

## RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 12/04/2021.



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

Ivan Fernandes Golfetti

Análise Filogenética de *Scolia* Fabricius (Hymenoptera, Scolidae,  
Scoliinae)

São José do Rio Preto  
2019

Ivan Fernandes Golfetti

Análise Filogenética de *Scolia* Fabricius (Hymenoptera, Scoliidae,  
Scoliinae)

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

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll  
Coorientador: Eduardo Fernando dos Santos

São José do Rio Preto  
2019

G625a Golfetti, Ivan Fernandes  
Análise filogenética de *Scolia* Fabricius (Hymenoptera, Scoliidae, Scoliinae) / Ivan Fernandes Golfetti. -- São José do Rio Preto, 2019  
69 f. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),  
Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio  
Preto

Orientador: Fernando Barbosa Noll

Coorientador: Eduardo Fernando dos Santos

1. Filogenia. 2. Biologia Classificação. 3. Hymenoptera. I. Título.

Ivan Fernandes Golfetti

Análise Filogenética de *Scolia* Fabricius (Hymenoptera, Scoliidæ,  
Scoliinae)

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

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

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

Dr<sup>a</sup>. Cíntia Eleonora Lopes Justino  
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

Dr. Rogério Botion Lopes  
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

São José do Rio Preto  
12 de abril de 2019

À minha família e amigos, que sempre foram o meu chão e  
também o vento nas minhas asas.

## **AGRADECIMENTOS**

Aos meus pais, João e Ida Maria, que sempre me deram muito além do que eu precisava e abriram um caminho que eu nunca teria chego sozinho.

Ao meu orientador Prof. Dr. Fernando Noll, um guia e um amigo que me mostrou mais do que como crescer na vida acadêmica, me mostrou como me tornar uma pessoa melhor.

À minha irmã Jéssica que mesmo distante de casa, sempre esteve comigo nos dias bons e nos ruins.

Aos amigos do Laboratório de Aculeata, Cíntia, Marjorie, Fernando, Eduardo (Botuca), Rogério (Bitoka), Yuri, Lucas, Gustavo, Ana Helena e João pelas conversas, pelas risadas e por tudo que me ensinaram.

Aos amigos que tive a sorte de encontrar nessa vida, Thiago, Felipe (Dorigão), Felipe (Madalena), Isadora, Bruno, Guilherme, Yago e muitos outros que, apesar de as vezes eu estar longe, sempre sei que posso contar.

Aos professores do PPG em Biologia Animal e todos que eu conheci na graduação também, pelo conhecimento passado.

Aos curadores e facilitadores que possibilitaram os empréstimos de exemplares.

Ao Ibilce por ter sido e continuar sendo minha segunda casa durante mais de sete anos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, à qual agradeço.

“I am dying by inches, from not having any body to talk to about insects...”

Charles Darwin (1828, carta para William Fox)



## RESUMO

Scoliidae, uma família pertencente à ordem megadiversa dos himenópteros, apresenta aproximadamente 560 espécies distribuídas por todas as regiões do globo. Esta é uma das famílias mais negligenciadas dentro de Vespoidea, de modo que os trabalhos sobre este grupo são extremamente desatualizados. Atualmente é dividida em duas subfamílias, Proscoliinae e Scoliinae, sendo esta última também dividida em duas tribos: Campsomerini e Scoliini. Pertencente a Scoliini, *Scolia* é o gênero com maior número de espécies e é dividido em três subgêneros: *Discolia*, *Hesperoscolia* e *Scolia*. Com um histórico taxonômico conturbado, devido à falta de revisões recentes do grupo e as constantes alterações em sua classificação, se faz necessário a realização de uma revisão robusta com embasamento filogenético para o gênero. Assim, uma análise cladística foi realizada de modo a averiguar a monofilia do gênero, dos seus subgêneros e a relação entre eles. O estudo contou com 40 terminais e baseou-se em 104 caracteres morfológicos, os quais foram submetidos a pesagem implícita. A única árvore obtida recuperou *Scolia* como monofilético, entretanto quanto aos seus subgêneros, apenas *Hesperoscolia* também foi recuperado como monofilético. Os demais subgêneros (*Discolia* e *Scolia*) se mostraram parafiléticos, sendo assim, uma nova proposta de divisão interna para o gênero deve ser proposta. Além da proposta filogenética inédita, o presente estudo também resultou em uma chave taxonômica para as espécies de *Hesperoscolia*. Por fim, apesar de não ser um dos objetivos do trabalho, quase todos os demais gêneros amostrados de Scoliini foram recuperados como monofiléticos, exceto *Carinoscolia*. Esse é o primeiro estudo em mais de 200 anos que aborda as relações entre os táxons para Scoliidae e as relações ainda podem ser preliminares. Portanto, é válido lembrar, que mais trabalhos ainda se fazem necessários para um melhor entendimento do grupo como um todo.

Palavras-chave: Filogenia, taxonomia, vespas fossoriais, *hairy wasp*.

## ABSTRACT

Scoliidae, a family belonging to the megadiverse order of the Hymenoptera, has approximately 560 species distributed throughout the globe. It is one of the most neglected families within Vespoidea, thus the information on this group is extremely outdated. Currently the family is divided into two subfamilies, Proscoliinae and Scoliinae, the latter being also divided into two tribes: Campsomerini and Scoliini. Belonging to Scoliini, *Scolia* is the genus with the largest number of species and is divided into three subgenera: *Discolia*, *Hesperoscolia* and *Scolia*. With a troubled taxonomic history, due to the lack of recent revisions of the group and the constant changes in its classification, it is necessary to carry out a robust revision with a phylogenetic basis for the genus. Thus, a cladistic analysis of the group was carried in order to verify the monophyly of the genus, its subgenera and the relationship between them. The study involved 40 terminals and 104 morphological characters, which were submitted to implied weighting. A single obtained tree recovered *Scolia* as monophyletic, although in its subgenera, only *Hesperoscolia* was recovered as monophyletic. The other subgenera (*Discolia* and *Scolia*) have become paraphyletic, thus a new proposal of internal division for the genus must be proposed. In addition, the inedited phylogenetic proposal, the present study was also result in a taxonomic key for species of *Hesperoscolia*. Finally, although it is not one of the objective of the study, almost all genera of Scoliini sampling were recovered as monophyletic, except *Carinoscolia*. This is the first study in more than 200 years about relationships between taxa of Scoliidae and relationships can still be preliminary. Therefore, it is worth remembering that more studies are still needed to better understand the group as a whole.

Key-words: Phylogeny, taxonomy, fossorial wasps, hairy wasp.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Representação dos caracteres diagnósticos para diferenciação entre as subfamílias de Scolidae e entre as tribos de Scolinae. A seta presente no esquema de asa de Proscoliinae indica o intervalo entre o pterostigma e a nervura costal. Nos esquemas de asas de Scolinae estão indicadas a presença de uma (Campsomerini) ou duas (Scolini) nervuras recorrentes (r), respectivamente. 17
- Figura 2 – Representação do histórico taxonômico referente as divisões internas de Scolidae. 19
- Figura 3 – Árvore mais parcimoniosa obtida por meio de pesagem implícita ( $k = 5,078125$ ). Números abaixo dos nós trazem o valor da diferença entre as frequências de grupos presentes e contraditórios na reamostragem simétrica (GC em Goloboff et al., 2003). Cores dos ramos indicam subgêneros de *Scolia* segundo a classificação de Osten (2005). 45
- Figura 4 – Cladograma mostrando relações entre as espécies de *Scolia* amostradas neste trabalho. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Coloração de grupos de acordo com cada subgênero proposto por Osten (2005). 46
- Figura 5 – Cladograma mostrando relações entre as espécies de *Scolia* com enfoque ao clado 1. Coloração verde delimita o clado 1. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. 49
- Figura 6 – Cladograma mostrando relações entre as espécies de *Scolia* com enfoque ao clado 2. Coloração vermelha delimita o clado 2. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. 50
- Figura 7 – Cladograma mostrando relações entre as espécies de *Scolia* com enfoque ao clado 3. Coloração azul delimita o clado 3. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios 51

indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias.

Figura 8 – Cladograma mostrando relações entre as espécies de *Scolia* com enfoque ao clado 4. Coloração roxa delimita o clado 4. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. 52

Figura 9 – Árvore mais parcimoniosa obtida por meio de pesagem implícita ( $k = 5,078125$ ). Números abaixo dos nós trazem o valor da diferença entre as frequência de grupos presentes e contraditórios na reamostragem simétrica (GC em Goloboff et al., 2003). Cores dos ramos de indicam a qual gênero de Scoliini os táxons pertencem (Osten, 2005). 53

Figura 10 – Asa anterior. (A) Segunda veia recorrente presente. (B) Apenas a primeira veia recorrente presente. 56

Figura 11 – Segundo e terceiro terço, vista dorsal. (A) *Scolia rufiventris*. Setas negras indicam a fileira de cerdas apicais. (B) *Scolia dorsata*. Setas negras indicam a fileira de cerdas subapicais. Escala: 1mm. 56

Figura 12 – Clípeo, vista frontal. *Scolia rufiventris*. Escala: 1mm. 57

Figura 13 – Metaesterno, vista ventral. *Scolia rufiventris*. Seta negra indica a quilha meta-esternal. Escala: 1mm. 57

Figuras 1-9 – Scoliidae. Morfologia externa, cabeça, mesossoma e metassoma. 62

Figuras 10-17 – Scoliini. Morfologia externa, cabeça e asa frontal. 63

Figuras 18-24 – Scoliidae. Genitália masculina. 64

Figura 1 – Árvore mais parcimoniosa obtida por meio de pesagem implícita ( $k = 5,078125$ ). Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Números abaixo dos nós trazem o valor da diferença entre as frequências de grupos presentes e contraditórios na reamostragem simétrica (GC em Goloboff et al., 2003). Cores dos ramos de indicam a qual gênero de Scoliini os táxons pertencem (Osten, 2005). 65

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Relação das instituições depositárias de onde serão solicitados os empréstimos e seus respectivos curadores. Acrônimos com (*) representam as instituições em que os empréstimos não foram possíveis. Acrônimos com (**) representam as instituições que não responderam aos meus pedidos de empréstimo ou tentativas de contato.	24
Tabela 2 – Relação das espécies usadas nas análises, obtenção do material de acordo com o sexo e as respectivas regiões de ocorrência. (*: espécies tipo dos subgêneros de <i>Scolia</i> ) (AF: Afrotropical; IA: Indo-Australiana; NA: Neártica; NT: Neotropical; PA: Paleártica).	26
Tabela 3 – Matriz de caracteres utilizada nas análises filogenéticas.	39
Tabela 4 – Tipo e número de condições que sustentam os gêneros de <i>Scoliini</i> presentes no trabalho. Verificar Apêndice B.	55

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

<b>T</b>	Tergo
<b>S</b>	Esterno

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	15
1.1	<b>Scoliidae</b>	15
1.2	<b>Scoliinae</b>	16
1.3	<b><i>Scolia</i></b>	19
1.3.1	Histórico taxonômico de <i>Scolia</i>	20
<b>2</b>	<b>OBJETIVOS</b>	23
<b>3</b>	<b>MATERIAIS E METODOS</b>	24
3.1	<b>Obtenção do material</b>	24
3.2	<b>Delimitação dos grupos</b>	25
3.3	<b>Levantamento de caracteres</b>	27
3.4	<b>Análises Filogenéticas</b>	27
<b>4</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b>	29
4.1	<b>Lista de caracteres</b>	29
4.2	<b>Análises Filogenéticas</b>	45
4.2.1	Clado 1: <i>Scolia quadripustulata</i> + ( <i>S. azteca</i> + ( <i>S. guttata</i> + ( <i>S. jucunda</i> + <i>S. rufiventris</i> )))	48
4.2.2	Clado 2: <i>Scolia hirta</i> + ( <i>S. dubia</i> + <i>S. nobilitata</i> )	49
4.2.3	Clado 3: <i>Scolia erythrocephala</i> + (( <i>S. ruficornis</i> + <i>S. sexmaculata</i> ) + ( <i>S. bicornis</i> + <i>S. clypeata</i> ))	50
4.2.4	Clado 4: <i>Scolia cyanipennis</i>	51
4.3	<b>Notas sobre as relações dos demais gêneros de Scoliini</b>	53
4.4	<b>Chave para as espécies neotropicais de <i>Scolia</i> (<i>Hesperoscolia</i>)</b>	56
<b>5</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	58
	<b>REFERÊNCIAS</b>	59
	<b>APÊNDICE A</b>	62
	<b>APÊNDICE B</b>	65
	<b>APÊNDICE C</b>	66

## 1 INTRODUÇÃO

### 1.1 Scoliidae

Scoliidae é uma família de vespas aculeadas pertencentes à superfamília Vespoidea, seus representantes estão distribuídos tanto nas zonas temperadas quanto nas tropicais do globo (Samin et al., 2014). Todas as espécies pertencentes a esta família são fossoriais, apresentando adaptações morfológicas que auxiliam na escavação do solo, e apresentam comportamento solitário. Os Scoliidae são ectoparasitóides de larvas de coleópteros, principalmente da família Scarabaeidae, as quais são geralmente consideradas pragas para a agricultura, e Lucanidae (Gadallah, 2004). As fêmeas buscam a localização da larva através de sinais vibratórios, então escavam até encontrá-la, paralisam-na e depositam um único ovo na superfície tegumentar do hospedeiro (Bogusch, 2007). Devido a isto, é possível utilizar algumas dessas vespas para controle biológico desses insetos (Kumar & Pham, 2015). Quando adultos, os Scoliidae são visitantes florais, sendo frequentemente vistos obtendo néctar para seu sustento e, conseqüentemente, desempenhando o papel de polinizadores para diversas espécies de plantas (Gadallah, 2004). Além disso, os representantes também apresentam dimorfismo sexual, podendo este ser mais ou menos acentuado conforme a espécie. Normalmente, os machos e fêmeas diferem quanto ao número de segmentos antenais, na venação das asas, na coloração, no tamanho e na forma do corpo, sendo as fêmeas maiores e robustas enquanto os machos são menores e esguios em relação a elas (Gupta & Jonathan, 2003).

A monofilia da família é sustentada por três condições: extremidade distal das asas sem células e com ranhuras longitudinais, coxas medianas e posteriores separadas pelas placas mesoesternal e metaesternal, respectivamente, e pronoto tripartido (Osten, 1999). Outros caracteres que podem auxiliar na identificação do grupo são os olhos emarginados (menos evidente em Proscoliinae), presença de escápula próxima à tégula, tubérculo mesopleural (muitas vezes seguido de uma elevação nesta região) e hipopígio



dos machos com três projeções dentiformes evidentes (Krombein, 1978). Atualmente, Scoliidae é composta por aproximadamente 560 espécies válidas, 220 subespécies, 65 variações e 310 sinônimos, distribuídos entre 43 gêneros, 28 subgêneros e atualmente é dividida em três subfamílias: Archaeoscoliinae (extinta), Proscoliinae e Scoliinae (Osten, 2005).

Os Scoliidae, em geral, podem ser facilmente diferenciados das demais famílias de vespas, e, além disso, a monofilia do grupo tem sido corroborada por diferentes estudos filogenéticos (Brothers, 1975; Brothers & Carpenter, 1993; Brothers, 1999; Pilgrim et al. 2008; Debevec et al. 2012; Peters et al., 2017; Branstetter et al. 2017). Entretanto, apesar de sua monofilia e da fácil identificação, o relacionamento de Scoliidae com as demais famílias de aculeados não está totalmente resolvido. Segundo Brothers (1975; 1999) e Brothers & Carpenter (1993), baseando-se apenas em caracteres morfológicos, Scoliidae seria grupo irmão de Vespidae. Já para Pilgrim et al. (2008), baseando-se em apenas dados moleculares, Scoliidae seria o táxon irmão de Apoidea. Entretanto, segundo Debevec et al. (2012) e Branstetter et al. (2017), que também se basearam apenas em dados moleculares, Scoliidae seria mais próxima de Bradynobaenidae. Por fim, segundo Peters et al. (2017), considerando tanto caracteres morfológicos quanto moleculares, Scoliidae seria grupo irmão do agrupamento Formicoidea + Apoidea.

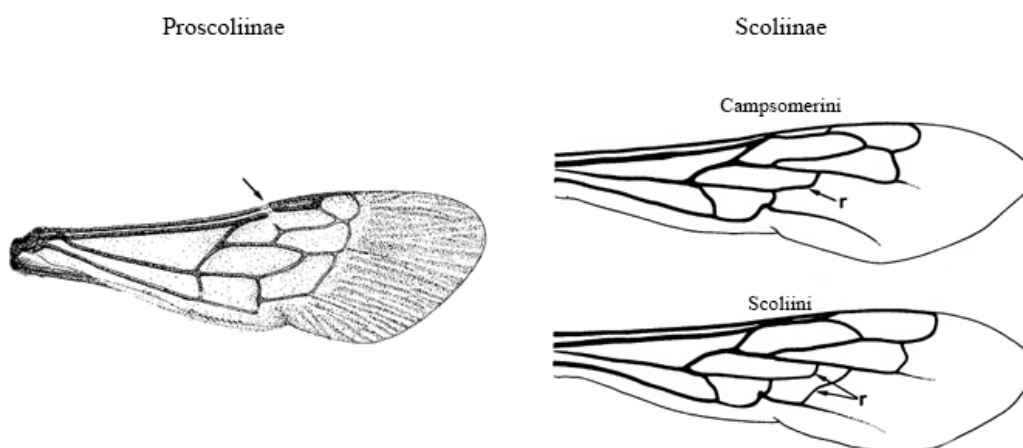
## 1.2 Scoliinae

Além das controvérsias sobre o posicionamento de Scoliidae a nível suprafamiliar, também são encontrados problemas em suas divisões internas. Em 1775, Johan Christian Fabricius descreveu, em seu primeiro volume de “Systema Entomologiae”, as primeiras 12 espécies de Scoliidae. Entretanto, apenas em 1802, Latreille propõe o nome supragenérico “Scoliatæ”. Foram utilizados nomes similares para determinar o grupo, diferindo normalmente na forma da pronúncia, porém não seguindo as normas do Código Internacional

de Nomenclatura Zoológica. Assim, o nome Scoliidae só foi utilizado pela primeira vez por Cresson (1887).

Após o estabelecimento do nome da família, a primeira classificação supragenérica foi feita por Betrem & Bradley (1972), que propõem os nomes Campsomerinae e Scoliinae, com base em caracteres das asas. Entretanto, cinco anos depois, Rasnitsyn (1977) descreveu uma nova subfamília denominada Proscoliinae, baseado em apenas uma espécie, *Proscolia archaia* Rasnitsyn, 1977 e, segundo ele, devido a grande diferença entre esta nova subfamília e o restante de Scolidae, foi proposto que Campsomerinae e Scoliinae voltassem a ser apenas uma subfamília. A seguir são apresentados os caracteres das asas que dividem as subfamílias (Figura 1).

Figura 1 – Representação dos caracteres diagnósticos para diferenciação entre as subfamílias de Scolidae e entre as tribos de Scoliinae. A seta presente no esquema de asa de Proscoliinae indica o intervalo entre o pterostigma e a nervura costal. Nos esquemas de asas de Scoliinae estão indicadas a presença de uma (Campsomerini) ou duas (Scoliini) nervuras recorrentes (r), respectivamente.



Fonte: Extraído e modificado de Day et al.,1981.

Fonte: Extraído e modificado de Krombein, 1978.

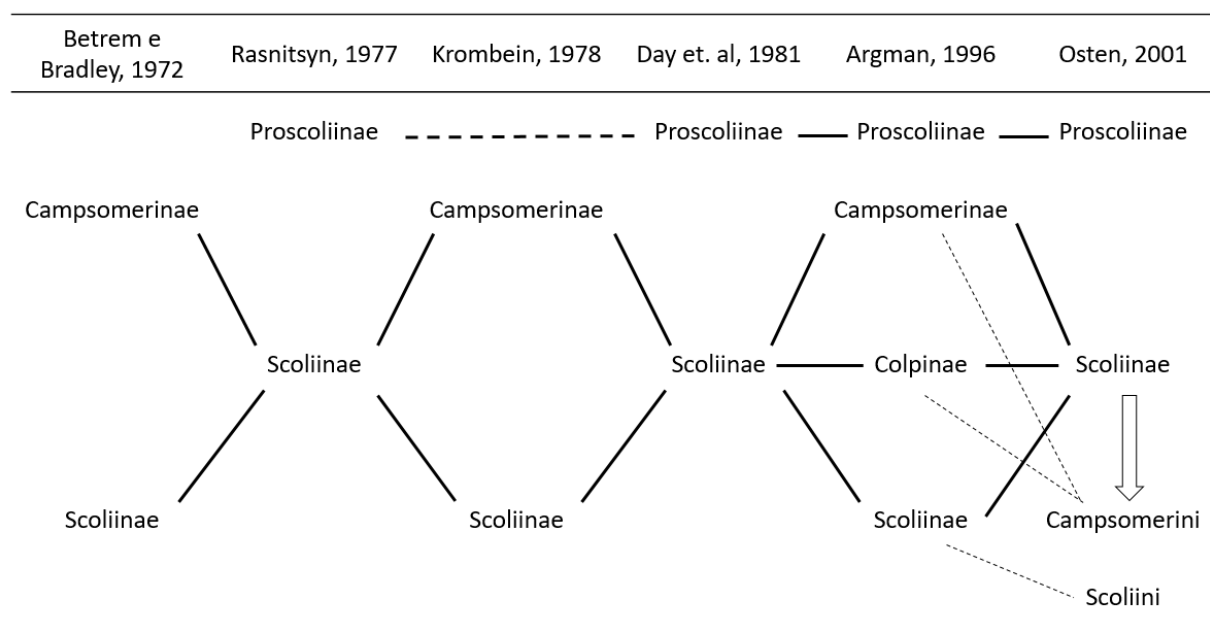
Krombein (1978) revisa as espécies do Sri Lanka, sugerindo algumas modificações nas divisões do grupo e considerando a divisão proposta por

Betrem e Bradley (1972). Por outro lado, após analisar uma série de espécimes de ambos os sexos de Scoliidae, Day et al. em 1981 chegaram a resultados que justificavam e concordavam com o trabalho de Rasnitsyn (1977), adotando a divisão da família em Proscolinae e Scoliinae. Além disso, Day et al. (1981) também propôs a criação de duas tribos para Scoliinae: Campsomerini e Scoliini. A delimitação das tribos foi realizada de acordo com a divisão proposta para as subfamílias de Scoliidae por Betrem & Bradley (1972).

Rasnitsyn (1993) descreveu uma nova subfamília extinta, Archaeoscoliinae, baseada em um espécime fóssil, *Archaeoscolia senilis* Rasnitsyn, datado para o Cretáceo Inferior, propondo que a família fosse dividida em três subfamílias: Archaeoscoliinae, Proscolinae e Scoliinae. Argaman (1996), baseando-se em espécimes depositados no Museu de História Natural Húngaro sugere a divisão de Scoliidae em quatro subfamílias: Campsomerinae, Colpinae, Proscolinae e Scoliinae. Argaman (1996) é o primeiro autor a propor, intuitivamente, uma relação entre as subfamílias, onde Campsomerinae seria a subfamília mais antiga dentro de Scoliidae, sendo irmã do agrupamento Proscolinae + (Colpinae + Scoliinae). Entretanto, este é o único trabalho que defende estas hipóteses e atualmente é pouco utilizado pelos demais autores que trabalham com este grupo.

Por fim, Osten (2001) apoia como sendo válida as propostas de que Scoliidae seja dividida em três subfamílias: Archaeoscoliinae (extinta), Proscolinae e Scoliinae, sendo esta última ainda dividida em duas tribos denominadas Campsomerini e Scoliini (Day et al., 1981; Osten, 1999; Rasnitsyn, 1977; 1993). Esta é a classificação mais recente para a divisão interna de Scoliidae e atualmente é a mais adotada em trabalhos recentes, como Elliott (2011), Fallahzadeh & Saghaei (2010), Gadallah (2004), Gupta & Jonathan (2003). Uma síntese da história taxonômica do grupo é apresentada a seguir na Figura 2.

Figura 2 – Representação do histórico taxonômico referente as divisões internas de Scoliidae.



### 1.3 *Scolia*

Um dos gêneros mais representativos, em questão de número de espécies, para a família é *Scolia* Fabricius, que é pertencente à tribo Scoliini e compreende 260 espécies descritas, divididas atualmente em três subgêneros: *Discolia* Saussure, 1863 (217 spp. - Tipo: *Scolia nobilitata*, Fabricius, 1804); *Hesperoscolia* Bradley, 1974 (2 spp. - Tipo: *Scolia rufiventris*, Fabricius 1804) e *Scolia* Fabricius, 1775 (40 spp. - Tipo: *Scolia sexmaculata*, O.F. Müller, 1766). *Discolia* apresenta distribuição cosmopolita, enquanto a ocorrência de *Scolia* está restrita às Regiões Afrotropical e Paleártica e *Hesperoscolia* à Região Neotropical (Osten, 2005). O gênero é composto por indivíduos de tamanho relativamente pequeno a moderado (5-25 mm); sua coloração é em geral inteiramente negra ou com a presença de algumas manchas vermelhas ou amarelas na cabeça, tórax e/ou abdômen; asa anterior com apenas uma veia recorrente e duas células submarginais; fronte sem carena transversal. Primeiro tergo com ou sem um tubérculo antero-mediano de tamanho pequeno

a moderado (Betrem & Bradley, 1964). Apesar de ser um gênero cosmopolita e comumente encontrado na África e na região Indo-Australiana, *Scolia* ainda é pouco conhecido. Este quadro se agrava quando se trata de seus representantes do Novo Mundo, onde são mais raros (Bradley, 1959). Ainda de acordo com Bradley (1959), o número de espécies de *Scolia* provavelmente é muito maior do que a quantidade de espécies descritas para o gênero, tornando muito provável a descrição de novas espécies.

Por fim, do mesmo modo que Scolidae, *Scolia* também apresenta grandes mudanças e divergências ao longo de sua história taxonômica relacionadas ao número de espécies, quais subgêneros fazem parte deste gênero e revisões são necessárias para organização do grupo, sendo assim, evidente a necessidade da realização de uma análise robusta e com embasamento filogenético, em primeira instância para *Scolia*, e posteriormente para a família como um todo (Elliott, 2011; Osten, 2005).

### 1.3.1 Histórico taxonômico de *Scolia*

Inicialmente, Guérin (1838) descreveu 12 espécies e três nomes subgenéricos: *Campsomeris*, *Lacosi* e *Liacos*, sob o gênero *Scolia*.

Saussure (1863), em sua publicação sobre os escolídeos da América do Norte, elegeu dois subgêneros: *Triscolia* e *Discolia*, sob o gênero *Elis* Fabricius, 1804. Sendo estes subgêneros baseados unicamente nas diferenças na venação da asa anterior, onde *Triscolia* apresentava três células submarginais, enquanto *Discolia* apresentava apenas duas.

Saussure & Sichel (1864) publicou um rico catálogo denominado "*Catalog specierum generis Scolia*", que reuniu todos os táxons descritos com caracteres diagnósticos e também revisou a monografia de Burmeister ("Scoliae"). O gênero como um todo foi dividido em duas partes, tendo como base para esta divisão a venação das asas mais uma vez. A primeira parte continha os gêneros *Liacos* Guérin e *Scolia* Fabricius. Sendo o gênero *Liacos* ainda dividido nos subgêneros *Triliacos* e *Diliacos* enquanto o gênero *Scolia*

dividido em *Triscolia* e *Discolia*. Já a segunda parte apresentava um único gênero *Elis*, que também foi dividido em dois subgêneros, *Trielis* e *Dielis*.

Betrem (1927), enquanto estudava espécies de Scoliidae indo-australianas, publicou três novos subgêneros sob o gênero *Scolia*. Betrem (1928) publicou uma monografia sobre Scoliidae Indo-Australiano. Este foi o primeiro relato abrangente sobre a taxonomia dessa família e estabeleceu oito subgêneros: *Austroscolia*, *Carinoscolia*, *Diliacos*, *Laeviscolia*, *Liacos*, *Microscolia*, *Scolia* e *Triscolia*.

Betrem (1964-68) visitou vários museus da Europa para estudar os tipos de Scoliidae em colaboração com Bradley. Isso resultou na publicação de uma série de artigos sobre os tipos de Burmeister, Smith e Klug. Nesse meio tempo, Bradley (1964), com a ajuda de anotações de Betrem, publicou um catálogo de tipos de Scoliidae descritos por Fabricius e Lepeletier. Ainda em 1964, Betrem e Bradley elevam ao nível de gênero quatro dos oito subgêneros de *Scolia* anteriormente propostos. *Austroscolia*, *Diliacos*, *Liacos* e *Triscolia* passam a ser reconhecidos como gêneros e, além disso, *Triscolia* passa a designar apenas as espécies norte americanas do gênero enquanto que as espécies asiáticas passaram a ser classificadas como *Megascolia*.

Bradley (1972) publicou um catálogo dos tipos de Scoliidae presentes no Museu de Berlim e posteriormente (1973, 1974) publicou sobre os tipos descritos por Guérin e Saussure & Schiel. Em 1974, Bradley também propõe a criação de um novo subgênero de *Scolia* denominado *Hesperoscolia*. Este subgênero abrangia as espécies Neotropicais do gênero.

Krombein (1978) publicou sua monografia sobre os Scoliidae do Sri Lanka. Neste estudo Krombein teve acesso ao grande acervo de material originário do país e pôde corrigir alguns nomes que haviam sido erroneamente aplicados por outros autores. Mesmo havendo alterações em alguns nomes, o autor seguiu a divisão genérica proposta por Betrem e Bradley em 1964.

Argman (1996), além de sugerir uma nova divisão da família como um todo, também propôs a reestruturação de *Scolia* elevando todos os seus subgêneros ao nível de tribo e criando gêneros baseados em grupos de

espécie sem nenhum embasamento filogenético. Esse trabalho foi criticado por diversos autores da área e atualmente a divisão proposta por Argman não é adotada pela comunidade.

Osten (2005) propôs que *Scolia* fosse dividido em apenas três subgêneros (*Discolia*, *Hesperoscolia* e *Scolia*) e que os demais subgêneros fossem elevados ao nível de gênero. Apesar deste trabalho ter sido realizado em sua maior parte com base em revisões bibliográficas, ainda traz a divisão mais aceita entre os autores para Scoliidae como um todo e apresenta um catálogo de todas as espécies válidas do grupo.

Assim, devido a este histórico taxonômico conturbado, como foi apresentado acima, com constantes alterações em sua classificação, normalmente impostas sem revisões prévias, testar a monofilia de *Scolia* e propor uma classificação filogenética inédita para o grupo se fez necessário.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esse é o primeiro estudo em mais de 200 anos que aborda as relações entre os táxons para Scoliidae, mais especificamente *Scolia*, desde a criação da família por Latreille em 1802.

O presente trabalho demonstrou que, apesar de quase todos os gêneros de Scoliini descritos terem sido recuperados como monofiléticos (exceto *Carinoscolia*), as relações ainda podem ser preliminares. Ainda, observou-se que a ausência da segunda veia recorrente completa e a ausência de fileiras subapicais de cerdas no segundo e terceiro tergos, além de serem caracteres diagnósticos, também se mostraram sinapomórficos para a separação de Campsomerini e Scoliini.

Apesar de *Scolia* ter sido proposto como monofilético, sendo suportado por uma sinapormorfia, dois de seus três subgêneros apresentaram-se como parafiléticos (exceto *Hesperoscolia*). A parafilia encontrada nos subgêneros de *Scolia* é reflexo de como o gênero foi formado, tendo seus integrantes agrupados pela ausência de caracteres e não pelo seu compartilhamento. Mesmo considerando os caracteres diagnósticos para a divisão dos subgêneros, apenas *Hesperoscolia* é recuperado como monofilético, sendo assim, uma nova proposta de divisão interna para o gênero deve ser proposta.

A quantidade considerável de homoplasias dentro da análise mostra uma pequena parte do porquê da dificuldade de classificar os integrantes de Scoliidae até então, e além disso ainda é válido lembrar o passado taxonômico conturbado que a família apresenta, aumentando ainda mais esta dificuldade.

Por fim, a monofilia recuperada de *Scolia* contrapõe o estado caótico em que se encontra a taxonomia tanto supra quanto subgenérica do grupo, indicando a necessidade de mais estudos que visem o grupo de maneira mais abrangente e assim auxiliem na construção de novos conhecimentos para a família como um todo.



## REFERÊNCIAS

- ARGAMAN, Q. Generic synopsis of Scoliidae (Hymenoptera, Scolioidea). **Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici**, **88(1972)**, 171–222. 1996
- BARTLETTI, O. C. The North American digger wasps of the subfamily Scoliinae. **Ann. American Ent. Soc.**, **5**: 239-340. 1912.
- BETREM, J. G. Opmerkingen over Scoliiden. **Tijdschr. Ent.**, **70 (verslag)**: xii - xiv. 1927.
- BETREM, J. G. Monographie der Indo-Australischen Scoliiden mit zoogeographischen Betrachtungen. **Treubia**, **9 (suppl.)**: 1-388, 5 plates. 1928.
- BETREM, J. G. Beitrage zur kenntnis der Palaarktischen arten des genus Scolia. **Tijdschr. Ent.**, **78**: 1-78. 1935.
- BETREM, J. G. Remarks concerning the frontal parts of the head of some Hymenoptera. **Trans. Ninth Int. Congr. Ent.**, **I**: 97-100. 1952.
- BETREM, J. G., & BRADLEY, J. C. Annotations on the Genera Triscolia, Megascolia and Scolia (Hymenoptera, Scoliidae). **Zoologische Mededelingen**, **40(11)**, 90–96. 1964.
- BETREM, J. G. & BRADLEY, J. C. The African Campsomerinae (Hym., Scoliidae). **Mon. Ned. Ent. Ver.**, **6**: 1-326. 55 figures, 6 pl-tes, 47 maps. 1972.
- BOGUSCH, P. Vespoidea: Scoliidae (žahalkovití). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae**, **11**: 165–170. 2007.
- BRADLEY, J. C. The Scoliidade of Africa. **Annals of the Transvaal Museum**, **23(5025)**: 331–362. 1959. <https://doi.org/10.1038/209762d0>
- BRADLEY, J. C. The Fabrician types of Scoliidae (Hymenoptera), with notes and an appendix by J.G. Betrem. **Spolia zool. Mus. Haun.**, **21**: 1-38. 1964.
- BRADLEY, J. C. Scoliid types in the Museum rur Naturkunde of the Humboldtuniversitat zu Berlin. **Vitt. zool. Mus Berlin**, **48(1)**: 3-19. 1972.
- BRADLEY, J. C. The scoliid types of Guerin-Meneville (Insecta: Hymenoptera: Scoliidae). **Bull Mus. Hist. nat. Paris.** (3) **112**, **Zool.**, **86**: 217-221. 1973.
- BRADLEY, J. C. The types of Scoliidae (Hymenoptera) described by Henri de Saussure or by Jules Sichel, or by them jointly. **Revue suisse Zool.**, **81(2)**: 417-485. 1974.
- BRANSTETTER, M. G., DANFORTH, B. N., PITTS, J. P., FAIRCLOTH, B. C., WARD, P. S., BUFFINGTON, M. L., BRADY, S. G. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology**, **27**: 1019–1025. 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.027>.
- BROTHERS, D. J. Phylogeny and Classification of the Aculeate Hymenoptera, With Special Reference to Mutillidae. The University of Kansas Science Bulletin, 50(11), 483–648. 1975.
- BROTHERS, D. J. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zoologica Scripta**, **28(1–2)**: 233–249. 1999. <https://doi.org/10.1046/j.1463->

- 6409.1999.00003.x
- BROTHRES, D. J., & CARPENTER, J. M. Phylogeny of Aculeata: Chrysoidea and Vespoidea (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research**, **2(1)**: 227–304. 1993. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01469.x>
- CRESSON, E.F. Synopsis of the families and genera of the Hymenoptera of America, North of Mexico. **Trans. American Ent. Soc.** 1887.
- DAY, M. C., ELSE, G. R., & MORGAN, D. The most primitive Scoliidae (Hymenoptera). **Journal of Natural History**, **15(4)**: 671–684. 1981. <https://doi.org/10.1080/00222938100770471>
- DEBEVEC, A.H., CARDINAL, S., AND DANFORTH, B.N. Identifying the sister group to the bees: a molecular phylogeny of Aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. **Zool. Scr.** **41**: 527–535. 2012.
- ELLIOTT, M. G. Annotated catalogue of the Australian Scoliidae (Hymenoptera). Technical **Reports of the Australian Museum, Online**, **22(February)**: 1–17. 2011. <https://doi.org/10.3853/j.1835-4211.22.2011.1562>
- FABRICIUS, J. C. **Systema Entomologiae**: 832 pages. 1775.
- FALLAHZADEH, M., & SAGHAEI, N. A brief study on the Scoliidae (Insecta: Hymenoptera) in Iran. **Munis Entomology & Zoology**, **5(2)**: 792–795. 2010.
- FARRIS, J. S. The logical basis of phylogenetic analysis. In “Advances in Cladistics” (N. I. Platnick and V. A. Funk, Eds.). **Columbia Univ. Press, New York**. pp.7–36. 1983.
- GADALLAH, N. S. Scoliidae from the Western Region of Saudi Arabia (Hymenoptera: Aculeata). **Efflatounia**, **4**: 31–40. 2004.
- GOLOBOFF, P. A., FARRIS, J. S., KÄLLERSJÖ, M. OXELMAN, B., RAMÍREZ, M. J. & SZUMIK, C. A Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics** **19**: 324-332. 2003.
- GOLOBOFF, P. A., CARPENTER, J. M., SALVADOR ARIAS, J. & ESQUIVEL, D. R. M. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics** **24**: 758 - 773. 2008a.
- GOLOBOFF, P., FARRIS, J., & NIXON, K. TNT: a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** **24**: 774-786. 2008b.
- GUERIN-MENEVILLE, F. E. Insects: In Duperrey : Voyage autour du monde, execute par ordre du roi, sur la corvette ote S. M. la Coquille, pendant les annees 1822-1825, section 1, **Zoology**: 319 pages, 21 plates. 1838.
- JONATHAN, J. K. & GUPTA, S. K., Fauna of India and the Adjacent Countries (Hymenoptera: Scoliidae). **Zoological Survey of India, Kolkata**: 1–277. 2003.
- KROMBEIN, K. V. Biosystematic Studies of Ceylonese Wasps, II: A Monograph of the Scoliidae (Hymenoptera: Scoliidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, **(374)**: 1–121. 1978. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.374>
- KUMAR, P. G., & PHAM, P. H. New distributional records of scoliid wasps (Insecta : Hymenoptera: Scoliidae) from India. **Zoological Survey of India, Kolkata**, **115(May)**: 325–334. 2015.
- LATREILLE. Histoire Naturelle Des Crustacés Et Insectes. 1802.

- MICHA, II. Beitrag zur Kenntnis der Scoliidien. **Mitt. zool. Mus. Berlin**, **13(1)**: 1-56, 42 figures. 1927.
- NIXON, K. C. WinClada ver. 1.0000. **Published by the author, Ithaca, NY, USA**. 1999 – 2002.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. On Outgroups. **Cladistics** **9**: 413 – 426. 1993.
- OSTEN, T. Kritische Liste der palaearktischen Scoliidien. **Entomofauna Zeitschrift Fur Entomologie**, **20(27)**: 422–428. 1999.
- OSTEN, T. Beitrag zur Scoliidien-Fauna der Insel Phuket (Thailand) (Hymenoptera, Scoliidae). **Entomofauna**, **22**: 433–441. 2001.
- OSTEN, T. Checkliste der Dolchwespen der Welt (Insecta: Hymenoptera, Scoliidae). **Bericht Der Naturf. Gesellsch. Augsburg**, **62**: 1–62. 2005.
- PETERS, R. S., KROGMANN, L., MAYER, C., RUST, J., MISOF, B., NIEHUIS, O., MEUSEMANN, K. Evolutionary History of the Hymenoptera Report Evolutionary History of the Hymenoptera. **Current Biology**: 1–6. 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.027>
- PILGRIM, E.M., VON DOHLEN, C.D., AND PITTS, J.P. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. **Zool. Scr.** **37**: 539–560. 2008.
- RASNITSYN, A. P. A new subfamily of scoliid wasps (Hym. Scoliidae, Proscoliinae). **Zool. J.**, **56**: 522-529. 1977.
- RASNITSYN, A. P. Archaeoscoliinae, an Extinct Subfamily of Scoliid Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera: Scoliidae). **Journal of Hymenoptera Research**, **2(1)**: 85–96. 1993.
- SAMIN, N., BAGRIAÇIK, N., & GADALLAH, N. S. A Checklist of Iranian Scoliidae (Hymenoptera: Vespoidea). **Munis Entomology & Zoology Journal**, **9(2)**: 713–723. 2014.
- SAUSSURE, H. DE. Sur quelques scolies de Basse-Californie. **Ann. Soc. ent. France** **(4) 3**: 17-19. 1863.
- SAUSSURE, H. DE. Melanges Hymenopterologiques, 1 Fascicule, Appendix. **Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Geneve**. 1864.