i>Hoplomutilla bequaerti</i>	Peru	Satipo huancayo	Lenko	-11.36	-74.73
<i>Hoplomutilla bequaerti</i>	Peru	Satipo huancayo	Lenko	-11.32	-74.72
<i>Hoplomutilla deresa</i>	AC	Cruz do sul?	-	-7.63	-72.68
<i>Hoplomutilla deresa</i>	PA	Óbidos	K.A. Williams	-1.84	-55.44
<i>Hoplomutilla goyazana</i>	BA	Jacobina	Suarez 63	-11.13	-40.47
<i>Hoplomutilla goyazana</i>	GO	Jatai	-	-17.90	-51.69
<i>Hoplomutilla goyazana</i>	GO	Niquelândia	-	-14.43	-48.53
<i>Hoplomutilla goyazana</i>	MS	Três Lagoas	-	-20.78	-51.76
<i>Hoplomutilla goyazana</i>	PA	Cachimbo	Lenko	-8.95	-54.90
<i>Hoplomutilla larvata</i>	PA	Ananindeua	K.A. Williams	-1.23	-48.35
<i>Hoplomutilla larvata</i>	AM	Benjamin Constant, rio javary	-	-4.34	-70.06
<i>Hoplomutilla lenkoi</i> (holótipo)	RO	V. Rondônia 378km s de p. Velho	Suarez	-7.99	-64.01
<i>Hoplomutilla lima</i>	GO	Jatai	Lenko	-17.89	-51.68
<i>Hoplomutilla macrogastra</i>	BA	Villa Nova	Mickel 1938	-12.05	-44.88
<i>Hoplomutilla myops</i>	GO	Vianópolis	Suarez	-16.73	-48.51
<i>Hoplomutilla myops</i>	MG	Lagoa santa	-	-19.19	-51.37
<i>Hoplomutilla myops</i>	MS	Bodoquiena (sic!)	Suarez	-20.55	-56.80
<i>Hoplomutilla myops</i>	SP	Franca	Mickel 38	-20.50	-47.33
<i>Hoplomutilla myops</i>	SP	Luiz Antônio, jatai	K.A. Williams	-21.55	-47.66
<i>Hoplomutilla myops flavimyops</i>	BA	Maracas geares	-	-13.49	-40.50
<i>Hoplomutilla myops flavimyops</i>	DF	Brasília	-	-15.69	-47.97
<i>Hoplomutilla myops flavimyops</i>	GO	Niquelândia	-	-14.39	-48.55
<i>Hoplomutilla myops flavimyops</i>	MT	Utiariti rio papagaio	-	-13.01	-58.29
<i>Hoplomutilla myops flavimyops</i>	MT	Chapada dos guim.	Suarez	-15.46	-55.77
<i>Hoplomutilla paradoxa</i>	AM	São Paulo de Olivença, rio Solimões	K.A. Williams	-3.51	-68.98
<i>Hoplomutilla paradoxa</i>	MT	Diamantino	-	-14.23	-56.27
<i>Hoplomutilla patricialis</i>	Colombia	Bogotá	Suarez	4.73	-74.00
<i>Hoplomutilla phorcys</i>	AM	Benjamin Constant, Rio javary	K.A. Williams	-4.36	-70.06

<i>Hoplomutilla phorcys</i>	AM	Benjamin Constant, Rio Javary	-	-4.36	-70.06
<i>Hoplomutilla phorcys</i>	PA	Obidos, Traira	K.A. Williams	-1.58	-55.42
<i>Hoplomutilla serena</i>	MG	Serra do Caraça	-	-20.12	-43.50
<i>Hoplomutilla serena</i>	MG	Serra do Sipo	Lenko	-19.35	-43.62
<i>Hoplomutilla serena</i>	SP	Barueri	Casal 1962	-23.44	-46.85
<i>Hoplomutilla serena</i>	SP	São José do Barreiro Serra da Bocaina	Ma. Guimarães	-22.94	-44.66
<i>Hoplomutilla sp.nov.</i>	BA	Raso da Catarina	K.A. Williams	-9.65	-38.65
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	BA	Ilhéus, Mata Esperança	K.A. Williams	-14.78	-39.07
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	BA	Andaraí, Mata Carrasco	-	-11.91	-41.21
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	ES	Conc. Barra	-	-18.45	-39.92
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	ES	Linhares	-	-19.42	-40.07
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	GO	Campinas	Mickel	-16.57	-49.18
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	MG	Ouro Preto	Mickel	-20.38	-43.50
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	MG	Sete Lagoas	-	-19.46	-44.28
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	RJ	Barra da Tijuca	-	-23.01	-43.39
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	RJ	Itatiaya	Lenko	-22.46	-44.57
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	RJ	Nova Iguaçu, res. Biolo do Tinguá	-	-22.59	-43.44
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	SP	Ilha Bela	Suarez	-23.79	-45.44
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	SP	São Sebastião	K.A. Williams	-23.78	-45.46
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	SP	São Carlos	Lenko	-22.07	-47.86
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	SC	Corupá	Casal	-26.42	-49.22
<i>Hoplomutilla spinosa</i>	SC	Rio Vermelho	-	-27.50	-48.43
<i>Hoplomutilla transversa</i>	AM	Tefé	-	-3.43	-64.73
<i>Hoplomutilla transversa</i>	CE	Carquejo	K.A. Williams	-3.84	-40.74
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	AM	Tefé	-	-3.91	-65.19
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	AM	Tefé	-	-3.44	-65.11
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	BA	Juazeiro	C.E. Mickel 1962	-9.47	-40.79
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	BA	Barreiras	Casal 1958	-12.15	-44.99
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	CE	Carqueijo, Mucambo	-	-3.83	-40.74
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	CE	Fortaleza	-	-3.72	-38.76
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	PE	Faz. Amapá, Agrestina	-	-8.48	-35.94
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	PE	Base de Serra. Negra- Floresta	Lenko 1962	-8.66	-38.03

<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	PI	Teresina	K.A. Williams 2013	-5.09	-42.80
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	GO	48km n de Porangatu	-	-13.13	-49.26
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	GO	48km n de Porangatu	-	-13.35	-49.45
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	MG	Itaobim	-	-16.66	-41.53
<i>Leucospilomutilla cerbera</i>	PB	Juazeirinho, Soledade	Casal 1963	-7.07	-36.55
<i>Leucospilomutilla staurogastra</i>	SP	Botucatu	-	-22.83	-48.43
<i>Leucospilomutilla staurogastra</i>	SP	Guatapar	K.A. Williams 2013	-21.49	-48.03
<i>Lophomutilla chrysomalina</i>	RJ	Nova Iguaçu, R. Bio. do Tingu	S.T. Amarante	-22.58	-43.42
<i>Lophomutilla corupa</i>	RJ	P.E. do Desengano	-	-21.93	-42.01
<i>Lophomutilla corupa</i>	PR	Morretes, parna do pau oco	K.A. Williams	-25.58	-48.88
<i>Lophomutilla lenkoi</i>	SP	Ilha da Vitria	-	-23.75	-45.01
<i>Lophomutilla lenkoi</i> (holtipo)	SP	Interlagos	Suarez 1962	-23.75	-46.72
<i>Lophomutilla mickeli</i> (holtipo)	SP	E. E. Boracia, Salespolis	Suarez 1962	-23.54	-45.83
<i>Lophomutilla p. jaragua</i>	BA	Porto Seguro, est. Eco. Pau brasil	K.A. Williams	-16.40	-39.05
<i>Lophomutilla p. jaragua</i>	MG	Cambuquira	-	-21.85	-45.28
<i>Lophomutilla p. jaragua</i>	PR	P. Est. do Pau Oco	-	-25.57	-48.88
<i>Lophomutilla p. jaragua</i>	RJ	Itatiaia	-	-22.47	-44.60
<i>Lophomutilla p. jaragua</i>	SP	Ubatuba, parque municipal	-	-23.42	-45.09
<i>Lophomutilla p. jaragua</i>	SP	Ilha de bzios	-	-23.81	-45.14
<i>Lophomutilla prionophora jaragua</i> (partipo)	SC	Corup	-	-26.45	-49.24
<i>Lophomutilla vianai</i> (partipo)	Argentina	Misiones. Depart. Concep. Sta. Maria	Casal 1961	-27.93	-55.41
<i>Lophomutilla yala</i>	SP	Ubatuba, P.E. da Serra do Mar	K.A. Williams	-23.36	-44.84
<i>Lynchiatilla armanda</i>	RJ	Nova Iguaçu, R. Bio. do Tingu	S.T. Amarante	-22.58	-43.42
<i>Lynchiatilla armanda</i>	RJ	Vargem Grande, Teresopolis	K.A. Williams	-22.41	-42.92
<i>Lynchiatilla armanda</i>	SP	Boraceia, Salinpolis	K.A. Williams	-23.55	-45.85
<i>Lynchiatilla silvai</i>	SP	Viradouro	K.A. Williams	-20.89	-48.29
<i>Lynchiatilla silvai</i>	SP	Mogi das cruces	D.J. Brothers	-23.55	-46.16
<i>Lynchiatilla tacana</i>	Uruguai	Soriano, p. Del Puerto	K.A. Williams	-33.48	-58.26
<i>Lynchiatilla tacana</i>	SP	Barueri	D.J. Brothers	-23.51	-46.87
<i>Mutilla europaea</i>	Espanha	Lugo	J. Suarez 1962	43.43	-7.31
<i>Mutilla europaea mikado</i>	Japo	Daisen (Totautari)	D.J. Brothers 1974	35.38	133.54

<i>Mutilla quinquemaculata</i>	Chipre	Cyprus - Cherkas	J. Suarez 1962	35.13	33.43
<i>Mutilla quinquemaculata</i>	Itália	Roma, Jsala Sacza	J. Suarez 1963	41.92	12.50
<i>Mutilla quinquemaculata</i>	Itália	Roma, Fiumicino	-	41.81	12.23
<i>Myrmilla calva</i>	Espanha	Berja, Almeria	-	36.84	-2.95
<i>Myrmilla calva</i>	Espanha	Laujar, Almeria	-	36.99	-2.90
<i>Pappognatha patruelis</i>	SP	Caraguatatuba, res. Flor.	Lenko 1962	-23.59	-45.38
<i>Pappognatha speciosa</i>	Colômbia	Amazonas, Leticia	K.A. Williams	-4.19	-69.93
<i>Pappognatha speciosa</i>	Colombia	Amazonas, Leticia	K.A. Williams	-4.18	-69.93
<i>Pseudomethoca anthracina</i>	EUA	Corral Hollow, San Joaquin co.	Ferguson 1964	37.57	-121.53
<i>Pseudomethoca brevis</i>	SP	Mogi das Cruzes	Williams	-23.55	-46.17
<i>Pseudomethoca brevis</i>	RJ	Nova Iguaçu, R. Bio. do Tinguá	-	-22.58	-43.42
<i>Pseudomethoca cubiceps</i>	SP	Barueri	Williams	-23.38	-46.80
<i>Pseudomethoca gounellei</i>	MT	Chapada dos Guimarães	K.A. Williams	-15.44	-55.65
<i>Pseudomethoca gounellei</i>	MS	Três Lagoas	K.A. Williams	-20.52	-51.61
<i>Pseudomethoca gounellei</i>	MT	Rosário oeste	K.A. Williams	-14.79	-56.42
<i>Pseudomethoca gounellei</i>	SP	Garça	K.A. Williams	-22.25	-49.64
<i>Pseudomethoca m. brevipunctata</i>	MG	Serra do Caraça	Lenko	-20.14	-43.54
<i>Pseudomethoca m. brevipunctata</i>	RJ	Itatiaya	Lenko	-22.46	-44.65
<i>Pseudomethoca m. brevipunctata</i>	RJ	Parque Nacional Serra dos Órgãos	Lenko	-22.48	-43.07
<i>Pseudomethoca m. brevipunctata</i>	SP	Eng. Lefevre, Campos do Jordão	Lenko	-22.79	-45.60
<i>Pseudomethoca m. brevipunctata</i> (parátipo)	SP	Alto da Serra-Cajuru- [Paranapiacaba]	Mickel	-23.81	-47.12
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	ES	Parque Sooretama, Linhares	Lenko	-19.14	-40.05
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	PR	Rio Negro	-	-26.09	-49.76
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	RJ	Estrada de Sumaré, Guanabara	Lenko	-22.94	-43.24
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	RJ	Nova Iguaçu, R. Bio. do Tinguá	S.T. Amarante	-22.55	-43.40
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	RS	Cambará do Sul, Itaimbezinho	K.A. Williams	-29.17	-50.09
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	SC	Rio Vermelho	-	-27.50	-48.45
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	SP	Caraguatatuba, Res.Flor	Lenko	-23.58	-45.43
<i>Pseudomethoca melanocephala</i>	SP	Ilha Bela	Suarez 1958	-23.82	-45.30
<i>Pseudomethoca paludata?</i>	EUA	Halsey, Nebraska	Ferguson 1964	41.91	-100.26
<i>Pseudomethoca simillima</i>	EUA	Haverhill, mass.	Ferguson 1953	42.79	-71.07

<i>Pseudomethoca spp1.</i>	AP	Serra lombard (Limão)	-	2.83	-51.83
<i>Pseudomethoca spp2</i>	PR	Tunas, Parques das Lauráceas	-	-24.86	-48.72
<i>Pseudomethoca turnalis</i>	SP	Barueri	Lenko	-23.46	-46.84
<i>Reedomutilla heraldica</i>	Argentina	Buenos aires, Puan F. Solá	-	-37.92	-62.73
<i>Ronisia brutia</i>	Grécia	Micenas, T. de Agamémnon	K.A. Williams 2013	37.73	22.76
<i>Ronisia ghilianii</i>	Espanha	Laujar, Almeria	K.A. Williams 2013	36.99	-2.90
<i>Ronisia ghilianii</i>	Espanha	Laujar	K.A. Williams 2013	37.00	-2.90
<i>Ronisia ghilianii</i>	Itália	Isola, Sacra (Roma fiumicino)	-	41.75	12.48
<i>Smicromyrme partita</i>	Espanha	La canada, Almeria	J. Suarez 1962	36.85	-2.46
<i>Smicromyrme partita</i>	Espanha	Gergal, Almeria	-	37.12	-2.54
<i>Smicromyrme partita</i>	Espanha	Laujar, Almeria	-	36.99	-2.90
<i>Smicromyrme partita</i>	Marrocos	Granja Muluya, Quebdana	-	33.36	-3.32
<i>Smicromyrme rufipes</i>	Servia	Zemun, ratno ostrvo	Suarez 1962	44.83	20.43
<i>Smicromyrme rufipes</i>	Finlândia	Helsingin pitäjä pennia	-	60.33	25.04
<i>Smicromyrme rufipes</i>	Austria	Strasshof	-	48.31	16.64
<i>Squamulotilla ardescens</i>	Japão	Miyanoura, Yaku is	-	30.38	130.54
<i>Stenomutilla argentata sabulosa</i>	Espanha	La joya, Almeria	J. Suarez 1962	37.09	-2.58
<i>Stenomutilla argentata sabulosa</i>	Espanha	Gergal, Almeria	-	37.12	-2.55
<i>Suareztilia centrovittata</i>	GO	Faz. Aceiro, jatai	-	-17.82	-51.75
<i>Suareztilia centrovittata</i>	GO	Faz. Nova Orlândia, jatai	-	-17.82	-51.74
<i>Suareztilia centrovittata</i>	MT	Km 406 diamantino, rio verde	-	-14.39	-56.51
<i>Suareztilia centrovittata</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	-	-13.02	-58.29
<i>Suareztilia gazagnairei</i>	AM	Tefé	Casal 1968	-3.91	-65.19
<i>Suareztilia gazagnairei</i>	CE	Carqueijo	Casal 1968	-3.84	-40.74
<i>Suareztilia gazagnairei</i>	SE	Itaporanga da Ajuda	Casal 1968	-11.00	-37.31
<i>Tallium aracati</i>	CE	Russas	K.A. Williams	-4.86	-38.02
<i>Tallium camposseabrai</i> (parátipo)	CE	Aurora	Casal 1960	-6.94	-38.97
<i>Tallium catulus</i>	Argentina	Mendoza, potrerillos	Casal 1963	-39.38	-65.82
<i>Tallium catulus</i>	Argentina	Rio negro, lamarque	Casal 1963	-39.29	-65.87
<i>Tallium catulus pampay</i> (parátipo)	Argentina	Rio negro, lamarque	Casal 1960	-39.38	-65.82
<i>Timulla intermissa</i> (parátipo)	SP	Estação raiz da serra	Mickel	-23.83	-46.35
<i>Timulla lineoloides</i>	SP	Barueri	Suarez 1951	-23.50	-46.95

<i>Timulla lineoloides</i>	SP	Boraceia	-	-22.19	-48.77
<i>Timulla lineoloides</i> (parátipo)	SP	Cantareira	Mickel	-23.41	-46.60
<i>Timulla lule</i> (parátipo)	Argentina	San Pedro de colalao Tucumán	Casal	-26.24	-65.51
<i>Timulla manni</i>	AM	Barcelos	-	-0.98	-62.92
<i>Timulla manni</i>	Argentina	Terr. Formosa, Gran. Guardia	O.H. Casal 1955	-25.87	-58.84
<i>Timulla manni</i>	Argentina	Misiones, Iguazu	-	-25.72	-54.45
<i>Timulla manni</i>	Ecuador	Pichincha, centr. Cient. R. Paienque,	-	-0.17	-78.46
<i>Timulla ntermissa</i> (parátipo)	PR	Rio Negro	Mickel	-26.09	-49.78
<i>Timulla odice</i>	PI	Parque Nacional Sete Cidades	-	-4.10	-41.71
<i>Timulla odice</i>	SP	Santo Amaro	Suarez, 1958	-23.71	-46.73
<i>Timulla odice</i> (parátipo)	SP	Alto da serra	Mickel	-23.89	-46.57
<i>Timulla spiniclypeata</i>	SP	Onda Verde	Suarez 1958	-20.62	-49.30
<i>Timulla spiniclypeata</i>	MG	Serra caraça	Lenko 1962	-20.12	-43.50
<i>Timulla spiniclypeata</i> (parátipo)	SP	Franca	Mickel	-20.50	-47.34
<i>Timulla spoliatrix</i>	PA	Santarém (Ponta Negra)	Brothers 1974	-2.48	-54.77
<i>Traumatomutilla graphica</i>	PR	Porto Cabral	K.A. Williams	-27.01	-48.59
<i>Traumatomutilla aemulata</i>	MT	Chapada dos guim.	K.A. Williams	-15.46	-55.79
<i>Traumatomutilla auriculata</i>	RJ	Nova Iguaçu, Res. Bio do Tingua	D.R. Luz e K.A. Williams	-22.59	-43.44
<i>Traumatomutilla austera</i>	SP	Campinas	K.A. Williams	-22.94	-46.96
<i>Traumatomutilla bellicosa</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	K.A. Williams	-13.59	-58.28
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	GO	-	Mickel 1955	-15.83	-49.84
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	PE	Base de S. Negra floresta	K.A. Williams	-8.66	-38.03
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	MT	Rosário do oeste	-	-14.80	-56.38
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	MT	Chavantina	J. Suarez 1966	-14.74	-52.44
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	GO	30km norte de Gurupi	K.A. Williams	-11.86	-49.04
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	AM	Tefé	K.A. Williams (id:ira)	-3.91	-65.19
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	BA	Ibiraba	K.A. Williams (id:ira)	-10.79	-42.82
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	BA	Juazeiro	K.A. Williams (id:ira)	-9.44	-40.53
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	CE	Carqueijo	K.A. Williams (id:ira)	-3.84	-40.74
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	CE	Fortaleza	K.A. Williams (id:ira)	-3.80	-38.52
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	MA	Prox. Grajau	K.A. Williams (id:ira)	-5.82	-46.16
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	PB	Juazeirinho, Soledade	K.A. Williams (id:ira)	-7.07	-36.58

<i>Traumatomutilla bifurca</i>	PE	Carnaubeira, M. Florcata	K.A. Williams (id:ira)	-8.32	-38.74
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	PI	Teresina	K.A. Williams (id:ira)	-5.27	-42.88
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	PI	5km de e Oeiras, Fazenda talhada	K.A. Williams (id:ira)	-7.02	-42.12
<i>Traumatomutilla bifurca</i>	TO	São Félix do Tocantins	K.A. Williams (id:ira)	-10.17	-46.66
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	GO	Jatai	-	-17.86	-51.75
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	MG	Sete lagoas	-	-19.45	-44.28
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. Rio Sucuriu	-	-20.50	-51.92
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	MS	Murtinho	Mickel 52	-21.69	-57.80
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	-	-13.58	-58.31
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	PA	Cacho. Do espalho? Rio Xingu	K.A. Williams	-3.44	-51.66
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	SP	Ibitinga	K.A. Williams	-21.71	-48.83
<i>Traumatomutilla bivittata</i>	SP	Botucatu	K.A. Williams	-22.88	-48.41
<i>Traumatomutilla borba</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	K.A. Williams	-13.55	-58.28
<i>Traumatomutilla borba</i>	MT	Barra tapirapé	K.A. Williams	-11.23	-51.12
<i>Traumatomutilla borba</i>	RO	Ji Paraná	K.A. Williams	-10.94	-61.97
<i>Traumatomutilla caipira</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	K.A. Williams	-20.85	-51.68
<i>Traumatomutilla caipira</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.85	-56.40
<i>Traumatomutilla caipira</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.87	-51.75
<i>Traumatomutilla caipira</i>	SP	Luiz Antônio, Jatai	K.A. Williams	-21.55	-47.65
<i>Traumatomutilla caipira</i>	SP	Piraju	K.A. Williams	-23.20	-49.43
<i>Traumatomutilla chilca</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.85	-56.40
<i>Traumatomutilla crisca</i>	DF	Res. Biológica águas emendadas	K.A. Williams	-15.52	-47.56
<i>Traumatomutilla crisca</i>	MG	Sant. Vitoria	K.A. Williams	-23.72	-46.64
<i>Traumatomutilla crisca</i>	MT	Chapada dos Guimarães	K.A. Williams	-18.90	-50.11
<i>Traumatomutilla crisca</i>	SP	Campininha	K.A. Williams	-15.47	-55.78
<i>Traumatomutilla demissa</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.87	-51.75
<i>Traumatomutilla demissa</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.87	-51.77
<i>Traumatomutilla demissa</i>	MS	Três Lagoas	K.A. Williams	-20.79	-51.77
<i>Traumatomutilla demissa</i>	SP	Nova Europa	K.A. Williams	-21.78	-48.56
<i>Traumatomutilla demissa</i>	SP	Itirapina	K.A. Williams	-22.27	-47.81

<i>Traumatomutilla demissa</i>	MS	Três Lagoas	K.A. Williams	-20.50	-51.91
<i>Traumatomutilla dubia albata</i>	PA	Obidos	-	-1.82	-55.59
<i>Traumatomutilla dubia albata</i>	AM	Barcelos	K.A. Williams	-0.96	-62.82
<i>Traumatomutilla dubia albata</i>	AM	S. Joao, tapuquara	K.A. Williams	-0.39	-65.02
<i>Traumatomutilla dubia albata</i>	PA	Obidos, traíra	K.A. Williams	-1.67	-54.59
<i>Traumatomutilla duplicata</i>	RS	Pelotas	K.A. Williams	-31.90	-52.56
<i>Traumatomutilla gausapata</i>	GO	Colinas do sul, Serra da Mesa	K.A. Williams	-13.99	-48.14
<i>Traumatomutilla gausapata</i>	MT	Utiariti, Rio pPapagaio	K.A. Williams	-13.57	-58.32
<i>Traumatomutilla gausapata</i>	MT	Rio Araguaia, opposiite macaúba	K.A. Williams	-11.59	-50.79
<i>Traumatomutilla gemella</i>	RJ	Itatiaia	Lenko 1965	-22.48	-44.63
<i>Traumatomutilla gemella</i>	SP	Ilha dos búzios	-	-23.81	-45.14
<i>Traumatomutilla gemella</i>	SP	Ilha dos búzios	-	-23.81	-45.14
<i>Traumatomutilla gemella</i>	SP	Estação Pillar [Mauá]	Mickel	-23.71	-46.46
<i>Traumatomutilla gemina</i>	PA	Santaremzinho, Itaituba, Rio Tapajós	K.A. Williams	-2.91	-54.96
<i>Traumatomutilla gemina</i>	MS	Porto Murtinho	K.A. Williams	-21.66	-57.86
<i>Traumatomutilla gemina</i>	PA	Santaremzinho, Itaituba, Rio Tapajós	K.A. Williams	-3.23	-54.90
<i>Traumatomutilla geographica</i>	GO	Campinaçu, Serra da Mesa	K.A. Williams	-13.81	-48.55
<i>Traumatomutilla geographica</i>	GO	Colinas do sul, Serra da Mesa	K.A. Williams	-14.14	-48.13
<i>Traumatomutilla geographica</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.79	-56.45
<i>Traumatomutilla geographica</i>	MT	Rio verde, diamantino	K.A. Williams	-14.38	-56.48
<i>Traumatomutilla graphica</i>	RO	Ter. Rondônia, pimenta Bueno	K.A. Williams	-11.73	-60.75
<i>Traumatomutilla graphica</i>	SP	Boa esperança do sul	K.A. Williams	-21.98	-48.39
<i>Traumatomutilla graphica</i>	PA	Obidos	K.A. Williams	-1.84	-55.52
<i>Traumatomutilla graphica</i>	AC	Cruz do sul	K.A. Williams	-7.66	-72.69
<i>Traumatomutilla graphica</i>	BA	Maracas, mata do cipó	K.A. Williams	-13.54	-40.45
<i>Traumatomutilla graphica</i>	ES	Conceição da barra	-	-18.69	-39.90
<i>Traumatomutilla graphica</i>	GO	Jataí	-	-17.89	-51.77
<i>Traumatomutilla graphica</i>	MS	Três Lagoas	-	-20.69	-51.74
<i>Traumatomutilla graphica</i>	Bolivia	El Carmem	-	-18.78	-58.62
<i>Traumatomutilla guarata</i>	RJ	Mangaratiba	K.A. Williams	-22.91	-44.07
<i>Traumatomutilla guarisa</i>	MT	Utiariti rio papagaio	K.A. Williams	-13.02	-58.29

<i>Traumatomutilla incerta</i>	PA	Obidos baixo amazonas	K.A. Williams	-1.86	-55.49
<i>Traumatomutilla indica</i>	AM	Tefé	-	-3.41	-64.72
<i>Traumatomutilla indica</i>	BA	Salvador	Lenko,1963	-12.76	-38.37
<i>Traumatomutilla indica</i>	CE	Carqueijo	-	-3.83	-40.74
<i>Traumatomutilla indica</i>	CE	Russas	Suarez,1991	-4.89	-37.99
<i>Traumatomutilla indica</i>	MA	Aldeia Araçu, Igarapé Gurupi	-	-2.66	-46.40
<i>Traumatomutilla indica</i>	PA	Caldeirão, r. Itacaiunas	-	-5.88	-50.48
<i>Traumatomutilla indica</i>	PA	Canindé rio Gurupi	-	-2.57	-46.52
<i>Traumatomutilla indica</i>	PE	Agrestina	-	-8.40	-35.88
<i>Traumatomutilla indica</i>	SC	Rio vermelho	-	-27.48	-48.43
<i>Traumatomutilla indica</i>	Cura	Curaçao, Hate	-	12.24	-69.07
<i>Traumatomutilla indica</i>	Peru	Pucallpa	-	-8.37	-74.64
<i>Traumatomutilla indica</i>	Suri	Langaman Kondre, Marowijne Dist.	-	5.63	-54.26
<i>Traumatomutilla indica</i>	Suri	Christian kondre, marowijne dist	-	5.61	-54.24
<i>Traumatomutilla indicoides</i>	MS	Três Lagoas, Margem do rio sucruí	K.A. Williams	-20.49	-51.91
<i>Traumatomutilla inermis</i>	BA	Mata de São João Reserva de Sapiranga	K.A. Williams	-12.57	-38.04
<i>Traumatomutilla inermis</i>	ES	Parque Sooretama, Linhares	Lenko 1962	-19.15	-40.04
<i>Traumatomutilla inermis</i>	ES	Conc. da Barra	-	-18.45	-39.93
<i>Traumatomutilla inermis</i>	MG	Calado, Rio Doce	Lenko 1962	-19.57	-42.63
<i>Traumatomutilla inermis</i>	MG	Mar de Hespanha	Lenko 1962	-21.85	-43.00
<i>Traumatomutilla inermis</i>	RJ	Itatiaia	Lenko 1962	-22.47	-44.63
<i>Traumatomutilla inermis</i>	RJ	Vargem Grande	K.A. Williams	-22.97	-43.51
<i>Traumatomutilla inermis</i>	RJ	Palmeiras	Lenko 1962	-22.78	-43.46
<i>Traumatomutilla inermis</i>	SC	Rio vermelho	-	-27.49	-48.43
<i>Traumatomutilla inermis</i>	SC	Rio vermelho	-	-27.50	-48.43
<i>Traumatomutilla inermis</i>	SP	Água Funda, capital	-	-23.64	-46.62
<i>Traumatomutilla inermis</i>	SP	Res. Florestal, Caraguatatuba	Lenko 1962	-23.60	-45.40
<i>Traumatomutilla inermis</i>	SP	Ilha Iela	Lenko 1962	-23.81	-45.35
<i>Traumatomutilla inermis</i>	SP	Res. Biológica de Boraceia, salas polis	Lenko 1962	-23.62	-45.81

<i>Traumatomutilla inermis affinis</i>	RJ	Rio de janeiro	Mickel	-22.95	-43.25
<i>Traumatomutilla inermis affinis</i>	RJ	Belfo roxo	-	-22.76	-43.39
<i>Traumatomutilla inermis affinis</i>	ES	Linhares	-	-19.45	-40.06
<i>Traumatomutilla inermis affinis</i>	ES	Conc. Da barra	-	-18.44	-39.91
<i>Traumatomutilla inermis affinis</i>	MG	Teófilo Otoni	-	-17.84	-41.44
<i>Traumatomutilla inermis affinis</i>	SP	S. Sebastião	-	-23.78	-45.42
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	GO	Colinas do sul, Serra da Mesa	Silvestre, Dietz e Campaner	-14.13	-48.09
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.86	-51.75
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	MG	Uberlândia	-	-18.84	-48.24
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.78	-56.41
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	K.A. Williams	-13.02	-58.28
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	MT	Xingu	K.A. Williams	-10.56	-53.53
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	RO	Pimenta Bueno	K.A. Williams	-11.64	-61.16
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	SP	Botucatu	K.A. Williams	-22.88	-48.40
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	SP	Franca	K.A. Williams	-20.52	-47.31
<i>Traumatomutilla juvenilis</i>	SP	Ibitinga	K.A. Williams	-21.71	-48.83
<i>Traumatomutilla laida</i>	MT	Alto do céu, chapada dos gui	K.A. Williams	-15.47	-55.80
<i>Traumatomutilla laida</i>	SP	Nova Europa	K.A. Williams	-21.77	-48.55
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	MT	Barra tapirapés	K.A. Williams	-11.26	-51.11
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	MT	C. Guimarães	K.A. Williams	-15.47	-55.77
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.87	-51.77
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.86	-51.73
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	MS	Três Lagoas margem do rio	K.A. Williams	-20.48	-51.93
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	SP	Faz. Itaquere, esperança do sul	K.A. Williams	-22.01	-48.38
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	SP	Ribeirão preto	K.A. Williams	-21.22	-47.85
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	SP	São Carlos	-	-21.98	-47.87
<i>Traumatomutilla latevittata</i>	PA	Cachimbo	-	-8.95	-54.90
<i>Traumatomutilla lineifera</i>	BA	Sta. Rita de cássia	K.A. Williams	-10.95	-44.51
<i>Traumatomutilla lugubrina</i>	SP	Ipiranga	K.A. Williams	-22.03	-47.95
<i>Traumatomutilla lugubrina</i>	SP	Barueri	K.A. Williams	-23.46	-46.84
<i>Traumatomutilla lusca</i>	PA	Macaúba, mangabeira	K.A. Williams	-5.63	-50.20
<i>Traumatomutilla maesta</i>	GO	Colinas do sul, Serra da Mesa	K.A. Williams	-13.95	-48.12

<i>Traumatomutilla maesta</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	K.A. Williams	-20.46	-51.92
<i>Traumatomutilla maesta</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	K.A. Williams	-13.02	-58.29
<i>Traumatomutilla maesta</i>	SP	Paranapanema	K.A. Williams	-23.47	-48.69
<i>Traumatomutilla maesta</i>	SP	Faz. Itaquere, Esperança do Sul	K.A. Williams	-27.37	-54.00
<i>Traumatomutilla maipa</i>	MT	Rosário do Oeste	K.A. Williams	-14.77	-56.37
<i>Traumatomutilla manca</i>	MT	Barra Tapirapés	K.A. Williams	-10.65	-50.61
<i>Traumatomutilla manca</i>	MT	Rosário do Oeste	K.A. Williams	-14.78	-56.41
<i>Traumatomutilla manca</i>	GO	Jataí	K.A. Williams	-17.85	-51.74
<i>Traumatomutilla mauula</i>	GO	Jataí	K.A. Williams	-17.86	-51.75
<i>Traumatomutilla mauula</i>	GO	Jataí	K.A. Williams	-20.42	-52.03
<i>Traumatomutilla mauula</i>	GO	Jataí	K.A. Williams	-17.87	-51.78
<i>Traumatomutilla mauula</i>	MG	Uberlândia	K.A. Williams	-17.85	-51.77
<i>Traumatomutilla mauula</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	K.A. Williams	-18.86	-48.23
<i>Traumatomutilla mauula</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	K.A. Williams	-20.46	-51.93
<i>Traumatomutilla mauula</i>	MT	Barra tapirapés	K.A. Williams	-10.64	-50.61
<i>Traumatomutilla mauula</i>	PA	Santarém	K.A. Williams	-2.52	-54.71
<i>Traumatomutilla mauula</i>	PA	Santarém	K.A. Williams	-2.50	-54.76
<i>Traumatomutilla mauula</i>	SP	Nova Europa	K.A. Williams	-21.78	-48.55
<i>Traumatomutilla mauula</i>	SP	Tabatinga	K.A. Williams	-21.73	-48.67
<i>Traumatomutilla mauula</i> (parátipo)	PA	Mangabeira, Mocajuba	Casal	-2.61	-49.61
<i>Traumatomutilla moinga</i>	BA	Maracas	K.A. Williams	-13.49	-40.50
<i>Traumatomutilla moinga</i>	GO	Campinaçu, Serra da Mesa	K.A. Williams	-13.80	-48.56
<i>Traumatomutilla moinga</i>	GO	Campinaçu, Serra da Mesa	K.A. Williams	-13.78	-48.54
<i>Traumatomutilla moinga</i>	SP	Roa esperança do sul	K.A. Williams	-21.98	-48.39
<i>Traumatomutilla mundula</i>	MG	Sta. vitória	K.A. Williams	-18.88	-50.02
<i>Traumatomutilla obsoleta</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.85	-51.74
<i>Traumatomutilla obsoleta</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	K.A. Williams	-20.56	-51.89

<i>Traumatomutilla obsoleta</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	K.A. Williams	-20.32	-52.09
<i>Traumatomutilla obsoleta</i>	SP	Castilho, margem do parana	K.A. Williams	-20.87	-51.57
<i>Traumatomutilla ocellaris</i>	MT	Rosário do oeste	-	-14.77	-56.38
<i>Traumatomutilla ocellaris</i>	MT	Rosário do oeste	-	-14.74	-56.36
<i>Traumatomutilla ocellaris</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	-	-20.42	-52.00
<i>Traumatomutilla paralella</i>	GO	Niquelândia	K.A. Williams	-14.44	-48.47
<i>Traumatomutilla paralella</i>	MG	P.n. Serra da canastra	K.A. Williams	-20.22	-46.39
<i>Traumatomutilla paralella</i>	MT	P.n. Chapada dos Guimarães	K.A. Williams	-15.45	-55.77
<i>Traumatomutilla paralella</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	K.A. Williams	-13.02	-58.28
<i>Traumatomutilla paralella</i>	RO	St. Cruz da serra	K.A. Williams	-10.32	-62.35
<i>Traumatomutilla paralella</i>	SP	Nova Europa	K.A. Williams	-21.81	-48.52
<i>Traumatomutilla peperina</i>	MS	Três Lagoas, marg. esq. rio sucuriu	-	-20.51	-51.97
<i>Traumatomutilla pertela</i>	CE	Carquejo	K.A. Williams	-3.83	-40.74
<i>Traumatomutilla pertela</i>	CE	Mocambo	K.A. Williams	-3.91	-40.73
<i>Traumatomutilla pertela</i>	PE	Carnaubeira [carnaubeira da penha]	K.A. Williams	-8.35	-38.73
<i>Traumatomutilla pertela</i> (parátipo)	PB	Juazeirinho, soledade	Casal	-7.06	-36.56
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	SP	Caraguatatuba, Res. Flor	Lenko 1962	-23.66	-45.56
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	SP	Caraguatatuba, Res. Flor	Lenko 1962	-23.63	-45.53
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	ES	Linhares	K.A. Williams	-19.44	-40.07
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	ES	Conc. da Barra	K.A. Williams	-18.44	-39.92
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	ES	Aracruz, Comboios, Mata	K.A. Williams	-19.74	-40.02
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	PE	Recife, P dos Dois Irmãos	K.A. Williams	-7.91	-34.95
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	RJ	Nova Iguaçu, R. Biol. do Tinguá	-	-22.55	-43.37
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	AL	S. Miguel	K.A. Williams	-9.82	-35.90
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	ES	Parque Sooretama, Linhares	K.A. Williams	-19.19	-40.02
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	ES	Conc. Da barra	K.A. Williams	-18.45	-39.92
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	MG	Mar de hespanha	K.A. Williams	-21.86	-43.00
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	PR	Palmeira	K.A. Williams	-25.42	-50.02

<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	RJ	Rio de Janeiro	K.A. Williams	-22.98	-43.26
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	RJ	Guanabara	K.A. Williams	-22.92	-43.32
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	RJ	Rio de Janeiro	K.A. Williams	-22.96	-43.23
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	SC	Rio Vermelho	K.A. Williams	-27.49	-48.42
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	SC	São Bento do Sul	K.A. Williams	-26.26	-49.38
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	SP	Caraguatatuba, Res. Flor	Lenko 1962	-23.60	-45.47
<i>Traumatomutilla quadrinotata</i>	SP	Santos	Lenko 1962	-23.89	-46.35
<i>Traumatomutilla quadripustulata</i>	PA	Utinga, Belém	K.A. Williams	-1.43	-48.42
<i>Traumatomutilla quadripustulata</i>	PA	Mocajuba	Casal 1968	-2.64	-49.55
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	ES	Aracruz, comboio, beira mata	K.A. Williams	-19.76	-40.25
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	ES	São Matheus	K.A. Williams	-18.68	-39.88
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.89	-51.69
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.91	-51.66
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	MG	Uberlândia	K.A. Williams	-18.86	-48.23
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.76	-56.40
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	MS	Três Lagoas	K.A. Williams	-21.07	-51.72
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	PA	Santarém	K.A. Williams	-2.50	-54.70
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	SP	Boa esperança do sul	K.A. Williams	-21.96	-48.41
<i>Traumatomutilla quadrum</i>	SP	Ibitinga	K.A. Williams	-21.74	-48.87
<i>Traumatomutilla rectilineata</i>	MT	Chapada dos Guimarães	K.A. Williams	-15.46	-55.78
<i>Traumatomutilla rubroguttata</i>	MS	Rio salobra	K.A. Williams	-20.59	-56.79
<i>Traumatomutilla sancta</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.82	-56.40
<i>Traumatomutilla sancta</i>	MT	Utiariti, rio papagaio	K.A. Williams	-13.02	-58.29
<i>Traumatomutilla sancta</i>	RO	Forte príncipe da beira	K.A. Williams	-12.42	-64.41
<i>Traumatomutilla sancta</i>	SP	Nova Europa	K.A. Williams	-21.76	-48.57
<i>Traumatomutilla solemnns</i>	MG	Ribeirão confins	K.A. Williams	-19.60	-44.02
<i>Traumatomutilla solemnns</i>	MS	Três Lagoas margem do rio	K.A. Williams	-20.33	-52.07
<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	DF	Brasília	K.A. Williams	-15.70	-47.99
<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	MS	Maracaju	K.A. Williams	-21.65	-55.12
<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	PR	Ponta grossa	K.A. Williams	-25.03	-50.22
<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	SC	Nova Teutônia	K.A. Williams	-27.16	-52.41
<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	SP	Botucatu	K.A. Williams	-22.79	-48.29
<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	SP	Franca	K.A. Williams	-20.49	-47.32

<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	SP	Dourado	K.A. Williams	-22.10	-48.35
<i>Traumatomutilla spectabilis</i>	Argentina	Pronunciamento, e. Rios	K.A. Williams	-32.29	-58.58
<i>Traumatomutilla tetrastigma</i>	RS	Pelotas	K.A. Williams	-31.82	-52.36
<i>Traumatomutilla tetrastigma</i>	RS	Pelotas	K.A. Williams	-31.82	-52.36
<i>Traumatomutilla tetrastigma</i>	Uruguai	Casupa, florida	K.A. Williams	-34.01	-55.50
<i>Traumatomutilla tijuca</i>	RJ	Nova Iguaçu, R. Biol. do Tinguá	-	-22.56	-43.36
<i>Traumatomutilla tijuca</i>	RJ	Nova Iguaçu, R. Biol. do Tinguá	-	-22.56	-43.34
<i>Traumatomutilla tricacria</i>	Caribe	Santa lúcia	K.A. Williams	13.87	-60.95
<i>Traumatomutilla tristis</i>	MT	Barra tapirapés	K.A. Williams	-10.64	-50.61
<i>Traumatomutilla tristis</i>	MT	Rosário do oeste	K.A. Williams	-14.80	-56.40
<i>Traumatomutilla tristis</i>	PA	Tirios, alto paru d oeste	-	2.29	-55.96
<i>Traumatomutilla tristis</i>	Bolivia	S. José, de chiquitas	Suarez 62	-17.85	-60.74
<i>Traumatomutilla trochanterata</i>	MT	Barra tapirapés	K.A. Williams	-10.64	-50.61
<i>Traumatomutilla trochanterata</i>	SP	Nova Europa	K.A. Williams	-21.77	-48.55
<i>Traumatomutilla unimarginata</i>	SP	Guatapará	K.A. Williams	-21.50	-48.00
<i>Traumatomutilla vagabunda</i>	SP	Luiz Antônio	K.A. Williams	-21.55	-47.65
<i>Traumatomutilla vagabunda</i>	SP	Nova Europa	K.A. Williams	-21.77	-48.55
<i>Traumatomutilla zebrata</i>	GO	Goiás campina	K.A. Williams	-16.82	-49.14
<i>Traumatomutilla zebrata</i>	GO	Jatai	K.A. Williams	-17.89	-51.69
<i>Traumatomutilla zebrata</i>	SP	Pinheiros	Mickel	-23.42	-46.63

ANEXO 6.3: Artigo publicado na revista Zootaxa.

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:C8CF0766-78B1-49A7-9C95-5FFOAF97A23A>

Zootaxa 4532 104-112

<http://www.mapress.com/j/zt/>

Copyright © 2018 Magnolia Press

Article

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4532.1.6>

ISSN 1175-5326 (print edition)

ZOOTAXA

ISSN 1175-5334 (online edition)

Description of the male of *Darditilla araxa* (Cresson, 1902) (Hymenoptera, Mutillidae) with geographical distribution, biological notes and key to males of Brazil.

VINICIUS M. LOPEZ^{1æ}, RHAINER GUILLERMO-FERREIRA²³
BHRENNO M. TRAD³ & ROGERIO SILVESTRE³

¹Graduate Program in Entomology, Department of Biology, University of São Paulo (USP), Ribeirão Preto, Brazil. Laboratory of Ecological studies on ethology and evolution — Lestes, Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brazil

²Laboratory of Ecological Studies on Ethology and Evolution, Federal University of São Carlos, São Carlos, SP, Brazil, rhainerguillermo@gmail.com

³Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Rodovia Dourados Itahum, km 12, Cidade Universitária, Caixa Postal 364 79804-970, Dourados, MS, Brazil

*Corresponding author: E-mail: viniciuslopez@usp.br

Abstract

The previously unknown male of *Darditilla araxa* is here described based on association with females in copula. We also present a map with its geographical distribution, additional biological notes and a key for known Brazilian males of *Darditilla*.

Key words: velvet ants, sexual association, Savannah, Cerrado, wasp

A NEW SPECIES OF *PETALOMIUM* CROSS, 1965 (HETEROSTIGMATA: NEOPYGMEPHORIDAE) AND RECORDS OF *TROCHOMETRIDIUM TRIBULATUM* CROSS, 1965 (HETEROSTIGMATA: TROCHOMETRIDIIDAE) FROM BRAZIL

Fernando C. Jacinavicius^{1,2*}, Rafaela A. Silva³, Ricardo Bassini-Silva², Vinicius M. Lopez⁴, Rogério Silvestre⁵ and Alexander A. Khaustov⁶

¹Butantan Institute, Special Laboratory for Zoological Collections, São Paulo, Brazil

²University of São Paulo, Faculty of Veterinary Medicine and Animal Husbandary, São Paulo, Brazil

³State University of Santa Cruz, Laboratory of Entomology, Ilhéus, Brazil

⁴University of São Paulo, Faculty of Philosophy, Sciences and Letters at Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, Brazil

⁵Federal University of Grande Dourados, Faculty of Biological and Environmental Sciences, Dourados, Brazil

⁶Tyumen State University, Tyumen, Russia

*corresponding author; e-mail: fcjacinavicius@gmail.com

ABSTRACT: A new species, *Petalomium barrosbattestiae* sp.n. (Acari: Neopygmephoridae), associated with *Traumatomutilla rubroguttata* (Hymenoptera: Mutillidae) from Brazil, is described. Some new host records of *Trochometridium tribulatum* Cross, 1965 are reported, including the first record of this species in Brazil. The association between mites of the genus *Petalomium* and velvet ants is reported for the first time.

KEY WORDS: Phoresy, velvet ants, Mutillidae, Neotropics.

DOI: 10.21684/0132-8077-2018-26-2-167-174

ANEXO 6.5: Artigo publicado na Revista Brasileira de Entomologia.

Revista Brasileira de Entomologia 62 (2018) 253–256

REVISTA BRASILEIRA DE
Entomologia
 A Journal on Insect Diversity and Evolution
www.rbentomologia.com

First host record of *Epipompilus* (Hymenoptera: Pompilidae) from Brazil and discussion of prey carriage mechanism

heck fo.

Bhrenno M. Trad^{a,b}, Rogerio Silvestre^{a,b,*}, Tiago H. Auko^a, Vinicius M. Lopez^a, Eduardo F. dos Santos^c

^a Universidade Federal da Grande Dourados, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Laboratório de Ecologia de Hymenoptera, Dourados, MS, Brazil ^b Universidade Federal da Grande Dourados, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Dourados, MS, Brazil ^c Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Departamento de Zoologia e Botânica, São José do Rio Preto, SP, Brazil

ARTICLE INFO

Behavior
 Brazilian Cerrado
 Host association
 Segestriidae

ABSTRACT

Article history:

Received 15 June 2018

Accepted 20 August 2018

Available online 3 September

2018 Associate Editor: James
 Carpenter

We register for first time the occurrence of *Epipompilus tucumanus* Evans, 1967 in Brazil, and record the spider *Ariadna boliviana* Simon, 1907 as its host. The observations were made in the National Park of Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brazil. The prey carriage mechanism is described for first time for this genus, and we provide a video showing this behavior. Behavior

* Corresponding author.

E-mail: rogeriosilvestre@ufgd.edu.br (R. Silvestre).

<https://doi.org/10.1016/j.rbe.2018.08.003>

0085-5626/0 2018 Sociedade Brasileira de Entomologia. Published by Elsevier Editora Ltda. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

ANEXO 6.6: Artigo publicado na revista Zootaxa.

Zootaxa 4559 (3): 573-576

<http://www.mapress.com/j/zt/>**Article****ZOOTAXA**

Copyright © 2019 Magnolia Press

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4559.3.8>ISSN 1175-5334 (online
edition)**Male description of *Horcomutilla* projectifrons (Cresson, 1902)
(Hymenoptera, Mutillidae) and the first host record for the genus**VINICIUS M. LOPEZ^{1,2}, PEDRO R. BARTHOLOMAY^{3,5}, FELIPE V.O. LIMA⁴ & ROGERIO SILVESTRE¹Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo (USP), Ribeirão Preto, Brasil.²Laboratório de Estudos Ecológicos em Etologia e Evolução — Lestes, Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brasil³Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Laboratório de Hymenoptera, Av. André Araújo, 2936, Manaus, Amazonas, Brazil.⁴Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Rodovia Dourados-Itahum, km 12, Cidade Universitária, Caixa Postal 364 79804-970, Dourados, MS, Brazil⁵Corresponding author. E-mail: pedroreck@gmail.com

Horcomutilla Casal (Sphaerophthalminae, Pseudomethocini) is a small genus of Neotropical mutillids. The distribution of the 14 species ranges from Costa Rica to Argentina (Nonveiller 1990; Quintero & Cambra 1996). Males of this genus were first described by Quintero & Cambra (1996) based on *H. krombeini* Casal and *H. maracayi* Fritz & Martinez; they can be easily distinguished from similar genera by their apically bifurcated parameres. This character seems highly derived not only within Mutillidae but also within the Aculeata, with only three sphecids genera having a similar feature (Quintero & Cambra 1996). Here we provide a description for the male of *H. projectifrons* (Cresson, 1902), the third male recognized in the genus, and the first host record for *Horcomutilla* based on a couple reared from an *Exomalopsis* (*Exomalopsis*) *auropilosa* Spinola (Apidae: Exomalopsini) communal nest in Mato Grosso do Sul state, Midwestern Brazil.

ANEXO 6.7: Artigo publicado na revista Zootaxa.

Zootaxa 0000 000-000

<https://www.mapress.com/j/zt/>

Article

ZOOTAXA

ISSN 1175-5334 (online edition) <https://doi.org/10.11646/zootaxa.0000.0.0>

Copyright © 2019 Magnolia Press

ISSN II 75-5326 (print edition)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:00000000-0000-0000-0000-000000000000>

Revision of the *Traumatomutilla americana* species group (Hymenoptera: Mutillidae)

PEDRO R. BARTHOLOMAY¹, KEVIN A. WILLIAMS², VINICIUS M. LOPEZ³ & MARCIO L. OLIVEIRA¹

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-graduação em Entomologia, Laboratório de Hymenoptera, Av. André Araújo, 2936, Manaus, Amazonas, Brazil

²Plant Pest Diagnostics Center, California Department of Food & Agriculture, 3294 Meadowview Road, Sacramento CA 95832, USA

³Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo (USP), Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil. Laboratório de Estudos Ecológicos em Etologia e Evolução — Lestes, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, sp, Brazil

*Corresponding author; E-mail: pedroreck@gmail.com

Abstract

Traumatomutilla is a diverse genus of Neotropical velvet ants (Mutillidae). Here we revise the *T americana* species group, recognizing three species. *Mutilla dubia* Fabricius, 1804, *M. simulans* Smith, 1855, *M. albata* Smith, 1879, and *M. obsoleta* (Klug, 1821) are proposed as junior synonyms of *Traumatomutilla americana* (Linnaeus, 1758). *Traumatomutilla maula* Casal, 1969, *Ephuta punctosignata* André, 1906, *Mutilla latevittata* Cresson, 1902, and *M. oculifera* Smith, 1855 are proposed as junior synonyms of *Traumatomutilla quadrum* (Klug, 1821). *Mutilla acara* Cresson, 1902, *M. polita* Smith, 1855, *M. gemina* Gerstaecker, 1874, *M. trinacria* Gerstaecker, 1874, *M. lasiogastra* Burmeister, 1875, and *M. cuyana* Burmeister, 1875 are proposed as junior synonyms of *Traumatomutilla ocellaris* (Klug, 1821). *Traumatomutilla bellifera* (Gerstaecker, 1874) is transferred to the *T. trochanterata* species-group; *T. lunigera* (Gerstaecker, 1874) and *T. compar* (André, 1898) are transferred to the *T. inermis* species-group. Both sexes are redescribed for all species. Notes on the biology and host association for *T. ocellaris* are provided. Finally, identification keys to the species and color forms of the *T americana* group are provided.

Key words: Sphaerophthalminae, Dasymutillini, Taxonomy, Neotropical, Behavior

ANEXO 6.8: Capítulo publicado no livro *Aquatic Insects: Behavior and Ecology*, pela editora Springer Nature.

Chapter 4

Effects of Abiotic Factors and Ecogeographic Patterns on the Ecology, Distribution, and Behavior of Aquatic Insects

Vinicius Marques Lopez, Aurélio Fajar Tonetto, Ricardo Cardoso Leite,
and Rhainer Guillermo

Abstract Aquatic insects are inserted in a physical and chemical world with a wide range of challenges that selected a myriad of adaptations and strategies throughout their evolutionary history. Mayflies, stoneflies, dragonflies, and many other insects inhabit both still and running waters, freshwater, and brackish waters; hence, they must deal with temperature regimes, variations on habitat complexity, and water chemical composition on a daily basis. All these environmental features determine not only how aquatic insects behave and occupy microhabitats in a stream or pond, but also define species distribution at macroscale. Here, in this chapter we attempt to show how this fascinating water world influences the lives of aquatic insects and their distribution across space.

Keywords Environment • Habitat • Microhabitat • Heterogeneity • Complexity .
Hydraulics • Temperature

V. M. Lopez

Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brazil e-mail:
viniciuslopez@usp.br

A. F. Tonetto
Universidade Paulista, Jundiaí, Brazil

R. C. Leite
Instituto Federal de São Paulo, Piracicaba, Brazil

R. Guillermo (Y)
Federal University of São Carlos, UFSCar, São Carlos, São Paulo, Brazil