



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

Iago Siviero Ribeiro

Filogenia de *Synoeca* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) por evidência total

São José do Rio Preto

2022

Iago Siviero Ribeiro

Filogenia de *Synoeca* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) por evidência total

Trabalho de Conclusão de Curso (TCC) apresentado como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, junto ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CNPq – Proc.. 122985/2021-4

Orientador: Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

Coorientador: Dr. Rogério Botion Lopes

São José do Rio Preto

2022

R484f	Ribeiro, Iago Siviero Filogenia de Synoeca (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) por evidência total / Iago Siviero Ribeiro. -- São José do Rio Preto, 2022 43 p. : il., tabs. Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto Orientador: Fernando Barbosa Noll Coorientador: Rogério Botion Lopes 1. Entomologia. 2. Filogenia. 3. Molecular. 4. Synoeca. I. Título.
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Iago Siviero Ribeiro

Filogenia de *Synoeca* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) por evidência total

Trabalho de Conclusão de Curso (TCC) apresentado como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, junto ao Conselho de Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CNPq – Proc.. 122985/2021-4

Orientador: Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

Coorientador: Dr. Rogério Botion Lopes

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

Orientador

Dra. Marjorie da Silva

UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

Dr. Gustavo Bellini Cortes

UNESP – Câmpus de Rio Claro

São José do Rio Preto

26 de janeiro de 2022

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, pela determinação e sabedoria necessárias a realização deste trabalho.

Agradeço os meus pais, Cacildo e Vania, que sempre apoiaram as minhas escolhas e se empenharam para garantir que eu pudesse alcançar meus objetivos.

Ao professor e orientador, Fernando Noll, pela oportunidade, correções e suporte oferecidos que foram cruciais para a realização desse trabalho.

Ao meu coorientador, Rogério Lopes, por todos os ensinamentos e paciência que foram, para mim, muito importantes na minha evolução acadêmica e como pessoa.

Aos colegas do Laboratório de Aculeata, pela hospitalidade e por sempre estarem dispostos a me ajudar em todas as dificuldades encontradas pelo caminho.

A minha namorada, Eduarda, por todo o carinho e suporte emocional sem o qual essa conquista não teria sido alcançada.

Ao Ibilce, seu corpo docente, administração e servidores por oferecer um ambiente propício e saudável para a prática científica.

E ao CNPq pelo apoio financeiro.

RESUMO

Dentro do grupo das vespas enxameadoras, que constituem a tribo Epiponini, encontramos o gênero *Synoeca* de Saussure, 1852, conhecidas popularmente como marimbondo-tatu por conta do formato de seus ninhos. Apresentam distribuição neotropical sendo que cinco de suas seis espécies ocorrem no Brasil, onde ocupam praticamente todo o território nacional desde a Amazônia até a Mata Atlântica e Sul do país. Chaves de identificação foram propostas, porém sem incluir *Synoeca ilheensis*, que foi descrita em 2017. Ademais, *Synoeca* corresponde ao gênero dentro de Epiponini com o maior número de hipóteses filogenéticas. Dessa maneira, o presente trabalho buscou elucidar a posição da nova espécie dentro da filogenia do grupo e propor uma chave de identificação atualizada para o gênero. Para isso, foi realizada uma análise filogenética com evidência total através da combinação de dados moleculares, morfológicos e comportamentais, com os terminais compreendendo todas as espécies de *Synoeca*. Os grupos externos foram representados com uma espécie de cada um dos cinco gêneros: *Asteleca*, *Clypearia*, *Epipona*, *Metapolybia* e *Polybia*, sendo o último gênero utilizado como referência para o enraizamento da árvore. Foram levantados caracteres da morfologia externa dos adultos para a confecção da matriz de dados morfológicos e chave taxonômica. Adicionalmente, foram incluídos caracteres moleculares de cinco genes: três mitocondriais e dois nucleares. Os caracteres referentes aos traços comportamentais foram obtidos através da bibliografia prévia do grupo. Foram obtidos 389 caracteres, sendo 354 caracteres moleculares informativos, 28 morfológicos e 7 comportamentais que resultaram em um cladograma que apoia a monofilia do gênero e apresenta uma nova visão para o grupo, com uma divisão em dois clados e o posicionamento de *Synoeca ilheensis* como espécie irmã de *Synoeca surinama* na posição mais derivada do gênero, concordando com a literatura mais recentemente publicada em relação as espécies já estudadas anteriormente. Este trabalho apresenta uma nova proposta de filogenia para *Synoeca* que posiciona *Synoeca ilheensis* de forma coerente em relação as filogenias já apresentadas para o gênero e fornece uma nova ferramenta de identificação para as espécies do grupo.

Palavras-chave: Entomologia. Filogenia. Epiponini. Taxonomia. Vespas sociais.

ABSTRACT

Within the group of swarm-founding wasps, which constitutes the Epiponini tribe, the genus *Synoeca* de Saussure, 1852, popularly known as warrior wasps, is found. In Brazil they receive the name of armadillo wasps because of the shape of their nests. With a neotropical distribution and five of their six species occurring in Brazil, where they occupy practically the entire national territory from the Amazon to Atlantic Forest and South of the country. Identification keys have been proposed, but none including *Synoeca ilheensis*, which was described in 2017. Furthermore, *Synoeca* corresponds to the genus within Epiponini with the highest number of phylogenetic hypotheses. Thus, the present work proposes to elucidate the position of the new species in the phylogeny of the group and to propose an updated identification key for the genus. For this, a total evidence phylogenetic analysis was performed through the combination of molecular, morphological and behavioral data, with the ingroup comprising all species of *Synoeca*. The outgroups were represented with one species from each of the five genera: *Asteloecca*, *Clypearia*, *Epipona*, *Metapolybia* and *Polybia*, the last genus being used as a reference for rooting the tree. Characters of the external morphology of adults were collected to create the morphological data matrix and taxonomic key. Additionally, molecular characters of five genes were included: three mitochondrial and two nuclear. Characters referring to behavioral traits were obtained from the group's previous bibliography. A total of 389 characters were obtained, being 354 informative molecular, 28 morphological and 7 behavioral that resulted in a cladogram that supports the monophyly of the genus and presents a new vision for the group, with a division into two clades and positioning *Synoeca ilheensis* as sister species of *Synoeca surinama* in the most derived position of the genus, agreeing with the most recently published literature considering the species previously studied. This work presents a new phylogenetic proposal for *Synoeca* that positions *Synoeca ilheensis* coherently in relation to the phylogenies already presented for the genus and provides a new identification tool for the species of the group.

Keywords: Epiponini. Entomology. Phylogenetic. Taxonomy. Social wasp.

Sumário

Sumário	9
1. INTRODUÇÃO	6
2. OBJETIVOS	10
2.1. Objetivos Gerais	10
2.2. Objetivos Específicos	10
3. MATERIAL E MÉTODOS	10
3.1. Escolha dos terminais	10
3.2. Caracteres morfológicos	10
3.3. Caracteres comportamentais	11
3.4. Caracteres moleculares	11
3.5. Análise por Parcimônia	11
3.6. Chave de identificação	12
4. RESULTADOS	12
4.1. Análise cladística	12
4.2. Matriz e caracteres	14
5. DISCUSSÃO	38
5.1. Monofiletismo de <i>Synoeca</i>	38
5.2. Relações entre as espécies de <i>Synoeca</i>	39
5.3. Relação de <i>Synoeca</i> com os grupos externos	41
5.4. Chave de identificação para as espécies do gênero <i>Synoeca</i> de Saussure	42
6. CONCLUSÃO	43
7. REFERÊNCIAS	43

1. INTRODUÇÃO

Os insetos popularmente conhecidos como vespas ou marimbondos estão inseridos dentro da ordem Hymenoptera, uma vasta ordem de insetos cosmopolita presentes em todos os níveis tróficos e com importante papel ecológico (MELO *et. al*, 2012). É subdividida em duas subordens Apocrita e Symphyta, a primeira contendo os himenópteros que possuem uma forte constrição entre o primeiro e segundo segmentos do abdômen, o segundo compreende os himenópteros cuja ligação entre abdômen e tórax se dá por uma ampla conexão. Embora o primeiro grupo seja comprovadamente monofilético, o segundo é parafilético e agrupa artificialmente as linhagens basais da ordem (MELO *et. al*, 2012).

Dentro de Apocrita estão incluídas as vespas com ferrão, onde junto com as abelhas e formigas formam um grande grupo que compreende a infraordem Aculeata. Os aculeados possuem como característica distintiva e comum a genitália externa feminina que perdeu sua função reprodutiva como ovipositor e modificou-se em ferrão assumindo uma função de ataque e defesa (MELO *et. al*, 2012). São muito abundantes na região Neotropical e apresentam um papel vital na ecologia dos ambientes aonde estão inseridos, onde devido a sua grande variedade de comportamentos sociais e diversidade são capazes de ocupar vários nichos e desempenhar papéis ecológicos importantes para a manutenção do equilíbrio ambiental (MELO *et. al*, 2012).

Aculeata é formada por três superfamílias: Chrysidoidea, Apoidea e Vespoidea (BROTHERS, 1999). Vespoidea por sua vez, é dividida em dez famílias: Tiphiidae, Sapygidae, Mutillidae, Pompilidae, Scoliidae, Sierolomorphidae, Rhopalosomatidae, Bradynobaenidae, Formicidae e Vespidae (MELO *et. al.*, 2012). Dentre essas, Vespidae é composta por vespas com tamanho médio a grande, que possuem antena com 12 antenômeros nas fêmeas e 13 nos machos, com exceção da tribo Ropalidiini que apresenta 12 e 11 antenômeros respectivamente (CARPENTER & MARQUES, 2001). Amplamente distribuídas no mundo, contando atualmente com mais de 5.000 espécies em oito subfamílias (duas extintas), sendo três neotropicais: Masarinae, Eumeninae e Polistinae (CARPENTER & MARQUES, 2001; PERRARD *et al.*, 2017).

A subfamília Masarinae é composta por vespas solitárias que, como as abelhas, utilizam pólen e néctar para aprovisionar os ninhos, ocorrendo principalmente em ambientes secos e quentes (GESS & GESS, 2004). Eumeninae forma um grande grupo de vespas predadoras, principalmente de forma solitária, porém com algumas exceções apresentando formas primitivamente sociais (CARPENTER & MARQUES, 2001). Polistinae inclui os insetos popularmente conhecidos como marimbondos, amplamente conhecidos e de presença marcante devido ao seu comportamental social, onde uma ou poucas rainhas reproduzem enquanto operárias estéreis assumem as responsabilidades por construir, prover e defender o ninho (CARPENTER & MARQUES, 2001). Possuem uma enorme diversidade quanto a organização social, desde espécies onde não ocorre diferenças morfológicas entre as castas, até espécies com alto grau de diferenciação morfológica, sendo um ótimo modelo para o estudo da evolução da eussocialidade dos himenópteros (NOLL & WENZELL, 2008).

Carpenter (1991) apresenta uma proposta de filogenia para o grupo dividindo-o em quatro tribos: Ropalidiini, Mischocyttarini, Polistini e Epiponini. O grupo possui distribuição cosmopolita com riqueza concentrada nos trópicos, sendo que, dentre as quatro tribos somente Ropalidiini não é encontrada na região neotropical (Carpenter, 1993). Além disso, Polistinae pode ainda ser dividido em dois grupos comportamentais de acordo com o modo de fundação de uma nova colônia, com fundação solitária e independente como característica plesiomórfica, constituído pelas tribos Polistini, Ropalidiini e Mischocyttarini com poucas exceções, e com fundação por enxameamento, como característica derivada, representada por Epiponini (NOLL, 2014).

A fundação por enxameamento ocorre com as novas rainhas levando junto de si um grupo de operárias do ninho de origem para a fundação de um novo ninho e é uma condição apomórfica para Epiponini (NOLL *et. al.*, 2020). Endêmicos da região neotropical, a tribo é constituída por 242 espécies distribuídas em 19 gêneros: *Agelaia*, *Angiopolybia*, *Apoica*, *Asteloeca*, *Brachygastra*, *Chartergellus*, *Charterginus*, *Chartergus*, *Clypearia*, *Epipona*, *Leipomeles*, *Metapolybia*, *Nectarinella*, *Parachartergus*, *Polybia*, *Protonectarina*, *Protopolybia*, *Pseudopolybia* e *Synoeca* (PIEKARSKI *et. al.*, 2018).

Com relação à filogenia, a primeira foi produzida por Carpenter, 1991 utilizando caracteres da morfologia dos adultos e apresentando várias politomias. Em 1994 Wenzel

e Carpenter apresentam uma filogenia melhor resolvida através de uma análise conjunta de caracteres morfológicos dos adultos e larvas, além de características do ninho. Após, Pickett e Carpenter, 2010 somaram dados moleculares e morfológicos as suas análises e apresentaram a filogenia mais recente para o grupo, sendo que em todos os casos Epiponini apresenta-se monofilética.

O gênero *Synoecca* de Saussure, 1852 é composto pelas vespas popularmente conhecidas como marimbondo-tatu por possuírem um ninho com arquitetura astelocítara, cujos favos são construídos diretamente sobre o substrato, e envelope que lembra o formato de corpo de um dasipodídeo (NOLL *et. al*, 2020). Muito conhecidas pela população, geram temor devido a sua grande agressividade na defesa do ninho e veneno, 17 vezes mais potente que uma picada de abelha, com efeito anti-coagulante e miotóxico (SILVA *et. al.*, 2016). Possui consequências severas que vão desde espasmos musculares e arrepios até dispneia (falta de ar) e morte dependendo da dose injetada, sendo que uma única vespa possui veneno suficiente para matar pequenos mamíferos como ratos (*Mus musculus*) (SILVA *et. al.*, 2016). Uma curiosidade interessante e que pode ajudar na prevenção de acidentes com essa espécie é o comportamento de alarme, produção de som através de golpes contra o envelope e zumbidos, que serve para alertar animais desavisados que se aproximem (CASTELLÓN, 1981).

Synoecca é representada atualmente por seis espécies: *S. chalibea* de Saussure, 1852, *S. cyanea* Fabricius, 1775, *S. ilheensis* Lopes & Menezes, 2017, *S. septentrionalis* Richards, 1978, *S. surinama* Linnaeus, 1767 e *S. virginea*, Fabricius, 1804. Somente *S. septentrionalis* Richards, 1978 não ocorre no território nacional, com as outras espécies presentes em todo território nacional, *S. chalibea* e *S. virginea* habitando a floresta amazônica, *S. surinama* presente na Amazonia e Cerrado e *S. ilheensis* e *S. cyanea* presentes na Mata Atlântica (MENEZES *et al.*, 2015; LOPES & MENEZES, 2017).

A primeira chave de identificação para o gênero foi elaborada por Richards, 1978. Posteriormente, Andena *et al.*, 2009 forneceu uma chave atualizada e ilustrada, junto da primeira hipótese filogenética para *Synoecca*. Em 2011, Cely e Sarmiento, utilizando outras características morfológicas na tentativa de incluir as variações intraespecíficas, muito comuns no grupo, propôs uma nova filogenia. Dois anos mais tarde, Carpenter *et al.* (2013) apontam vários equívocos no trabalho de Cely & Sarmiento, 2011 e, filtrando os caracteres não interessantes e propondo novos, apresenta uma nova filogenia para o

gênero. Em 2015, Menezes e colaboradores realizaram o primeiro trabalho de filogenia para o grupo baseada em dados moleculares. Desse modo, *Synoeca* é o gênero de Epiponini com o maior número de hipóteses filogenéticas.

A primeira filogenia do grupo proposta por Andena *et al.* (2009) apresentou as relações de parentesco do grupo como: *S. chalibea* (*S. virgínea* (*S. septentrionalis* (*S. surinama* + *S. cyanea*))). Cely e Sarmiento (2011), propuseram uma filogenia próxima a anterior, porém carregada de politomias: *S. virgínea* + *S. chalibea* + (*S. septentrionalis* + *S. surinama* + *S. cyanea*). Carpenter *et al.* (2013), através da reinterpretação dos caracteres utilizados por Cely e Sarmiento (2011), obteve como resultado uma filogenia sem as politomias apresentadas pelos autores anteriores e com as relações de parentesco iguais a proposta por Andena *et al.* (2009). Menezes *et al.* (2015) realizou o primeiro trabalho utilizando dados moleculares, sendo pioneiro ao apresentar em sua filogenia uma separação entre indivíduos *S. septentrionalis* localizados na América central e na mata atlântica, mostrando indícios de que poderiam constituir na verdade uma nova espécie. A filogenia apresentada por Menezes *et al.* (2015) foi: (*S. virgínea* + *S. chalibea*) + (*S. cyanea* (*S. septentrionalis* MA (*S. septentrionalis* AF + *S. surinama*))) sendo que MA corresponde a América Central e AF corresponde a Mata Atlântica.

Em 2017, Lopes & Menezes descreveram uma nova espécie no grupo, *S. ilheensis*, confirmando a hipótese levantada por Menezes *et al.* (2015) e apesar de explicitarem as diferenças entre *S. ilheensis* e *S. septentrionalis*, nenhuma proposta filogenética foi proposta. Posteriormente em 2020, Noll *et al.*, apresentou uma filogenia para Epiponini no geral, cabe ressaltar que *S. septentrionalis* utilizado nessas análises são na verdade *S. ilheensis*, e resultaram no cladograma: (*S. chalibea* + *S. virgínea*) + (*S. cyanea* (*S. septentrionalis* + *S. surinama*)).

Dessa maneira, ainda não foram propostas filogenias que combinem dados morfológicos e moleculares, e que incluam *S. ilheensis* esclarecendo seu parentesco com os demais integrantes do gênero. Além disso, o grupo carece de uma chave de identificação atualizada para incluir os novos caracteres descritos e *S. ilheensis*. Assim, o presente trabalho busca apresentar uma filogenia coerente para o gênero que inclua *S. ilheensis* e apresentar uma chave de identificação ilustrada e atualizada para o gênero, contribuindo assim, para o esclarecimento das posições filogenéticas dos integrantes de *Synoeca*.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivos Gerais

Propor uma nova proposta filogenética para o gênero, posicionando *Synoeca ilheensis* dentro do grupo.

Produzir uma chave de identificação ilustrada, completa e atualizada para o gênero.

2.2. Objetivos Específicos

Elaborar uma chave de identificação dicotômica que facilitará a identificação das espécies por pesquisadores. Por meio de ilustrações e caracteres recentemente descritos, porém que ainda não foram compilados em uma ferramenta didática de identificação.

Realizar a primeira análise filogenética com evidência total, que combine dados moleculares, morfológicos e comportamentais. Reinterpretando caracteres morfológicos e incluindo dados moleculares.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Escolha dos terminais

O grupo interno do estudo abrangeu todas as seis espécies de *Synoeca*: *S. chalibea*, *S. virginea*, *S. surinama*, *S. septentrionalis*, *S. cyanea*, *S. ilheensis*. Enquanto o grupo externo foi representado por uma espécie de cada um dos gêneros que formam um clado junto de *Synoeca* dentro de epiponini: *Asteloeca traili*, *Epipona tatua*, *Clypearia weyrauchi* e *Metapolybia unilineata*. Para o enraizamento utilizou-se uma espécie do gênero externo mais próximo ao clado supracitado, *Polybia ignobilis*.

3.2. Caracteres morfológicos

Caracteres de morfologia externa e de genitália masculina foram levantados para a confecção da matriz de dados morfológicos assim como para a produção da chave taxonômica. Foram obtidos a partir da observação por meio de um estereoscópio com base em dados já presentes na literatura (RICHARDS, 1978; ANDENA *et al.*, 2009; CARPENTER *et al.*, 2013; LOPES & MENEZES, 2017). Além disso, caracteres inéditos foram observados e inseridos.

3.3. Caracteres comportamentais

Traços comportamentais referentes a arquitetura e construção dos ninhos foram obtidos a partir de consulta à literatura. (RICHARDS, 1978; WENZEL, 1998; ANDENA *et al.*, 2009; CARPENTER *et al.*, 2013).

3.4. Caracteres moleculares

Os caracteres moleculares foram obtidos a partir de cinco genes: Citocromo Oxidase I (COI), 12S, 16S, H3 e 28S, sendo os três primeiros mitocondriais e os dois últimos nucleares. Esses genes foram obtidos através de sequências que estão depositadas no GenBank e fizeram parte do estudo de Noll *et al.*, 2020. Foi constatado que o voucher utilizado em Noll *et al.* (2020) como *S. septentrionalis* corresponde, na realidade, a *S. ilheensis*. Sequências para os genes COI, 12S, 16S e 28S (não foi recuperado H3) de *S. septentrionalis* foram fornecidas por Rodolpho Menezes, a partir de contigs de elementos ultra conservados utilizados em Menezes *et al.* (2020). O alinhamento das sequências foi realizado com auxílio do software MEGA, através da função MUSCLE. No programa Winclada (NIXON, 2015) a matriz de caracteres foi editada para que fossem mantidos somente os caracteres moleculares informativos.

3.5. Análise por Parcimônia

Após o levantamento de caracteres, foi construída uma matriz utilizando o programa Winclada (NIXON, 2015) e a busca pelas árvores mais parcimoniosas foi realizada com o uso do programa TNT (GOLOBOFF *et al.*, 2008).

Foram geradas árvores utilizando três conjuntos de dados distintos: i) morfológicos; ii) morfológicos e comportamentais e; iii) morfológicos, comportamentais e moleculares. O algoritmo de busca utilizado foi o *Implicit enumeration* (= Branch and bound).

No caso da ocorrência de mais de uma árvore com menor número de passos, foi utilizado o consenso estrito por meio das opções *Trees/Consensus/Calculate = Strict, Using = all trees, Include = all taxa*.

O suporte dos clados é importante pois serve para demonstrar que há mais evidência a favor que contra o grupo resultante da análise (GOLOBOFF *et al.*, 2003). Assim, o suporte foi testado por reamostragem simétrica (GOLOBOFF *et al.*, 2003) com 10.000 replicações.

Para a edição da árvore final utilizou-se o software Winclada (NIXON, 2015).

3.6. Chave de identificação

A chave de identificação foi elaborada tendo como base a proposta por Richards (1978) e incluindo as modificações propostas por Andena, *et al*, 2009. Além dos caracteres apontados como distintivos para *S. ilheensis* apontados por Lopes e Menezes, 2017. Além desses ainda foram adicionados caracteres inéditos observados nesse estudo além de figuras que buscam facilitar a identificação.

4. RESULTADOS

4.1. Análise cladística

A análise foi realizada utilizando todos os dados disponíveis concatenados: morfológicos, comportamentais e moleculares. Apenas uma árvore mais parcimoniosa ($L = 863$, $IC = 55$, $IR = 55$) foi recuperada (Figura 1). Além dessa análise, foram realizadas também duas outras, somando apenas caracteres morfológicos e comportamentais e outra somente com os caracteres morfológicos. O cladograma dos dados morfológicos e comportamentais ($L = 65$, $IC = 64$, $IR = 72$) está representado na figura 2, já o cladograma resultante dos dados morfológicos ($L = 52$, $IC = 65$, $IR = 75$) está representado na figura 3.

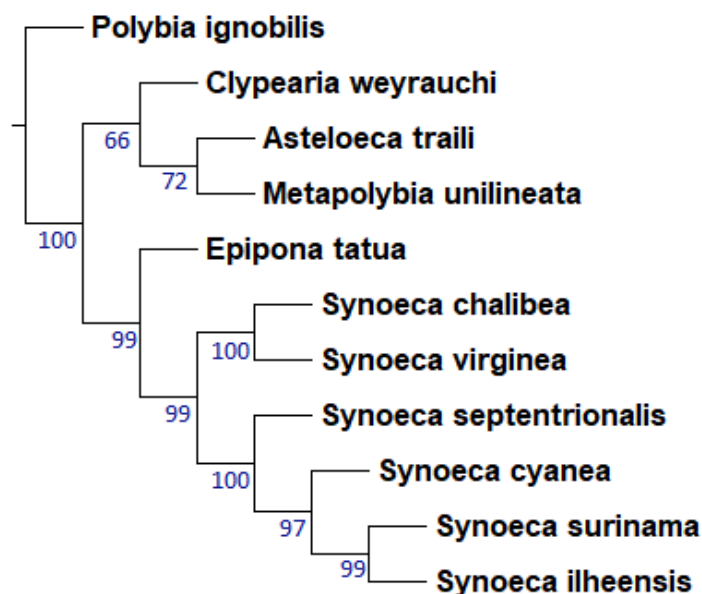


Figura 1 – Cladograma obtido através da análise de dados morfológicos, comportamentais e moleculares combinados ($L = 863$, $IC = 55$, $IR = 55$). Os números azuis abaixo dos nós apresentam o suporte do ramo, recuperados por meio de amostragem simétrica em valores de grupos contraditórios (Fonte: autor).

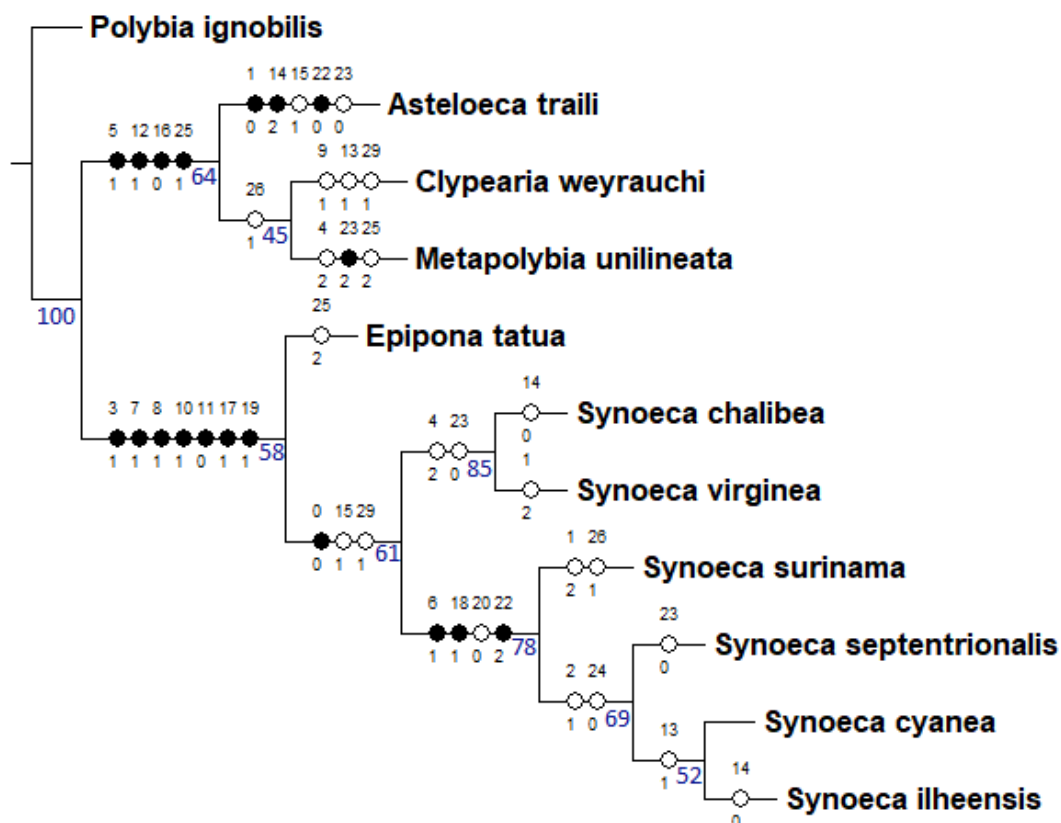


Figura 2 – Cladograma obtido através da análise de dados morfológicos e comportamentais ($L = 66$, $IC = 64$, $IR = 72$). Os círculos fechados representam as sinapomorfias enquanto que os vazios as homoplasias, os números acima de cada círculo referem-se ao caráter e os abaixo ao respectivo estado, os números azuis abaixo dos nós representam o suporte do ramo obtido por reamostragem simétrica em valores de grupos contraditórios (Fonte: autor).

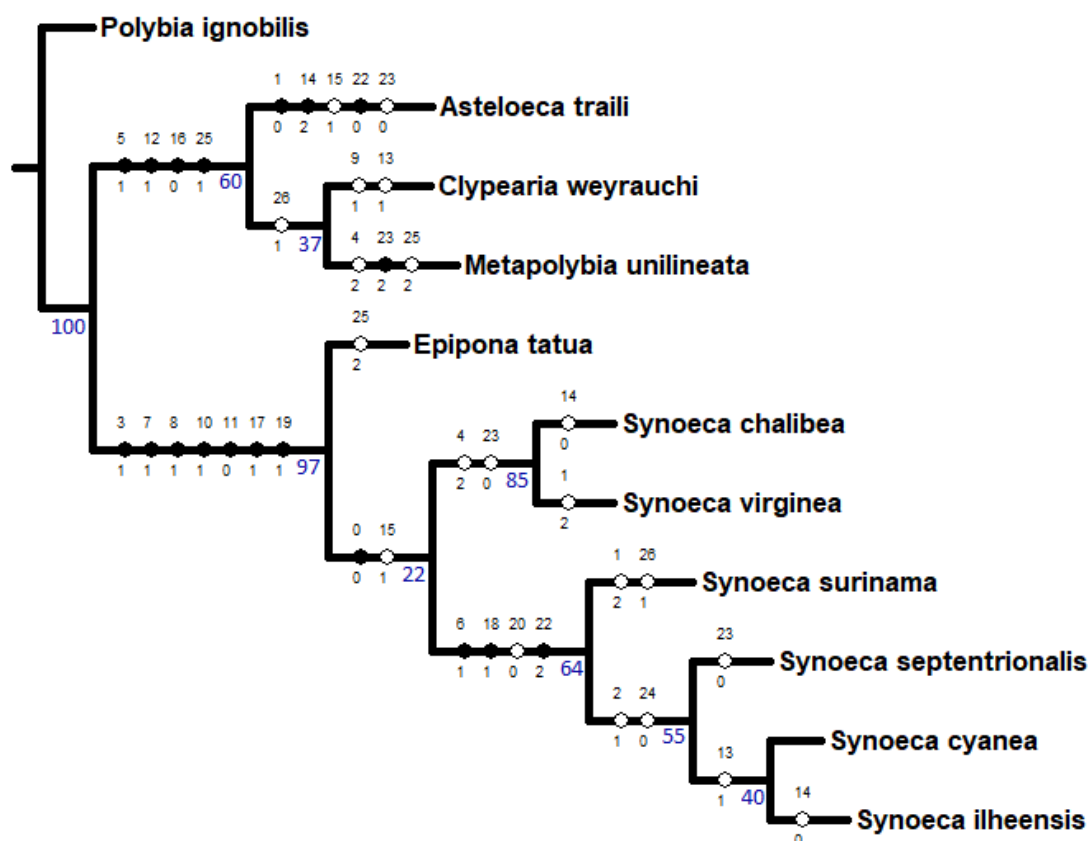


Figura 3 - Cladograma obtido através da análise de dados morfológicos (L = 52, IC = 65, IR = 75). Os círculos fechados representam as sinapomorfias enquanto que os vazios as homoplasias, os números acima de cada círculo referem-se ao caráter e os abaixo ao respectivo estado, os números azuis abaixo dos nós representam o suporte do ramo obtido por reamostragem simétrica em valores de grupos contraditórios (Fonte: autor).

4.2. Matriz e caracteres

Foi confeccionada uma matriz com 389 caracteres, sendo 354 caracteres moleculares informativos, 28 morfológicos (11 da cabeça, 12 do mesossoma e 4 do metassoma) e 7 comportamentais. Os caracteres comportamentais são referentes a arquitetura e construção dos ninhos e foram retirados da literatura (Andena, *et al.*, 2009; Wenzel, 1998). Entre os caracteres morfológicos, 23 foram obtidos e adaptados da literatura (RICHARDS, 1978; ANDENA *et al.*, 2009; CARPENTER *et al.*, 2013; MENEZES *et al.*, 2015; LOPES & MENEZES, 2017). Abaixo são apresentados os caracteres morfológicos com os devidos índices, referentes as análises realizadas com os dados concatenados (Figura 1) e comentários pertinentes bem como a matriz de dados elaborada (Tabela 1).

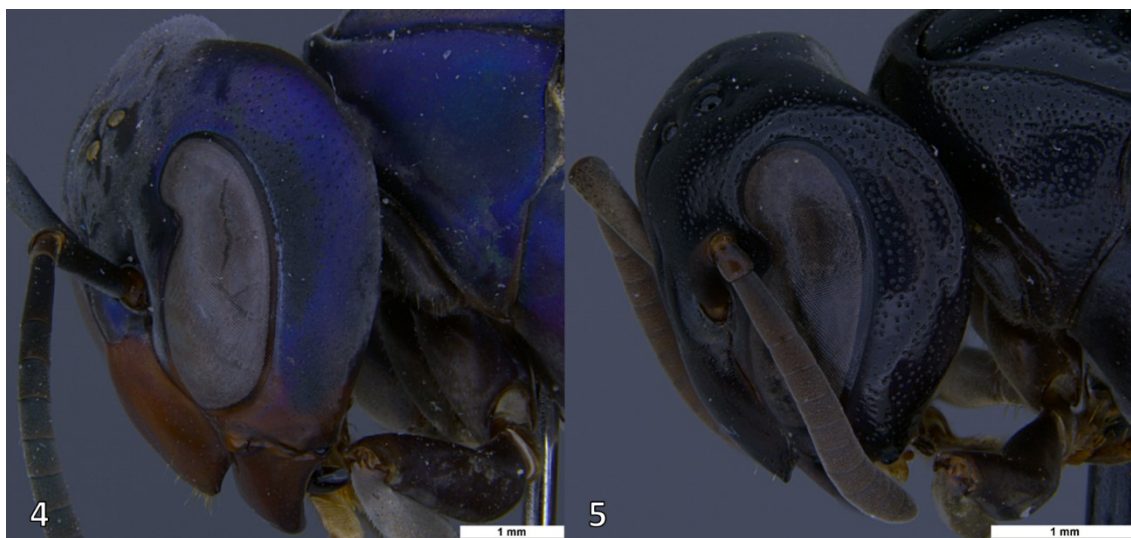
Cabeça

0. Vértice (RICHARDS, 1978). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Projetado dorsalmente (Figura 4)

(1) Arredondado (Figura 5)

O estado “projetado dorsalmente” é uma sinapomorfia de *Synoeca*, sendo o estado “arredondado” considerado plesiomórfico. O melhor modo para a visualização deste caráter é observar a cabeça lateralmente.



Figuras 4 e 5 – Vista lateral da cabeça de (4) *S. cyanea* e (5) *E. tatua* (Fonte: autor).

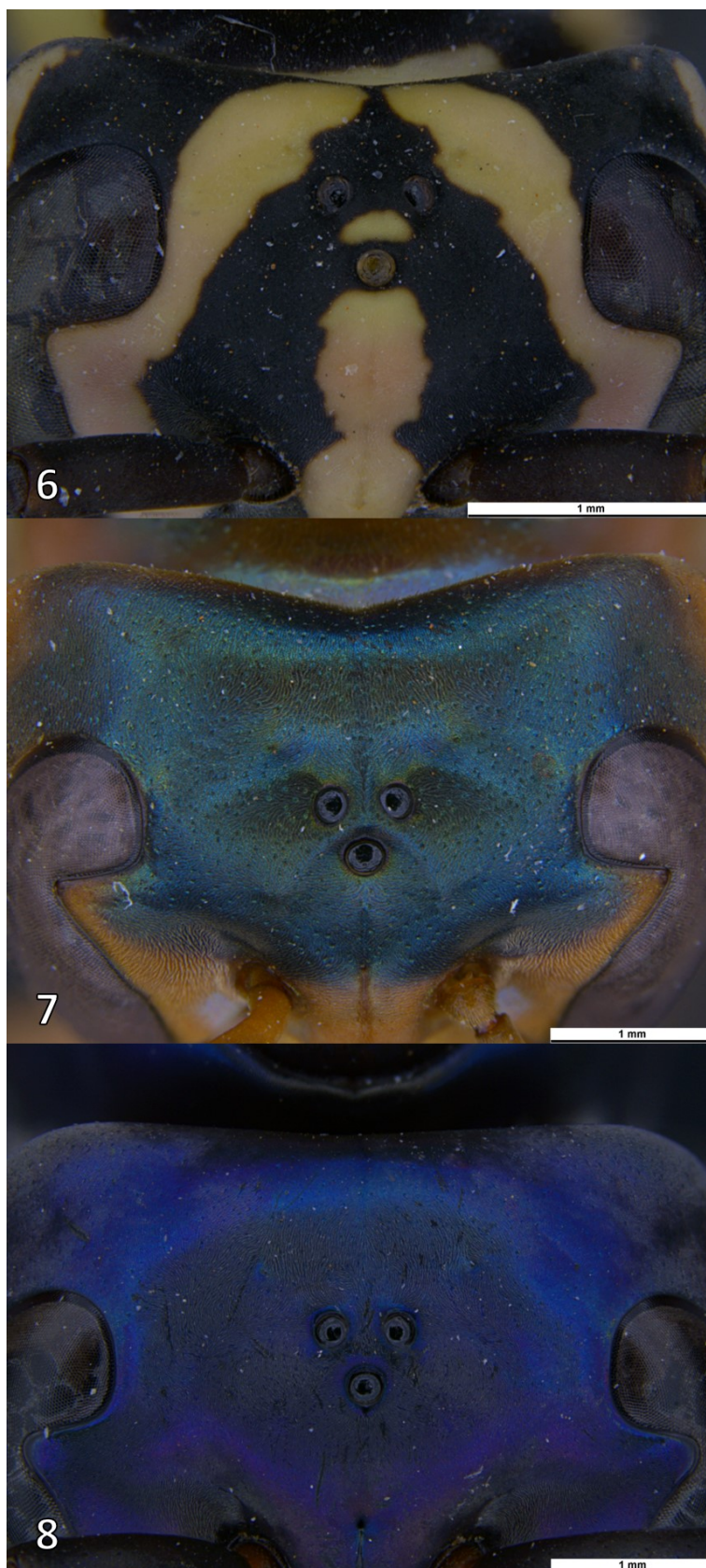
1. Vértice, pontuações (MENEZES *et al*, 2015). L = 3, IC = 66, IR = 0.

(0) Ausente (Figura 6)

(1) Grossa (Figura 7)

(2) Fina (Figura 8)

O estado “Grossa” é tido como plesiomórfico e está presente em todas as espécies com exceção de *Asteloeca traili*, que é a única que possui o estado “Ausente”, e *Synoeca virginea* e *Synoeca surinama*, que possuem o estado “Fina”. A diferenciação entre os estados “Grossa” e “Fina” consiste nas bordas da pontuação, sendo que bordas facilmente distinguíveis constituem o primeiro estado e bordas indistinguíveis com profundidade gradual em direção ao centro constituem o segundo.



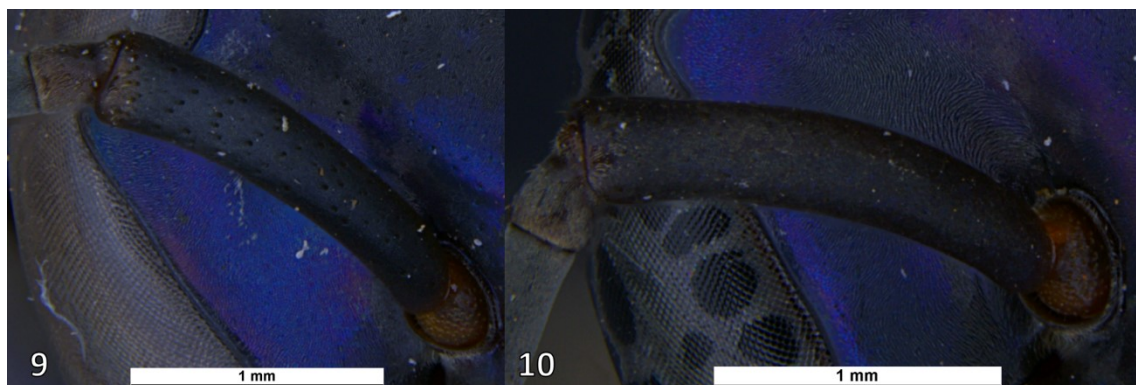
Figuras 6 a 8 – Vista dorsal da cabeça de (6) *A. traili*, (7) *S. chalibea* e (8) *S. surinama* (Fonte: autor).

2. Escapo, pontuações (MENEZES *et al*, 2015). L = 3, IC = 33, IR = 33.

(0) Ausente (Figura 10)

(1) Presente (Figura 9)

O estado “Presente” é encontrado em *Polybia ignobilis*, *Synoeca cyanea*, *Synoeca septentrionalis* e *Synoeca ilheensis*. Foi tido como plesiomórfico com reversões dentro de *Synoeca*.



Figuras 9 e 10 – Vista frontal da cabeça de (9) *S. cyanea* e (10) *S. surinama* (Fonte: autor).

3. Gena, largura na altura da emarginação do olho (ANDENA *et al*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Em vista lateral, mais estreita ou igual aos olhos (Figura 11)

(1) Em vista lateral, mais larga que os olhos (Figura 12)

O estado “Mais larga que os olhos” é uma sinapomorfia do clado *Epipona* + *Synoeca*. A metodologia utilizada para essa medição foi com a cabeça em vista lateral de modo que esteja no limiar de visualização do outro olho oposto, a medição foi realizada na altura da emarginação do olho.



Figuras 11 e 12 – Vista lateral da cabeça de (11) *P. ignobilis* e (12) *S. virginea* (Fonte: autor).

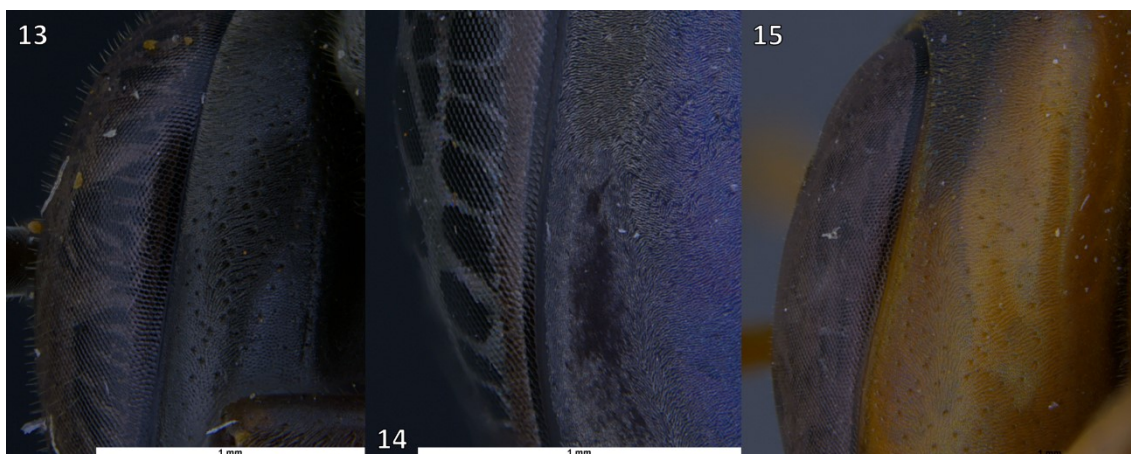
4. Cerdas nos olhos. $L = 3$, $IC = 66$, $IR = 50$.

(0) Compridos e abundantes (Figura 13)

(1) Pequenos e esparsos (Figura 14)

(2) pequenos e abundantes (Figura 15)

O estado “Pequenos e abundantes” é uma sinapomorfia do clado *S. chalibea* + *S. virginea*, o estado “Compridos e abundantes” está presente somente na raiz, *Polybia ignobilis*, sendo que todos os outros possuem o estado “pequenos e esparsos”. Aqui não foram utilizadas unidades de medida ou estruturas para a comparação devido à grande discrepância entre os tamanhos comprido e pequeno.



Figuras 13 a 15 – Vista lateral da cabeça de (13) *p. ignobilis*, (14) *S. surinama* e (15) *S. chalibea* (Fonte: autor).

5. Margem do olho abaixo da emarginação. L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Convexa (Figura 16)

(1) Reta (Figura 17)

O estado “Reta” está presente como uma sinapomorfia para o clado *A. traili* + (*C. weyrauchi* + *M. unilineata*).



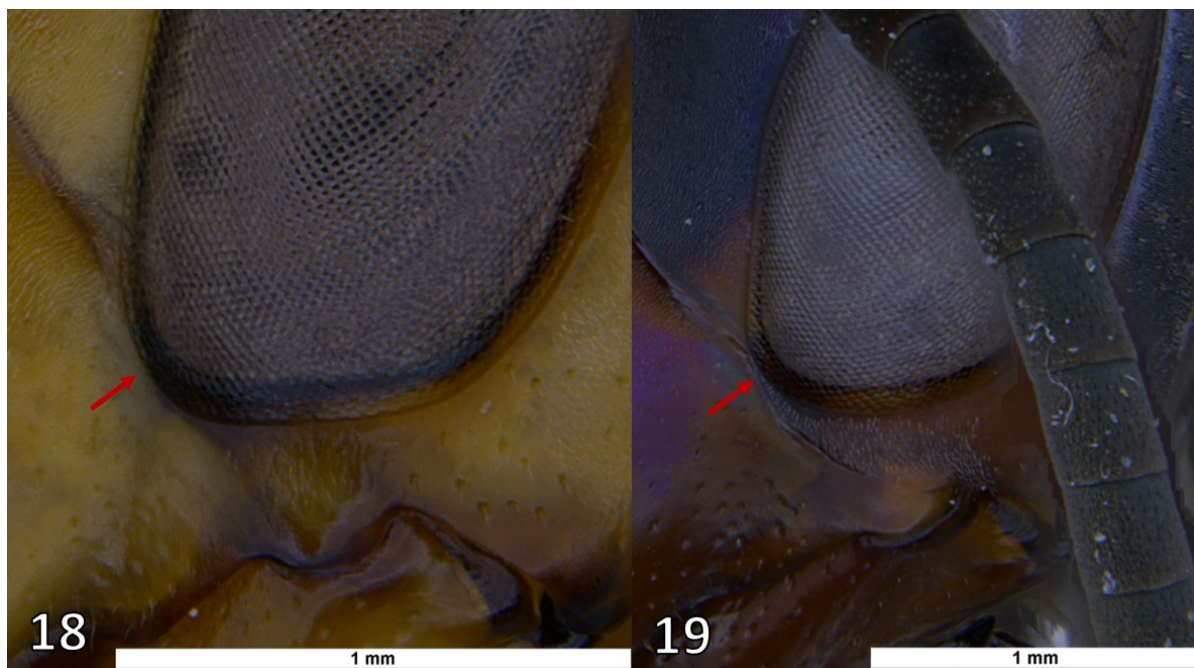
Figuras 16 e 17 – Vista frontal da cabeça de (16) *S. ilheensis* e (17) *C. weyrauchi* (Fonte: autor).

6. Contato entre o clipeo e o olho (ANDENA *et al.*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Em contato (Figura 18)

(1) Separados por uma estreita faixa (Figura 19)

O estado “Separados por uma estreita faixa” foi apresentado como uma sinapomorfia do clado *S. surinama* + (*S. septentrionalis* + (*S. cyanea* + *S. ilheensis*)).



Figuras 18 e 19 – Vista frontal da cabeça de (18) *S. chalibea* e (19) *S. cyanea*. Seta indica o contato entre o clipeo e o olho (Fonte: autor).

7. Espaço malar (ANDENA *et al.*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Mais curto que o pedicelo (Figura 20)

(1) Tão longo quanto o pedicelo (Figura 21)

O estado “tão longo quanto o pedicelo” é uma sinapomorfia para o clado *Epipona* + *Synoeca*.



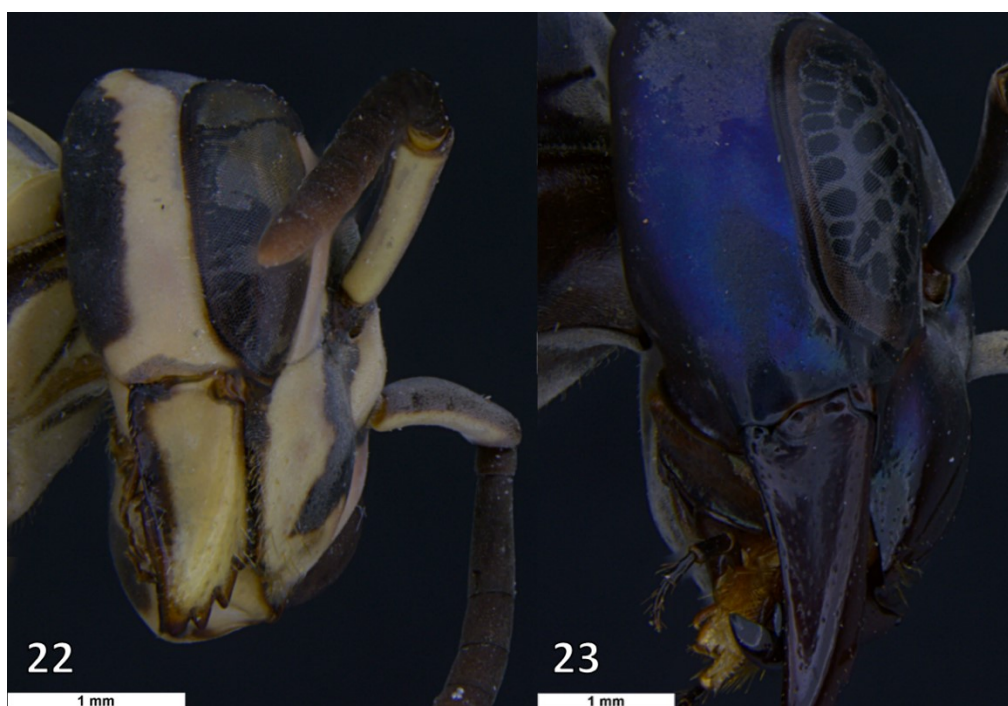
Figuras 20 e 21 – Vista frontal da cabeça de (20) *P. ignobilis* e (21) *S. surinama* (Fonte: autor).

8. Mandíbula, largura na base. $L = 1$, $IC = 100$, $IR = 100$.

(0) Até 2 vezes a largura do soquete da antena (Figura 22)

(1) Mais larga que 2,5 vezes o soquete da antena (Figura 23)

Esse carácter foi observado no presente trabalho como de importância filogenética pois é sinapomórfica para o clado *Epipona* + *Synoeca* no estado “Mais larga que 2,5 vezes o soquete da antena”. A medição foi feita na base da mandíbula na região de inserção e a largura do soquete da antena foi medido horizontalmente.



Figuras 22 e 23 – Vista lateral-inferior da cabeça de (22) *A. traili* e (23) *S. surinama* (Fonte: autor).

9. Clípeo, formato do ápice (modificado de ANDENA *et al.*, 2009). $L = 4$, $IC = 50$, $IR = 33$.

(0) Arredondado (Figura 24)

(1) Bidentado (Figuras 25 e 28)

(2) Truncado (Figura 26)

Esse carácter foi originalmente proposto com quatro estados, nesse estudo reduzimos esse número para três, abrangendo a diversidade que foi utilizada. O estado “truncado” é uma autapomorfia de *S. cyanea*, enquanto que o estado “bidentado” é apresentado em *E.*

tatua, *S. chalibea*, *S. virginea* e *A. traili*, sendo de grande utilidade na identificação do clado *S. chalibea* + *S. virginea* pela facilidade de sua observação.

10. Clípeo, pubescência. L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Completa (Figura 27)

(1) Limitada a porção dorsal (Figura 28)

Esse estudo observou a presença desse caráter que possui importância no agrupamento do clado entre os gêneros *Epipona* + *Synoeca*, que apresentam como sinapomorfia o estado “limitada a porção dorsal”.



Figuras 24 a 28 - Vista frontal da cabeça de (24) *S. cyanea*, (25) *S. chalibea*, (26) *S. surinama*, (27) *A. traili* e (28) *S. virginea* (Fonte: autor).

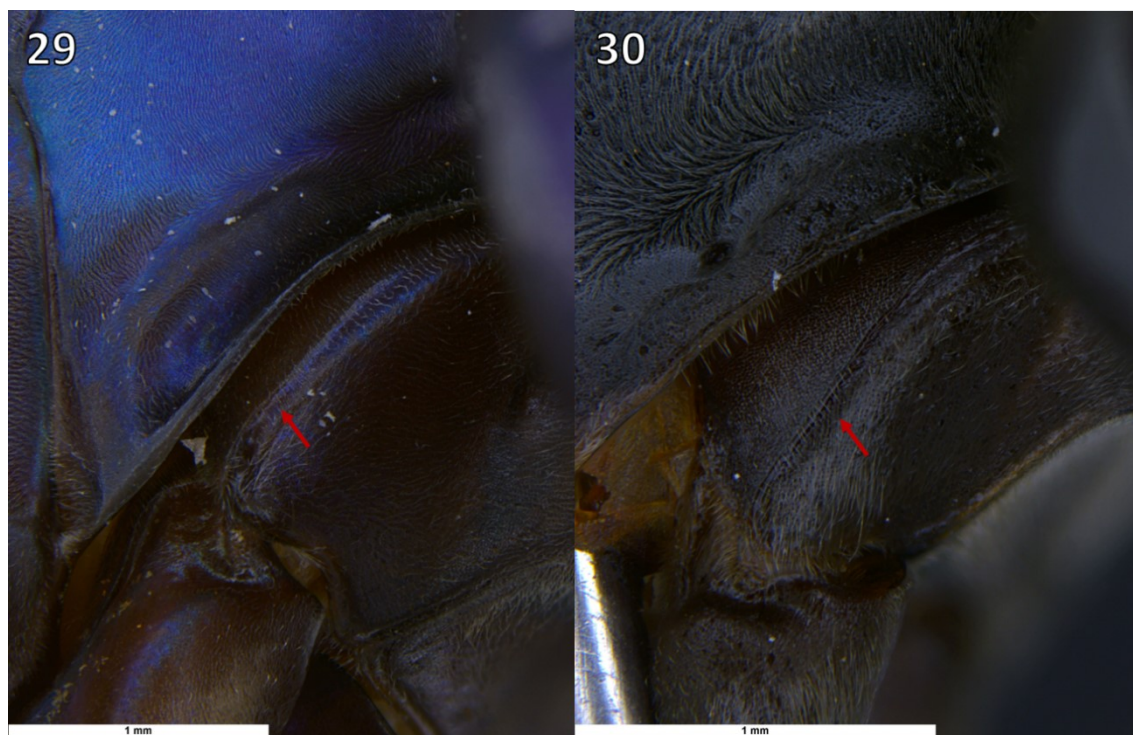
Mesossoma

11. Proespisterno, sulco lateral. L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Evanesccente na região posterior (Figura 29)

(1) Bem marcado em todo o comprimento (Figura 30)

O estado “Bem marcado em todo o comprimento” é uma sinapormorfia do clado *Epipona* + *Synoeca*.



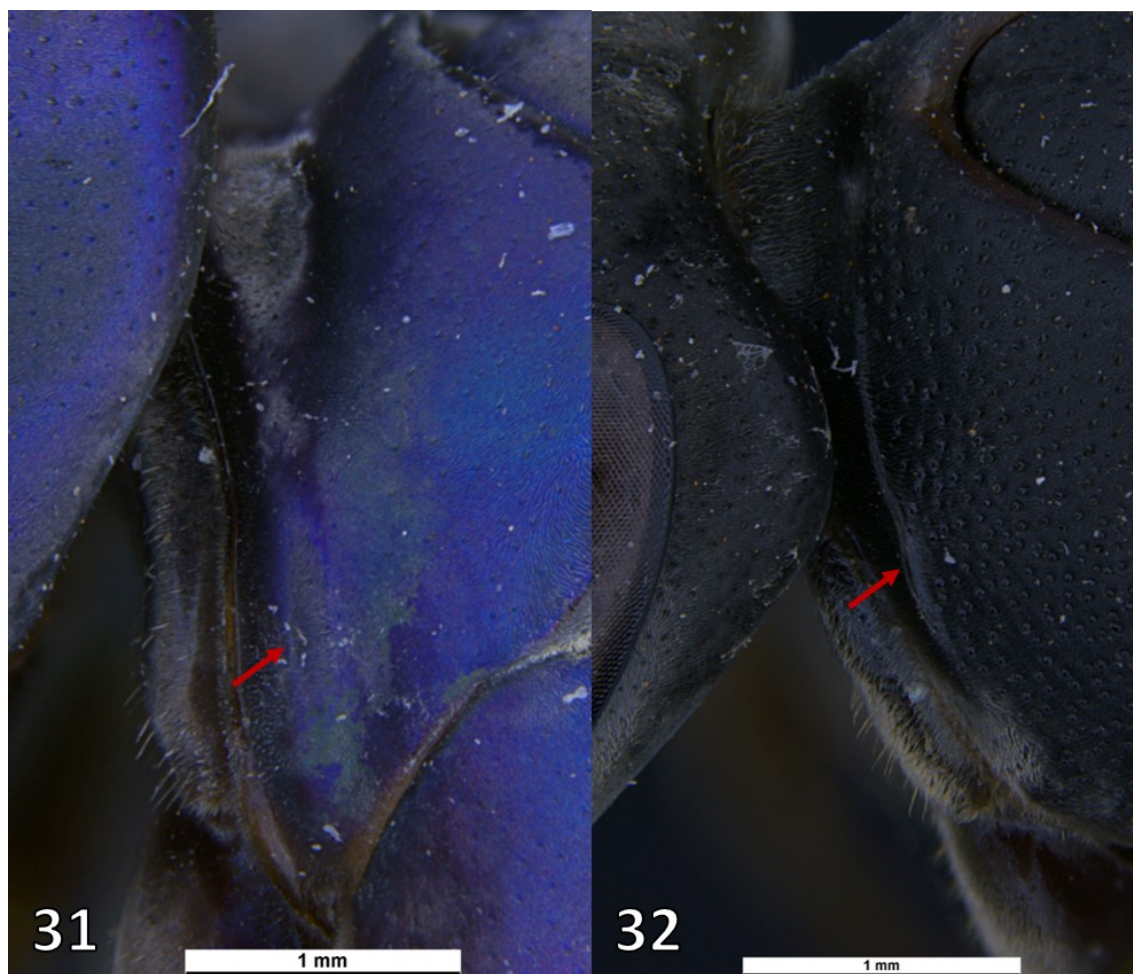
Figuras 29 e 30 - Vista lateral do mesossoma de (29) *S. surinama* e (30) *P. ignobilis*. Seta indica o sulco lateral do proepisterno (Fonte: autor).

12. Carena anterior do pronoto (ANDENA *et al.*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Baixa e arredonda (Figura 31)

(1) Elevada (Figura 32)

O presente trabalho observou as mesmas condições que Andena *et. al.*, 2009. Com o estado “elevada” sendo sinapomorfia do clado composto pelos gêneros *Asteloeca* + (*Clypearia* + *Metapolybia*).



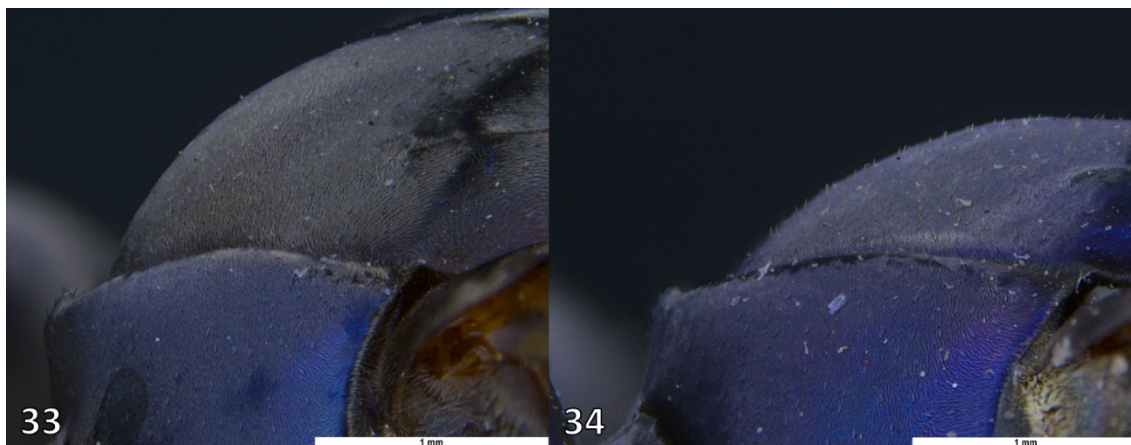
Figuras 31 e 32 – Vista lateral do mesossoma de (31) *S. cyanea* e (32) *C. weyraunchi*. Seta indica a carena anterior do pronoto (Fonte: autor).

13. Mesoescuto, cerdas eretas acima da pilosidade em vista lateral (LOPES & MENEZES, 2017). L = 4, IC = 25, IR = 0.

(0) Ausente (Figura 33)

(1) Presente (Figura 34)

Esse caráter foi apresentado por Lopes e Menzes, 2017 como característica distintiva entre *S. septentrionalis* e *S. ilheensis*. O presente estudo observou que o estado “Presente” ocorre em *S. cyanea*, *S. ilheensis*, *P. ignobilis* e *C. weyraunchi*.



Figuras 33 e 34 – Vista lateral do mesoescuto de (33) *S. surinama* e (34) *S. cyanea* (Fonte: autor).

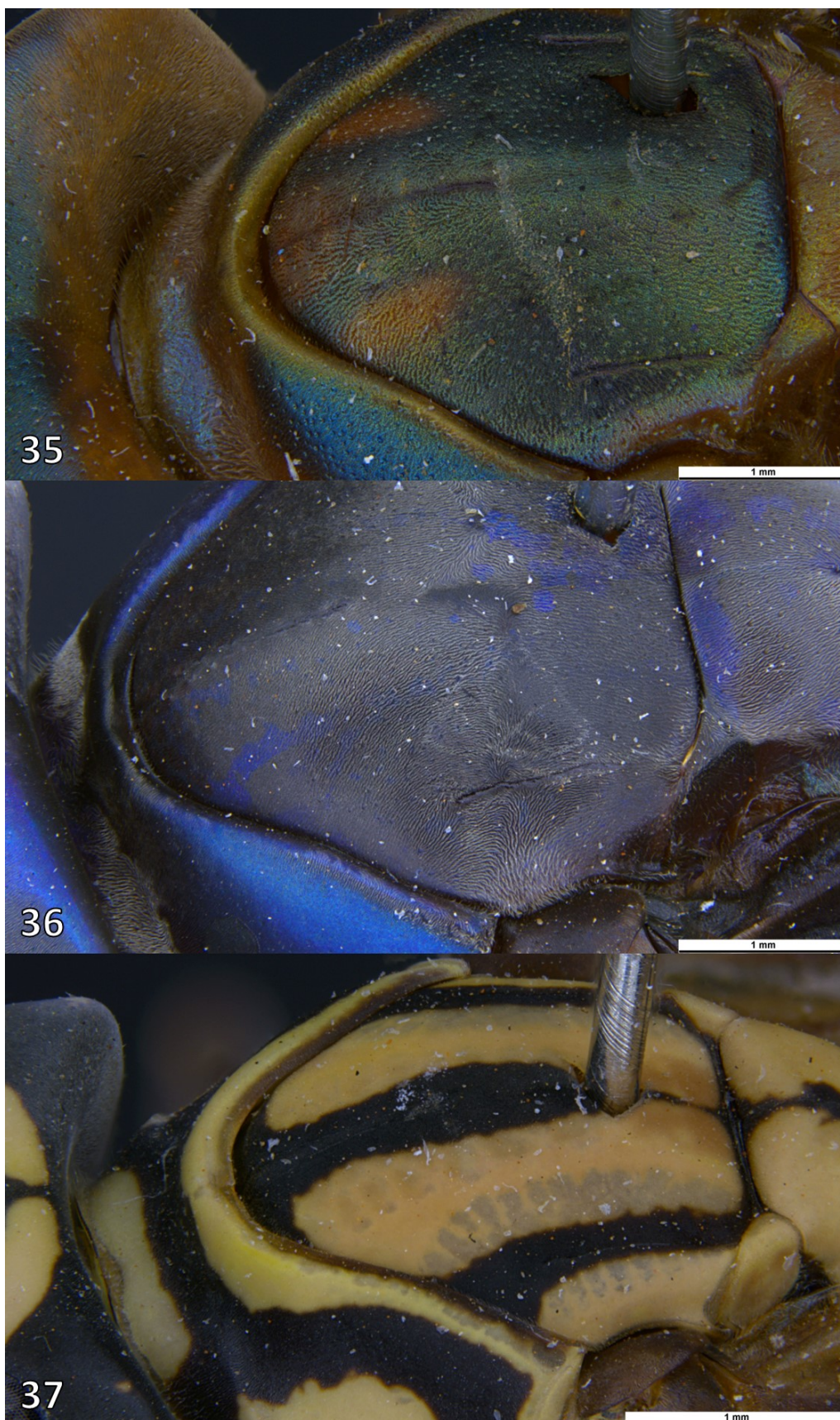
14. Mesoescuto, pontuações (modificado de LOPES & MENEZES, 2017). L = 5, IC = 40, IR = 0.

(0) Grossa (Figura 35)

(1) Fina (Figura 36)

(2) Ausente (Figura 37)

Esse caráter foi apresentado por Lopes e Menzes, 2017 como característica distintiva entre *S. septentrionalis* e *S. ilheensis*. Neste trabalho adicionamos o estado “Ausente” para abranger a espécie *A. traili*, além disso, o estado “Grossa” foi observado em *P. ignobilis*, *S. chalibea*, *S. ilheensis* e *C. weyraunchi*.



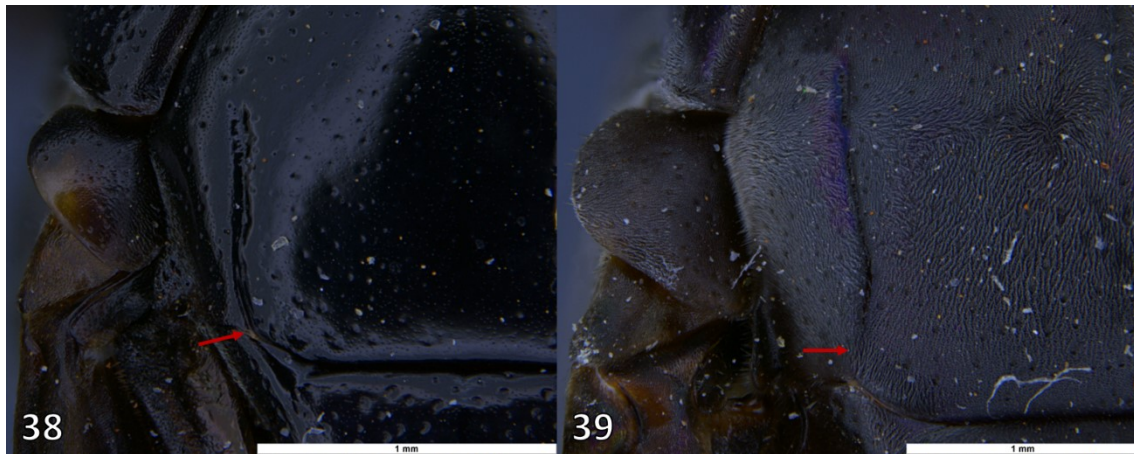
Figuras 35 a 37 – Vista dorsal do mesossoma de (35) *S. chalibea*, (36) *S. surinama* e (37) *A. traili* (Fonte: autor).

15. Sulcos parapsidais. L = 2, IC = 50, IR = 66.

(0) Em contato com a margem posterior do mesoescuto (Figura 38)

(1) Separadas da margem posterior do mesoescuto (Figura 39)

Esse caráter aqui proposto possui como representantes do estado “Separados da margem posterior do mesoescuto” todos as espécies de *Synoeca* e *A. traili*.



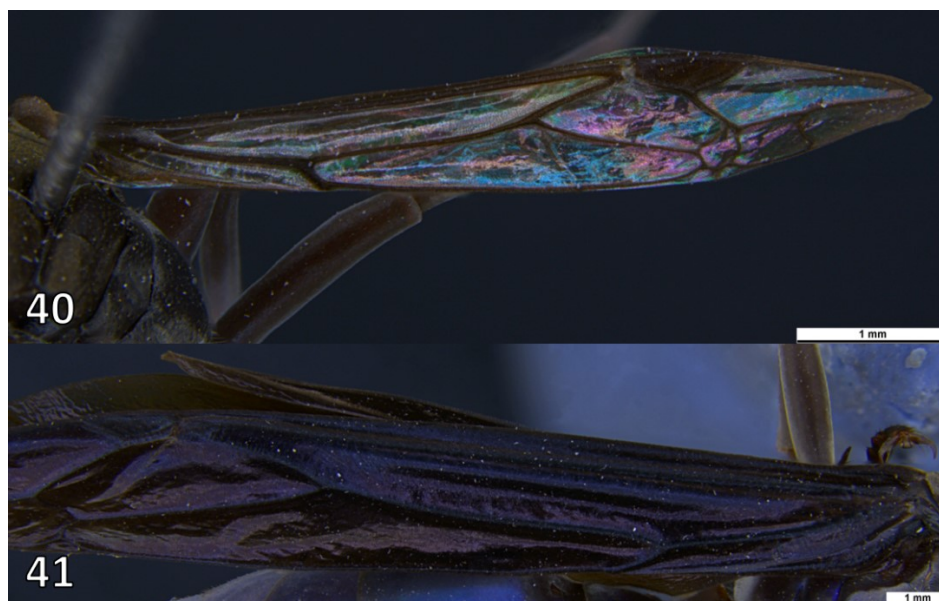
Figuras 38 e 39 – Vista dorsal do mesossoma de (38) *E. tatua* e (39) *S. ilheensis* (Fonte: autor).

16. Pigmentação das asas (modificado de ANDENA *et al.*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Hialina (Figura 40)

(1) Opaca parcial ou totalmente (Figura 41)

A proposta original deste caráter trazia 4 estados relacionados a coloração e sua distribuição na asa. Achamos por bem separar em dois caracteres, tratando especificamente da presença de pigmentação nesse caráter. O estado “Opaca parcial ou totalmente” está presente no clado *Epipona* + *Synoeca* e na espécie utilizada no enraizamento, *P. ignobilis*.



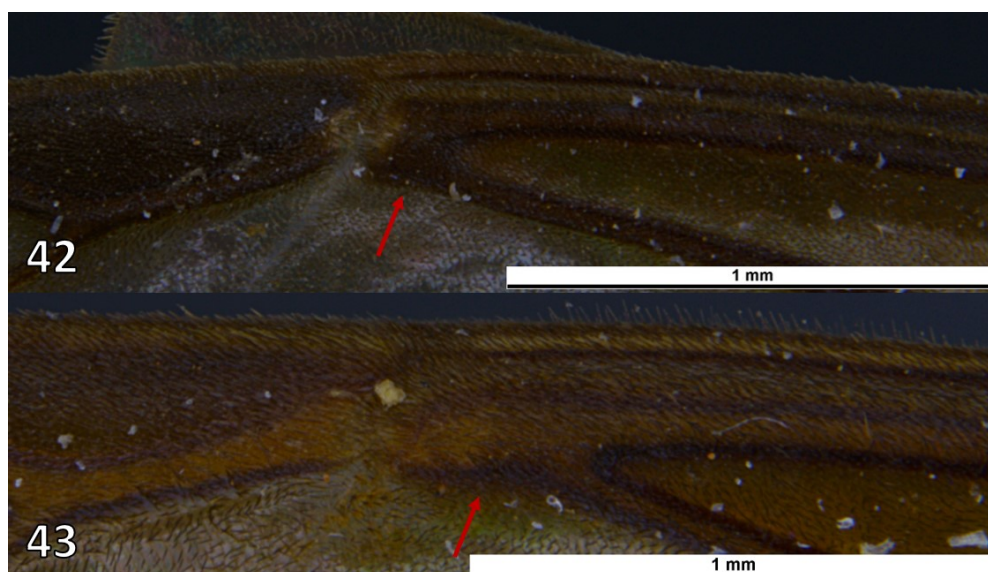
Figuras 40 e 41- Vista dorsal da asa de (40) *M. unlineata* e (41) *S. surinama* (Fonte: autor).

17. Prestigma (ANDENA *et al.*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Tão longo quanto largo (Figura 42)

(1) Mais longo que largo (Figura 43)

O resultado obtido neste estudo foi o mesmo que o originalmente proposto, com o clado *Epipona* + *Synoeca* apresentando o estado “Mais longo que largo” como sinapormofia.



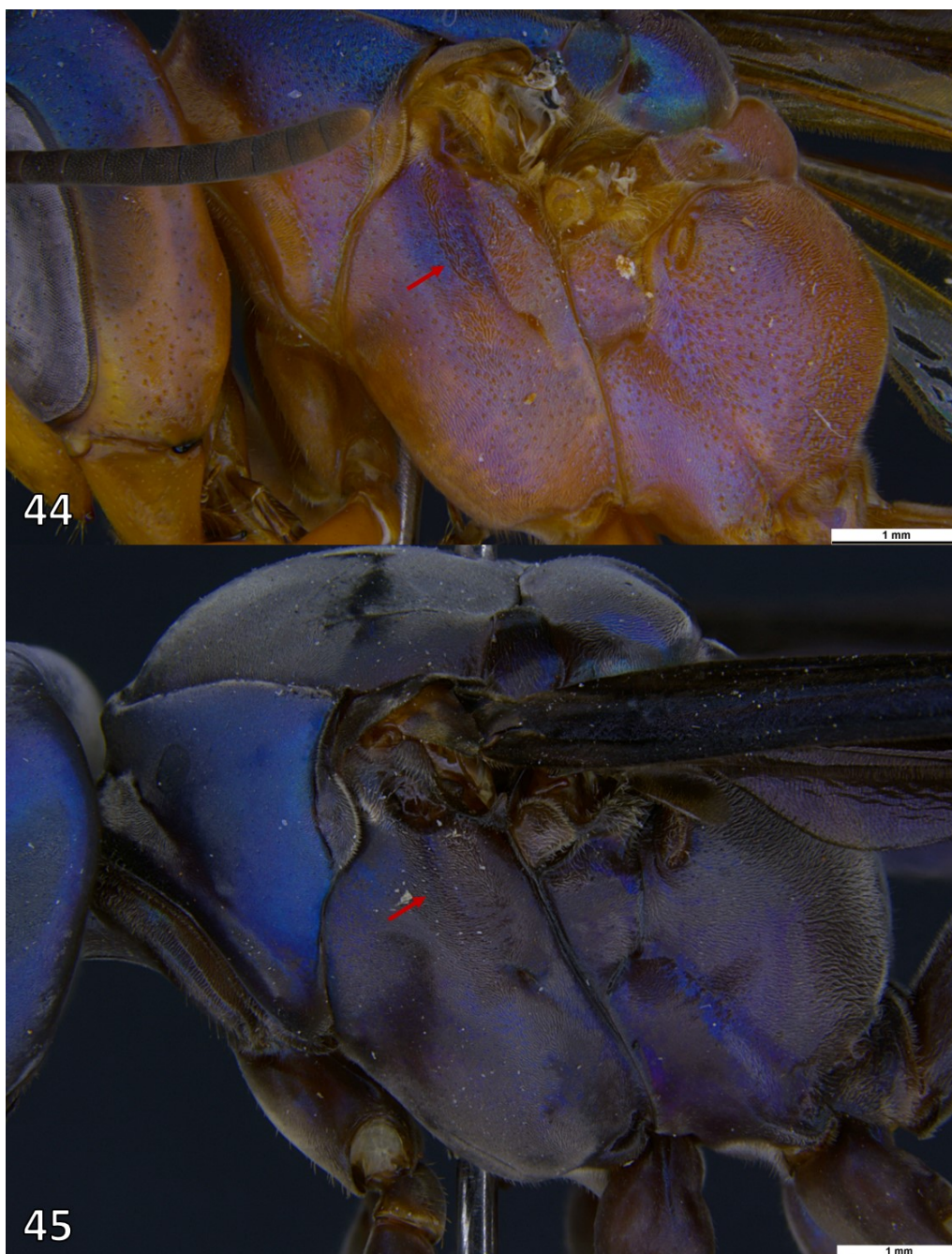
Figuras 42 e 43 – Vista dorsal da asa de (42) *A. traili* e (43) *S. virginea*. Seta indica o prestigma (Fonte: autor).

18. Sulco escrobal. L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Evidente (Figura 44)

(1) Pouco aparente (Figura 45)

O estado “Pouco aparente” é uma sinapormofia do clado *S. surinama* + (*S. septentrionalis* + (*S. cyanea* + *S. ilheensis*)).



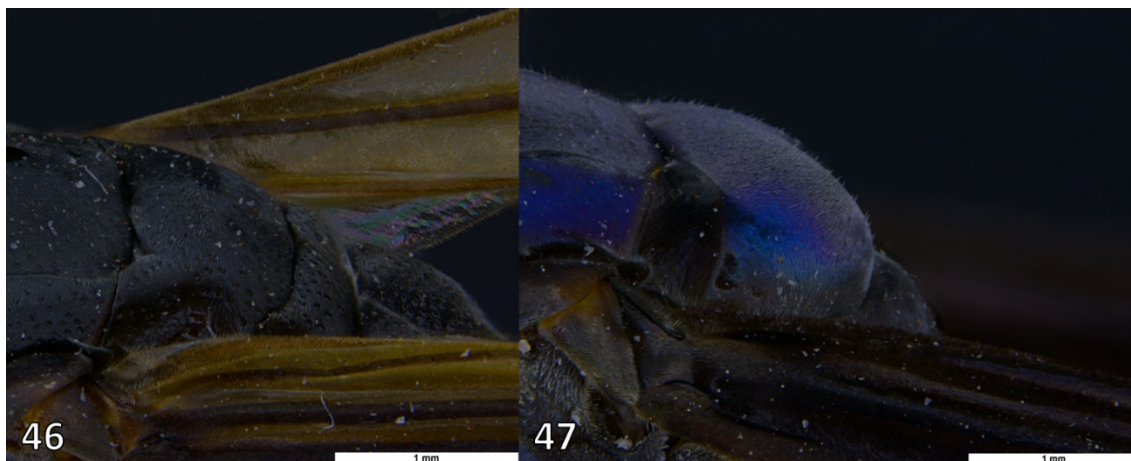
Figuras 44 e 45 – Vista lateral do mesossoma de (44) *S. chalibea* e (45) *S. surinama*. Seta indica o sulco escrobal (Fonte: autor).

19. Escutelo, formato (ANDENA *et al.*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Comprimido (Figura 46)

(1) Arredondado (Figura 47)

O estado “Arredondado” é uma sinapomorfia do clado *Epipona* + *Synoeca*.



Figuras 46 e 47 – Vista lateral do mesossoma de (46) *C. weyrauchi* e (47) *S. cyanea* (Fonte: autor).

20. Concavidade do propódeo (modificado de ANDENA *et al.*, 2009). L = 2, IC = 50, IR = 75.

(0) Ausente (Figura 48 e 51)

(1) Presente (Figura 49,50 e 52)

Esse caráter foi originalmente proposto com 6 estados abrangendo posição, profundidade e altura do propódeo. Neste estudo separamos esse caracter em dois e alteramos os estados para facilitar a identificação e o agrupamento das espécies. O estado “Ausente” está presente no clado *S. surinama* + (*S. septentrionalis* + (*S. cyanea* + *S. ilheensis*)) e na espécie *P. ignobilis*.

21. Propódeo, comprimento da concavidade (ANDENA *et al.*, 2009). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Ocupando mais da metade do propódeo (Figura 49 e 52)

(1) Ocupando menos da metade do propódeo (Figura 50)

O estado “Ocupando menos da metade do propódeo” está presente no clado *S. virginea* + *S. virginea*. Já para as espécies *P. ignobilis*, *S. cyanea*, *S. surinama*, *S.*

septentrionalis, *S. cyanea* e *S. ilheensis* esse caracter não se aplica devido ao estado “Ausente” apresentado no caracter anterior.

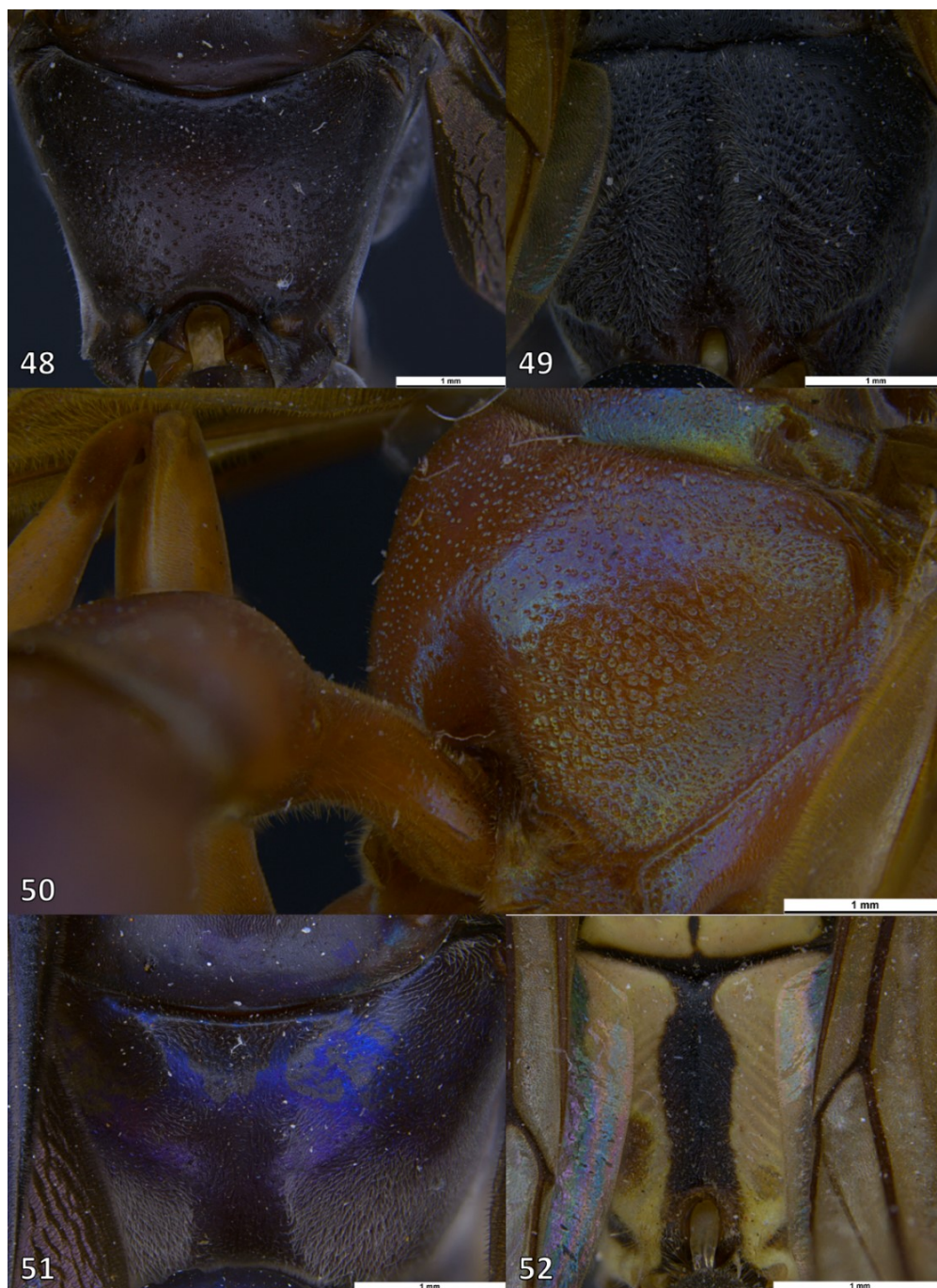
22. Propódeo, pontuações (ANDENA *et al.*, 2009). L = 2, IC = 100, IR = 100.

(0) Ausente (Figura 52)

(1) Presente (Figura 48, 49 e 50)

(2) Reduzida parcialmente no dorso e lateral (Figura 51)

Os resultados observados foram próximos aos originalmente obtidos por Andena *et al.*, 2009. O clado *S. surinama* + (*S. septentrionalis* + (*S. cyanea* + *S. ilheensis*)) apresentou o estado “Reduzida parcialmente no dorso e lateral” enquanto que em *A. traili* foi observado o estado “Ausente” como autapomorfia.



Figuras 48 a 52 – Vista dorsal do propódeo de (48) *S. ilheensis*, (49) *C. weyrauchi*, (51) *S. surinama* e (52) *A. traili*. Vista lateral do propódeo de (50) *S. chalibea* (Fonte: autor).

Metassoma

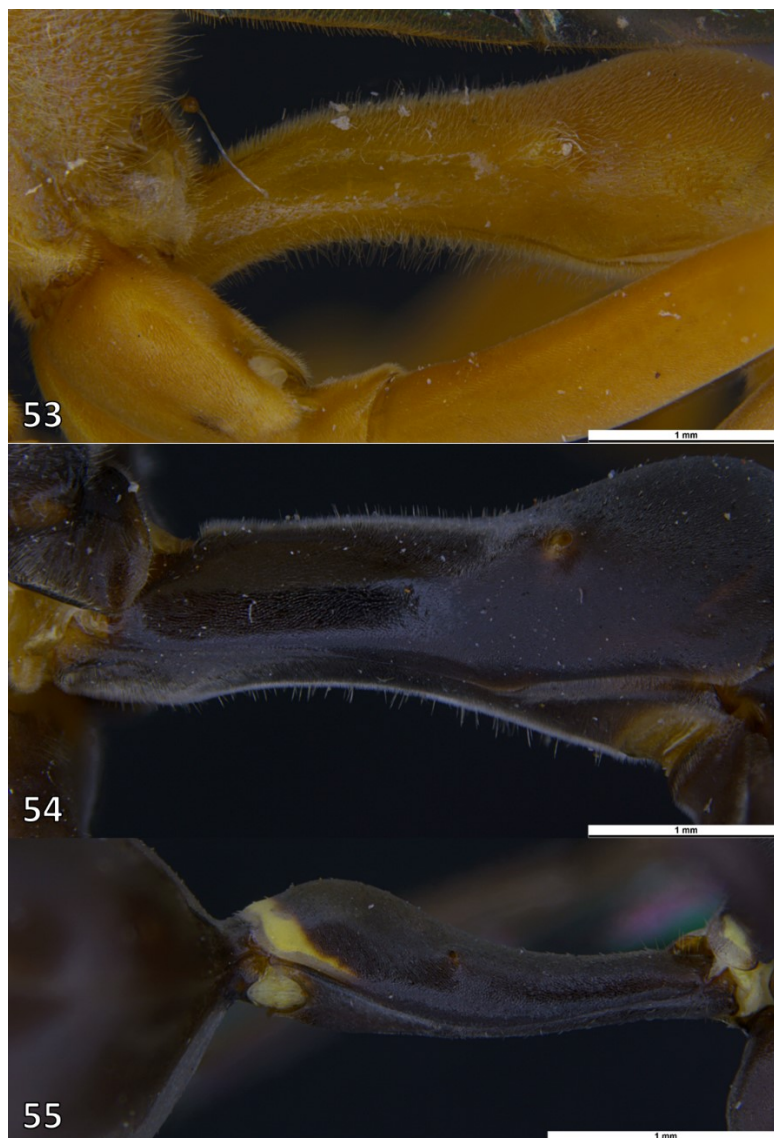
23. Esterno I (ANDENA *et al.*, 2009). L = 4, IC = 50, IR = 33.

(0) Com numerosas cerdas eretas (Figura 53)

(1) Com poucas cerdas eretas (Figura 54)

(2) Ausência de cerdas eretas (Figura 55)

O estado “Ausência de cerdas eretas” é um autapomorfia de *M. unilineata*. Já o estado “Com numerosas cerdas eretas” está presente em *S. chalibea*, *S. virginea*, *S. septentrionalis* e *A. traili*.



Figuras 53 a 55 – Vista lateral do metassoma de (53) *S. virginea*, (54) *S. ilheensis* e (55) *M. unilineata* (Fonte: autor).

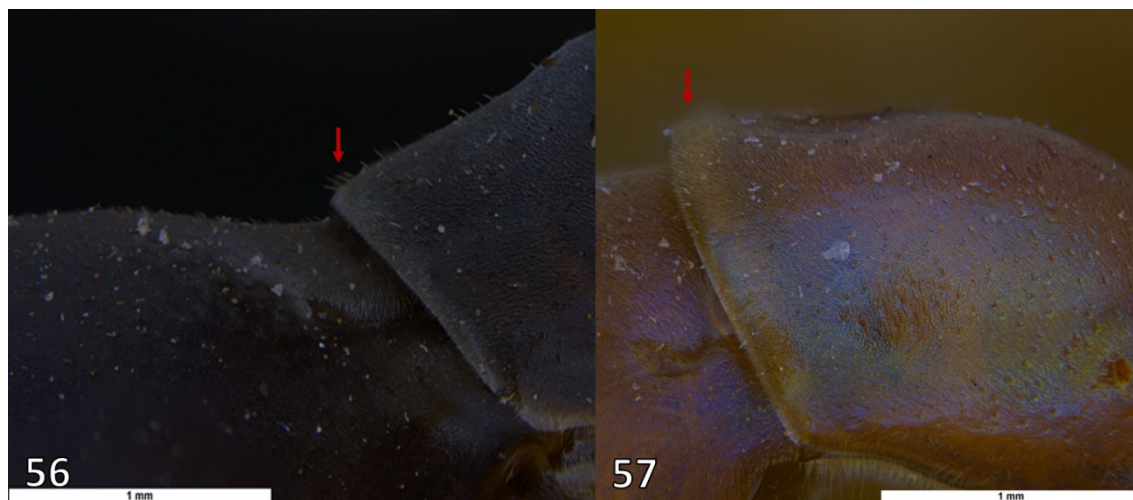
24. Região posterior do primeiro tergo do metassoma, Cerdas (ANDENA *et al.*, 2009). L = 4, IC = 25, IR = 25.

(0) Com numerosas cerdas eretas sobressaindo a pilosidade (Figura 56)

(1) Com poucas ou nenhuma cerda ereta sobressaindo a pilosidade (Figura 57)

Os resultados observados neste trabalho divergiram dos obtidos originalmente por Andena *et. al.*, 2009. Neste estudo apresentaram o estado (1) “Com poucas ou nenhuma

cerda ereta sobressaindo a pilosidade” as espécies: *E. tatua*, *S. chalibea*, *S. virginea*, *S. surinama* e *A. traili*.



Figuras 56 e 57 – Vista lateral do metassoma de (56) *S. ilheensis* e (57) *S. chalibea*. Seta indica cerdas eretas na região posterior do primeiro tergo (Fonte: autor).

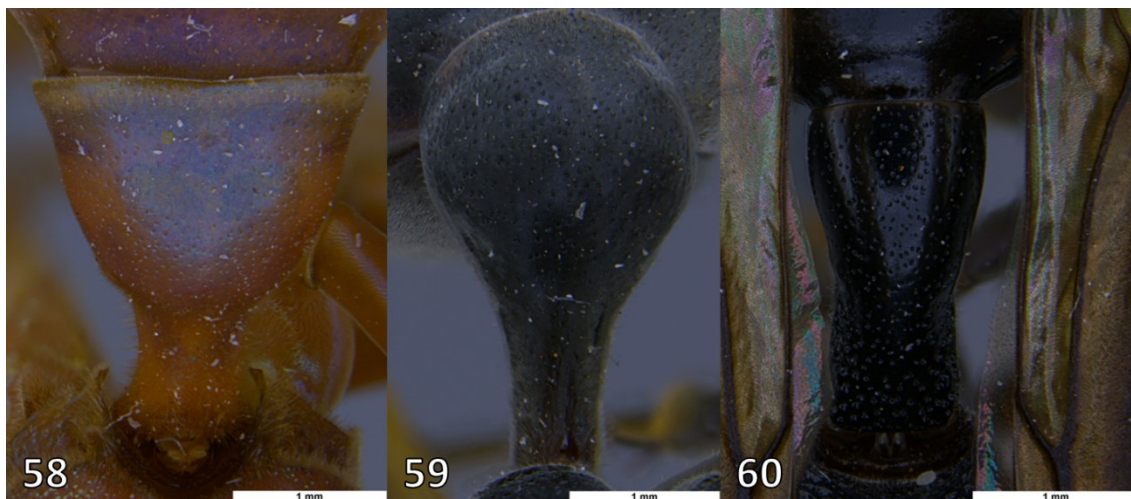
25. Primeiro segmento do metassoma, alargamento (ANDENA *et al.*, 2009). L = 3, IC = 66, IR = 50.

(0) De forma gradual após os espiráculos (Figura 58)

(1) De forma abrupta após os espiráculos, seguida de porção reta (Figura 59)

(2) Pouco ou nenhum alargamento após os espiráculos (Figura 60)

O estado “Pouco ou nenhum alargamento após os espiráculos” foi observado em *E. tatua* e *M. unilineata*, enquanto que *A. traili* e *C. weyraunchi* apresentaram o estado “De forma abrupta após os espiráculos, seguida de porção reta”.



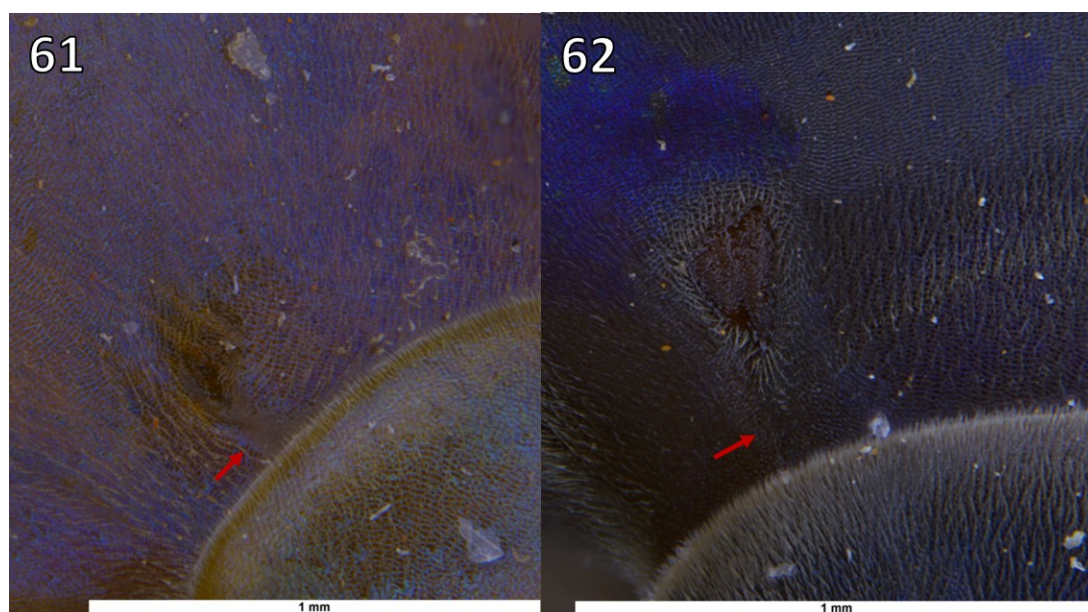
Figuras 58 a 60 – Vista dorsal do primeiro segmento do metassoma de (58) *S. chalibea*, (59) *C. weyrauchi* e (60) *E. tatua* (Fonte: autor).

26. Thyridium (modificado de ANDENA *et al.*, 2009). L = 3, IC = 33, IR = 0.

(0) Conectado a margem anterior do tergo (Figura 61)

(1) Separado da margem anterior do tergo (Figura 62)

Esse caráter foi originalmente proposto com 5 estados relacionados a forma dessa estrutura. No presente trabalho, reformulamos esse caráter focando em uma única característica da estrutura. Apresentaram o estado “Separado da margem anterior do tergo” as espécies: *S. surinama*, *C. weyrauchi* e *M. unilineata*.



Figuras 61 e 62 – Vista lateral do metassoma de (61) *S. chalibea* e (62) *S. surinama*. Seta indica conexão entre o thyridium e a margem anterior do tergo (Fonte: autor).

Comportamento de arquitetura de ninho (WENZEL ,1998).

27. Reforço do envelope. $L = 2$, $IC = 100$, $IR = 100$.

(0) Por partículas

(1) Por secreção

(2) Embricado

28. Entrada do ninho. $L = 2$, $IC = 50$, $IR = 0$.

(0) orifício simples

(1) Reforço em formato semelhante a um colar na entrada

29. Construção da entrada. $L = 2$, $IC = 50$, $IR = 66$.

(0) Abertura no envelope

(1) Estrutura para fora do envelope em formato de gargalo

30. Favos secundários. $L = 2$, $IC = 50$, $IR = 0$.

(0) Ausentes ou contínuos ao favo primário

(1) Presentes

31. Envelopes secundários. $L = 2$, $IC = 50$, $IR = 0$.

(0) Ausentes

(1) Presentes

32. Expansão dos favos. $L = 2$, $IC = 50$, $IR = 0$.

(0) Gradual

(1) Em blocos

33. Células. $L = 2$, $IC = 50$, $IR = 0$.

(0) Maior parte da postura antes do fechamento do envelope

(1) Envelope é fechado simultaneamente à postura de células

Tabela 1: Matriz de caracteres morfológicos e comportamentais utilizada nas análises filogenéticas. Pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado e hífen (-) indicam caracteres não aplicáveis.

Terminal	Caracteres																
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6
<i>Polybia ignobilis</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Epipona tatua</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>Synoecca chalibea</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Synoecca virginea</i>	0	2	0	1	2	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1
<i>Synoecca cyanea</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Synoecca septentrionalis</i>	0	1	1	1	?	0	1	1	?	0	?	?	0	0	1	1	1
<i>Synoecca surinama</i>	0	2	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	0	0	1	1	1
<i>Synoecca ilheensis</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Asteloeca traili</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0
<i>Clypearia weyrauchi</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Metapolybia unilineata</i>	1	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0

(Fonte: autor)

Tabela 2: Continuação. Matriz de caracteres morfológicos e comportamentais utilizada nas análises filogenéticas. Pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado e hífens (-) indicam caracteres não aplicáveis.

Terminal	Caracteres																
	1 7	1 8	1 9	2 0	2 1	2 2	2 3	2 4	2 5	2 6	2 7	2 8	2 9	3 0	3 1	3 2	3 3
<i>Polybia ignobilis</i>	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	1	1
<i>Epipona tatua</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Synoeca chalibea</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Synoeca virginea</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Synoeca cyanea</i>	1	1	1	0	-	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Synoeca septentrionalis</i>	1	1	1	0	-	2	0	0	0	?	0	1	1	0	0	0	0
<i>Synoeca surinama</i>	1	1	1	0	-	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Synoeca ilheensis</i>	1	1	1	0	-	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Asteloeca traili</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Clypearia weyrauchi</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Metapolybia unilineata</i>	0	0	0	1	0	1	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0

(Fonte: autor)

5. DISCUSSÃO

5.1. Monofiletismo de *Synoeca*

Em todos os trabalhos anteriores que se propuseram a analisar filogeneticamente *Synoeca*, o monofiletismo do grupo foi recuperado (RICHARDS, 1978; ANDENA *et al.*, 2009; CARPENTER *et al.*, 2013; CELY & SARMIENTO, 2011; MENEZES *et al.*, 2015; NOLL *et al.*, 2020). Neste estudo, o resultado não foi diferente. Em todas as análises realizadas (Figuras 1 a 3), *Synoeca* apresentou-se monofilética suportada por três

sinapomorfias, uma exclusiva morfológica e duas homoplásticas, uma morfológica e uma de comportamento, respectivamente:

- Caráter 0 (0): Vértice projetado dorsalmente
- Caráter 15 (1): Sulcos parapsidais separados da margem posterior do mesoescuta
- Caráter 29 (1): Construção da entrada do ninho para fora do envelope com estrutura em formato de gargalo.

Apesar das espécies de *Synoeca* aparentarem ser muito parecidas à primeira vista, devido ao tamanho e formato do corpo, poucas são as características morfológicas que realmente agrupam esses animais, visto que nesse trabalho é apontada somente uma sinapomorfia exclusiva de *Synoeca*, a mesma utilizada por Richards, 1978 para distinguir o grupo. Por outro lado, observando o ninho fica claro onde as semelhanças do grupo realmente aparecem, possuem um ninho muito distinto dos outros grupos de Polistinae, porém muito parecidos entre as espécies de *Synoeca*, característica que torna natural o agrupamento dessas espécies em um único gênero.

Devido a essas dificuldades, o gênero sempre foi recuperado monofilético, porém com suportes medianos e poucas sinapomorfias que o apoiem (RICHARDS, 1978; ANDENA *et al.*, 2009; CARPENTER *et al.*, 2013; CELY & SARMIENTO, 2011). Nesse quesito, a utilização de dados moleculares em conjunto com os tradicionais métodos morfológicos e comportamentais mostrou-se de grande valor para corroborar e reforçar a monofilia do grupo, aumentando o suporte do clado e reforçando que o grupo é natural, apesar da dificuldade em encontrar características morfológicas que unam as espécies de *Synoeca*.

5.2. Relações entre as espécies de *Synoeca*

No primeiro estudo filogenético proposto para *Synoeca*, Andena *et al.* (2009) apresentam com a configuração *S. chalibea* + (*S. virginea* + (*S. septentrionalis* + (*S. surinama* + *S. cyanea*))) em que *S. chalibea* e *S. virginea* aparecem basalmente em relação as outras espécies, porém relacionadas a elas. No trabalho subsequente Cely e Sarmiento, 2011, apresentam pela primeira vez o gênero subdividido em dois clados irmãos sendo, (*S. chalibea* + *S. virginea*) + (*S. septentrionalis* + *S. surinama* + *S. cyanea*), porém as análises foram baseadas em várias politomias e no próprio trabalho os autores já demonstram que essa relação não estava muito bem suportada. Em decorrência disso Carpenter *et al.*, 2013, baseando-se no trabalho de Cely e Sarmiento, 2011, reinterpreta

os dados removendo as politomias e apresenta os mesmos resultados que Andena *et al.*, 2009.

Menezes *et al.*, 2015 realizou a primeira filogenia baseada em caracteres moleculares para o grupo, além do primeiro trabalho de biogeografia. Nesse trabalho os resultados novamente apontaram para *Synoeca* subdividida em dois clados com *S. virginea* e *S. chalibea* formando um grupo irmão das outras espécies, além disso o estudo apontou novas relações para o outro clado diferente daquele proposto por Andena *et al.*, 2009, com *S. cyanea* basal em relação *S. surinama* + *S. septentrionalis*. Esses resultados foram posteriormente reobtidos por Noll *et al.*, 2020 com a mesma relação entre as espécies. Menezes *et al.*, 2015 também sugeriu em seu trabalho a existência de uma nova espécie ao separar as populações de *S. septentrionalis* presentes na América Central das presentes na Mata Atlântica e demonstrou que as posições filogenéticas de ambas as populações foram distintas, com *S. septentrionalis* da Mata Atlântica como irmã de *S. surinama* e *S. septentrionalis* da América Central basal as duas anteriores. Esse trabalho criou o precedente para a realização do estudo de Lopes e Menezes, 2017, que descreveu *S. ilheensis* e apresentou as características que a diferenciam de *S. septentrionalis*.

No presente trabalho, as análises retornaram resultados que concordam com as filogenias mais recentes publicadas (MENEZES *et al.*, 2015, 2020; NOLL *et al.*, 2020) em relação à subdivisão do clado em dois grupos, com essa divisão sendo suportada tanto nas análises morfológicas e comportamentais quanto aquelas realizadas em conjunto com os dados moleculares (Figuras 1 a 3), apresentando uma sinapomorfia exclusiva inédita que agrupa *S. chalibea* e *S. virginea*, cerdas nos olhos pequenos e abundantes. Anteriormente em Andena *et al.*, 2009, *S. virginea* foi agrupada junto com as outras espécies de *Synoeca*, excluindo *S. chalibea*, através de dois caracteres: pontuações no pronoto evanescentes ou ausentes e pontuações no mesoescuta evanescente ou ausente. Neste estudo, interpretamos que esses caracteres poderiam ser divididos em mais estados, sendo que o primeiro, pontuações no pronoto, ao ser modificado para abranger somente o tipo de pontuação presente não mostrou-se informativo e foi descartado, o segundo, pontuações no mesoescuta, foi modificado para o mesmo modo utilizado por Lopes & Menezes, 2017, levando em conta somente o tipo de pontuações presentes.

5.3. Relação de *Synoeca* com os grupos externos

A posição de *Synoeca* em relação aos outros gêneros de seu clado também divergiu nas propostas de filogenia anteriores, principalmente na posição de *Epipona* como basal ao clado ou derivado e grupo irmão de *Synoeca*. Nos trabalhos de Andena *et al.*, 2009, Cely e Sarmiento, 2011 e Carpenter, 2013 os resultados apresentados posicionam *Epipona* basalmente e irmã do grupo *Synoeca* + (*Clypearia* + (*Metapolybia* + *Asteloeca*)). Menezes *et al.*, 2015 utilizou *Epipona* como clado referente para o enraizamento das suas análises, fato que certamente contribuiu para o posicionamento basal do gênero em relação aos outros. Já na proposta mais recente publicada (Noll *et al.*, 2020) *Epipona* é posicionada como grupo irmão de *Synoeca*, além de alterar a topologia do outro clado para *Asteloeca* + (*Clypearia* + *Metapolybia*).

O presente trabalho obteve resultados alinhados com a filogenia mais recente (NOLL *et al.*, 2020) com relação ao clado *Epipona* + *Synoeca* com nível de suporte alto e apoiado por várias sinapormofias exclusivas, respectivamente:

- Caráter 3 (1): Gena mais larga que os olhos em vista lateral
- Caráter 7 (1): Espaço malar tão longo quanto o pedicelo
- Caráter 8 (1): Mandíbula mais larga que 2,5 vezes a largura da inserção da antena
- Caráter 10 (1): Pubescência do clipeo limitada a porção dorsal
- Caráter 11 (0): Sulco lateral do proepisterno evanescente na região posterior
- Caráter 17 (1): Prestigma mais longo que largo
- Caráter 19 (1): Escutelo arredondado

Como pode-se observar, não existem caracteres comportamentais que agrupem *Synoeca* e *Epipona*. Pelo contrário, as diferenças entre os ninhos dos dois gêneros são grandes e isso leva a conflitos no posicionamento filogenético, essa diferença pode ser observada nos níveis de suporte do clado para a análise com dados morfológicos e comportamentais (Figura 2) em comparação com o suporte obtido para a análise realizada somente com os caracteres morfológicos (Figura 3). Com a inserção de caracteres moleculares na análise, o posicionamento de *Epipona* como grupo de irmão de *Synoeca* foi reafirmado e reforçado como pode-se observar pelos valores de suporte apresentados no cladograma resultante (Figura 1). Possivelmente devido à falta de características morfológicas suficientes que agrupem esses animais os trabalhos anteriores obtiveram como resultado *Epipona* basal.

5.4. Chave de identificação para as espécies do gênero *Synoeca* de Saussure

1. Clípeo bidentado (Figuras 25 e 28); sulco escrobal evidente (Figura 44); pelos pequenos e abundantes nos olhos (Figura 15); asas com pigmentação de amarelo a marrom, mais escuras anteriormente; corpo amarelado ou amarronzado podendo apresentar porções azuladas ou esverdeadas. 2.
- Clípeo arredondado (Figura 24) ou truncado (Figura 26); sulco escrobal pouco aparente (Figura 45); pelos pequenos e esparsos nos olhos (Figura 14); asas totalmente pigmentadas de cor preta ou levemente azulada (Figura 41); corpo com pigmentação indo de azul a preto. 3.
2. Vértice com pontuações grossas (Figura 7); Mesoescuto com pontuações grossas (Figura 35). *S. chalibea* de Saussure.
- Vértice com pontuações finas (Figura 8); Mesoescuto com pontuações finas (Figura 36). *S. virginea* Fabricius.
3. Clípeo truncado (Figura 26); escapo liso, sem pontuações (Figura 10); Vértice com pontuações finas (Figura 8); região posterior do primeiro terço do metassoma com poucas cerdas eretas sobressaindo a pilosidade (Figura 54). *S. surinama* Linnaeus.
- Clípeo arredondado (Figura 24); escapo com pontuações (Figura 9); Vértice com pontuações grossas (Figura 7); região posterior do primeiro terço do metassoma com muitas cerdas eretas sobressaindo a pilosidade (Figura 56). 4.
4. Mesoescuto em vista lateral sem cerdas eretas acima da pilosidade (Figura 33); esterno I com numerosas cerdas eretas (Figura 53); América Central e noroeste da América do Sul. *S. septentrionalis* Richards.
- Mesoescuto em vista lateral com várias cerdas eretas acima da pilosidade (Figura 34); esterno I com poucas cerdas eretas (Figura 54). 5.
5. Mesoescuto com pontuações grossas (Figura 39); Clípeo com pigmentação indo de amarelo a marrom (Figura 16). *S. ilheensis* Lopes & Menezes.

- Mesoescuto com pontuações finas (Figura 36); Clípeo com pigmentação avermelhada (Figura 24). *S. cyanea* Fabricius.

6. CONCLUSÃO

A hipótese filogenética para *Synoecca*, aqui apresentada corrobora com o monofiletismo do gênero proposto anteriormente (RICHARDS, 1978; ANDENA *et al.*, 2009; CARPENTER *et al.*, 2013; CELY & SARMIENTO, 2011; MENEZES *et al.*, 2015; NOLL *et al.*, 2020). Algumas diferenças em relação às filogenias anteriores foram propostas com níveis satisfatórios de suporte para todos os clados. A relação de *Synoecca* e os grupos externos foi apresentada concordando com a filogenia mais recentemente publicada (NOLL *et al.*, 2020) para a relação entre *Synoecca* e *Epipona*.

Este é o primeiro estudo que propõem um posicionamento de *S. ilheensis* dentro do gênero, fornecendo também, uma chave de identificação atualizada para o grupo com a nova espécie inserida. Além disso, foram propostos novos caracteres que puderam auxiliar nas identificações e em novas análises filogenéticas tanto para *Synoecca* quanto para os gêneros utilizados como grupos externos nesse estudo.

Por fim, através da análise dos diferentes resultados obtidos neste trabalho por meio de diferentes manipulações dos dados, fica evidente a importância da adição de mais dados para as análises, tanto morfológicos quanto moleculares podem ter sobre análises filogenéticas, auxiliando muitas vezes no estabelecimento de relações de parentesco em espécies onde existe uma dificuldade em estabelecer caracteres morfológicos identificadores e discretos como pode ser observado para o suporte do gênero *Synoecca*, como também, nas relações entre as espécies do grupo.

7. REFERÊNCIAS

- ANDENA S. R., CARPENTER J. M. & NOLL F.B. A phylogenetic analysis of *Synoecca* de saussure, 1852, a neotropical genus of social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Entomologica Americana** 115: 81–89. 2009.
- BROTHERS, D. J. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zoologica Scripta**, 28(1-2), 233-250.1999,
- CARPENTER, J. M. & DAY, M. C. Nomenclatural notes on Polistinae (Hymenoptera: Vespidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 90(3): 323-328. 1988.

- CARPENTER, J. M. & WENZEL, J. W. Synonymy of the genera *Protopolybia* and *Pseudochartergus* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). **Psyche** 96: 177- 186. 1989.
- CARPENTER, J. M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior. In: Ross, K.G. and Matthews, R.W. (ed.) **The Social Biology of Wasps**. Ithaca, NY: Cornell University Press, p. 7–32. 1991.
- CARPENTER, J. M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America. In: Goldblatt, P. (ed.), **Biological Relationships between Africa and South America**. Yale Univ. Press, New Haven, 648p. 1993.
- CARPENTER, J. M.; MARQUES, O. M. Contribuição ao Estudo dos Vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Série: **Publicações Digitais 02**. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Depto. de Filotecnia. 2001.
- CARPENTER, J. M. *et al.* Well, what about intraspecific variation? Taxonomic and phylogenetic characters in the genus *Synoeca* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae). **Zootaxa**, v. 3682, n. 3, p. 421-431, 2013.
- CASTELLÓN, E. G. Alarma e defesa no ninho de *Synoeca* surinama (Hymenoptera: Vespidae). **Acta amazonica**, v. 11, n. 2, p. 377-382, 1981.
- CELY C. C. & SARMIENTO C. E. What about intraspecific variation? Reassessment of taxonomic and phylogenetic characters in the genus *Synoeca* de Saussure (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Zootaxa** **2899**: 43–59. 2011.
- GESS, S. K. & GESS, F. W. Distributions of flower associations of pollen wasps (Vespidae: Masarinae) in southern Africa. **Journal of Arid Environments**, v. 57, n. 1, p. 17-44, 2004.
- LOPES, R. B. & MENEZES, R. S. *Synoeca ilheensis* sp. nov., a new social wasp (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) from Brazilian lowland Atlantic Forest. **Zootaxa**, v. 4300, n. 3, p. 445-450, 2017.
- MENEZES, R. S. T. BRADY, S. G., CARVALHO, A. F., DEL LAMA, M. A., & COSTA, M. A. Molecular phylogeny and historical biogeography of the neotropical swarm-founding social wasp genus *Synoeca* (Hymenoptera: Vespidae). **PLoS One**, v. 10, n. 3, p. e0119151, 2015.
- MENEZES, R. S.; LLOYD, M. W.; BRADY, S. G. Phylogenomics indicates Amazonia as the major source of Neotropical swarm-founding social wasp diversity. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 287, n. 1928, p. 20200480, 2020.
- NOLL, F. B.; WENZEL, J. W. Caste in the swarming wasps: ‘queenless’ societies in highly social insects. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 93, n. 3, p. 509-522, 2008.
- NOLL, F. B. *et al.* Marimbondos: systematics, biogeography, and evolution of social behaviour of neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Cladistics**, 2020.
- NOLL, F. B. Marimbondos: a review on the neotropical swarm-founding polistines. **Sociobiology**, p. 347-354, 2013.

- PICKETT, K. M. & CARPENTER, J. M. Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Syst. Phylog.**, 68(1):3-33. 2010.
- PERRARD, A.; GRIMALDI, D.; CARPENTER, J. M. Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. **Systematic Entomology**, v. 42, n. 2, p. 379-386, 2017.
- PIEKARSKI, P. K. *et al.* Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). **Molecular biology and evolution**, 35(9), 2097-2109, 2018.
- RAFAEL, J. A. *et al.* **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 1ª ed. Ribeirão Preto: Holos Editora, v. 1, 2012. p. 554 – 601
- RAW, A. Asteloeca. A new neotropical wasp genus (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 29(2): 185-188. 1985.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. British Museum (Natural History), 785: 1-580. 1978.
- SILVA, J. C. *et al.* Pathophysiological effects caused by the venom of the social wasp *Synoecca surinama*. **Toxicon**, v. 113, p. 41-48, 2016.
- WENZEL, J.W. & CARPENTER, J.M. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. In: Eggleton P, Vane-Wright R (eds) **Phylogenetics and Ecology**. Academic Press, London, pp 79-101.1994.
- WENZEL, J. W. A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidae, Vespinae, Polistinae). **American Museum novitates**; no. 3224. 1998.