



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

Gustavo Bellini Cortes

**Análise Filogenética de *Metapolybia* Ducke, 1905 (Hymenoptera:
Vespidae, Polistinae)**

São José do Rio Preto
2021

Gustavo Bellini Cortes

**Análise Filogenética de *Metapolybia* Ducke, 1905 (Hymenoptera:
Vespidae, Polistinae)**

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: Prof. Dr. Sergio Ricardo Andena

São José do Rio Preto
2021

C828a Cortes, Gustavo Bellini
Análise filogenética de *Metapolybia* Ducke, 1905 (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) / Gustavo Bellini Cortes. -- São José do Rio Preto, 2021
62 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: Sergio Ricardo Andena

1. Filogenia. 2. Hymenoptera. 3. Vespa. 4. Sociedades de insetos. 5. Zoologia Classificação. 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.

Gustavo Bellini Cortes

**Análise Filogenética de *Metapolybia* Ducke, 1905 (Hymenoptera:
Vespidae, Polistinae)**

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

Prof. Dr. Alexandre Somavilla
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Prof. Dr. Eduardo Fernando dos Santos
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

São José do Rio Preto
08 de outubro de 2021

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Paulo e Nara, que sempre me apoiaram em minhas escolhas e dedicaram-se para que eu alcançasse meus objetivos.

Ao meu amor, namorado e companheiro, Lucas, que esteve comigo, para me apoiar nos piores dias e proporcionar os melhores momentos que compartilhamos, sempre com muito amor, amizade e confiança.

Ao meu professor e orientador, Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll, pelo conhecimento compartilhado, correções, incentivos, paciência e compreensão para que eu pudesse ultrapassar todos os obstáculos.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. Sergio Ricardo Andena pelo apoio para que esse trabalho fosse realizado da melhor maneira possível.

À minha colega, Marjorie, pela paciência e perseverança em me auxiliar nas diversas tentativas em conseguir amostrar novos dados moleculares.

Ao meu amigo e colega, Yuri, pelo conhecimento compartilhado, confiança e apoio em todos esses anos. Também agradeço pela disponibilidade e contribuição ao participar como banca examinadora em meu exame de qualificação.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório de Aculeata, Rogério, Ivan, Ana Helena, Iago, Fernando, Felipe e Lara, pelo conhecimento, companheirismo, conversas, bolos e cafés compartilhados.

A todos os amigos que proporcionaram várias sessões de RPG e permitiram passar o período de distanciamento com menos tristeza e mais diversão.

Aos Profs. Drs. Eduardo Fernando dos Santos e Alexandre Somavilla pela disponibilização para participarem da banca examinadora e colaborar com críticas e sugestões para o presente trabalho.

Ao programa e professores do PPG em Biodiversidade pelo suporte nesses anos e todo conhecimento compartilhado.

Ao Ibilce por ter sido um lugar de construção de várias das mais importantes relações e experiências em minha vida.

Aos integrantes e curadores do Museu de Zoologia da USP que possibilitaram o empréstimo de exemplares.

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.

RESUMO

Metapolybia é um gênero de vespas sociais pertencente à Epiponini, composto atualmente por 18 espécies descritas, que ocorrem exclusivamente na região Neotropical. Foi descrito em 1905 para conter apenas uma espécie, *M. cingulata*, e subsequentemente revisado por diversos autores. Apesar disso, nenhuma hipótese filogenética foi proposta para o gênero até hoje. Desde sua última revisão realizada, seis novas espécies já foram descritas e a não houve atualização da chave de identificação. Este trabalho buscou-se testar o monofilétismo de *Metapolybia* e propor uma hipótese filogenética para as espécies do gênero. Foi realizada também a atualização da chave de identificação, com a adição de sete espécies descritas recentemente. Para as análises filogenéticas, utilizou-se os critérios de parcimônia e de inferência Bayesiana, utilizando dados morfológicos, comportamentais e moleculares. Uma matriz com 31 táxons terminais e 624 caracteres foi obtida, sendo 43 morfológicos, 8 comportamentais e 573 moleculares. O gênero *Metapolybia* foi recuperado como monofilético, suportado por cinco sinapomorfias morfológicas e comportamentais. A análise utilizando apenas os dados morfológicos e comportamentais mostrou-se mais suportada e informativa, e será preferencialmente discutida neste trabalho. O relacionamento entre *Metapolybia* e os demais táxons utilizados como grupos externos foram recuperados de forma similar a outros trabalhos que propõem hipóteses filogenéticas para a tribo Epiponini e para a família Vespidae, com algumas divergências nas análises com dados moleculares. De maneira geral, dois clados foram recuperados no gênero *Metapolybia* e essa topologia foi congruente com alguns caracteres utilizados anteriormente para identificação do gênero e das espécies pertencentes a ele. As análises com diferentes conjuntos de dados, apesar de algum nível de congruência, mostraram algumas discrepâncias ou baixo grau de resolução entre as espécies. Esse fato pode ser atribuído à falta de dados moleculares para parte das espécies de *Metapolybia*. Este trabalho apresenta a primeira hipótese filogenética para as espécies do gênero *Metapolybia* e, também a utilizar dados concatenados para o grupo.

Palavras-chave: Filogenia. Taxonomia. Vespas sociais.

ABSTRACT

The genus *Metapolybia* comprises 18 species described of social wasps within Epiponini, distributed in Neotropical region. The genus was described in 1905 to one species, *M. cingulata*, and has been revised by different authors, however there is no phylogenetic hypothesis propose to the genus. Besides, since the most recent revision, six new species were described, and the identification key hasn't been updated. Herein, we tested the monophyly of *Metapolybia* and proposed a phylogenetic hypothesis for the species of the genus. Also, we produced an updated key for the species, including the seven species recently described. A cladistic analysis were carried out employing morphological, behavior and molecular data under the maximum parsimony and Bayesian inference method. The final matrix contains 31 taxa and 624 characters, being 43 morphological, 8 behavioral and 573 molecular. The genus *Metapolybia* were recovered as monophyletic, supported by five morphological and behavioral synapomorphies. The analysis with this data set showed more informative and supported results than with molecular data, and will be preferably discussed in this paper. The relationship between *Metapolybia* and the other taxa used within the outgroup were recovered similarly, with some exceptions, to others works about the phylogeny of Epiponini or Vespidae. In general, two clades were recovered within the genus *Metapolybia* and the overall topology of the trees were congruente with some taxonomy characters showing also phylogenetic importance. The analysis with different sets of data, although some congruence, showed discrepant results or low resolution between species. That may be due to the missing molecular data from 12 species of *Metapolybia*. For the last, this work proposes the first phylogenetic hypothesis for the genus *Metapolybia* employing combined data for the group.

Keywords: Phylogeny. Taxonomy. Social wasps.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Hipóteses filogenéticas propostas para as subfamílias de 14
Vespidae. Na esquerda, a hipótese proposta por Carpenter (1991) e Pickett
& Carpenter (2010). Na direita, a hipótese apresentada por Hines *et al*, 2007,
Bank *et al*, 2017 e Piekarski *et al.*, 2018 (Fonte: Bank *et al*, 2017).

Figura 2 – Sintipo de *Metapolybia cinguta* (Fabricius). A: vista dorsal; B: 18
habitus. (Fonte: Jesper B. Schmidt, 2012 – ZMUC).

Figura 3 – A: Ninho astelocítaro característico dos gêneros *Synoeca*, 20
Clypearia, *Asteloeca* e *Metapolybia* (Wenzel, 1998); B: Ninho ativo de
Metapolybia sp. (Fonte: Andreas Kay, 2018 – Flickr). C: Ninho de
Metapolybia cingulata; À esquerda o envelope e à direita o favo (Fonte:
James M. Carpenter, 2005 - AMNH).

Figura 4 – Hipóteses filogenéticas para a tribo Epiponini, com foco em clado 21
formado por *Synoeca*, *Clypearia*, *Asteloeca* e *Metapolybia*. Fonte: modificado
de A: Pickett & Carpenter (2010); B: Piekarski *et al.* (2018); C: Noll *et al.*
(2020).

Figura 5 – Caracteres morfológicos recuperados como sinapomorfias de 30
Metapolybia, dando suporte ao monofiletismo do gênero. A – *Metapolybia*
miltoni; seta: Região do vértice escavada (Fonte: modificado de Andena &
Carpenter, 2012). B – *Metapolybia cingulata*; setas, da cima para baixo,
respectivamente: escutelo comprimido anteriormente e escutelo concavo
posteriormente (Fonte: modificado de Jesper B. Schmidt, 2012 – ZMUC). C
– *Metapolybia rufata*; seta: espiráculos no T1 proeminentes e pontudos
(Fonte: Sergio R. Andena, 2009). Escala:1 mm.

Figura 6 – Hipóteses filogenéticas recuperadas para o Clado A. A: Clado 31
recuperado através da análise de parcimônia com dados morfológicos e
comportamentais (Os círculos fechados representam as sinapomorfias
enquanto os vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo
referem-se ao caráter e os abaixo o estado do mesmo). B: Clado recuperado

através da análise de parcimônia com dados combinados. C: Clado recuperado através da análise de inferência Bayesiana. (Fonte: Autor).

Figura 7 – Hipótese filogenética para o Clado B, recuperada pela análise de 33 parcimônia utilizando apenas dados morfológicos e comportamentais (Os círculos fechados representam as sinapomorfias enquanto os vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem-se ao caráter e os abaixo o estado do mesmo). (Fonte: Autor).

Figura 8 – Hipóteses filogenéticas para o Clado B recuperados através das 34 análises com dados combinados: A - Análise de parcimônia; B - Análise de inferência Bayesiana. (Fonte: Autor).

Figura 1 – Consenso estrito das árvores mais parcimoniosas (L=178; Ci=36; 56 Ri=67; $k=4,0625$) recuperada através da análise com dados morfológicos e comportamentais. Os círculos fechados representam as sinapomorfias enquanto os vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem-se ao caráter e os abaixo o estado do mesmo. Os números em azul, abaixo dos nós, apresentam o suporte do ramo, recuperado através da reamostragem simétrica. (Fonte: Autor).

Figura 2 – Consenso estrito entre as árvores mais parcimoniosas (L=1928; 57 Ci=44; Ri=46; $k=4,0625$) recuperadas através da análise com dados combinados (morfologia, comportamento e molecular). Os números abaixo dos nós representa o suporte dos ramos recuperados através da reamostragem simétrica. (Fonte: Autor).

Figura 3 – Hipótese filogenética recuperada através da análise de inferência 58 Bayesiana realizado com dados combinados. Os números apresentados nos ramos representam a probabilidade recuperada para o clado correspondente. (Fonte: Autor).

Figuras 1 a 8 – Morfologia externa da cabeça, mesossoma e metassoma de 59 *Metapolybia* Ducke. Figuras 1 e 2 – Vista lateral do propódeo de (1) *M. suffusa* e (2) *M. unilineata*. Seta indicando cerdas eretas. Figuras 3 e 4 – Visão frontal da cabeça de (3) *M. bromelicola* e (4) *M. suffusa*. Figura 5 e 6 – Vista dorsal do mesossoma de (5) *M. encantata* e (4) *M. suffusa*. Seta

indica região do úmero. Figuras 7 e 8 – Visão lateral do T1 de (7) *M. suffusa* e (8) *M. azteca*. Escala = 1mm. (Fonte: Sergio R. Andena, 2009).

Figura 9 a 12 – Visão lateral do mesossoma de (9) *Metapolybia azteca*, (10) *M. mesoamericana*, (11) *M. suffusa* e (12) *M. aztecoides*. Seta indica proeminência anterolateral do pronoto. Escala = 1 mm. (Fonte: Figuras 9-11: Sergio Andena, 2009; Figura 12: Braulio Hernandez, 2012).

Figuras 13 a 18 – Morfologia externa do cabeça, mesossoma e metassoma de *Metapolybia* Ducke. Figuras 13 a 16 – Vista dorsal do propódeo de (13) *M. servilis*, (14) *M. docilis*, (15) *M. unilineata* e (16) *M. silvicola*. Figura 17 – Vista dorsal do T1 de *M. rufata*. Seta indica proeminência dos espiráculos. Figura 18 – Vista lateral da cabeça de *M. azteca*. Seta indica estreitamento da gena na região superior. Escala = 1 mm. (Fonte: Sergio R. Andena, 2009).

Figuras 19 a 24 – Morfologia externa da cabeça, mesossoma e metassoma de *Metapolybia* Ducke. Figuras 19 e 20 – Vista dorsal do mesossoma de (19) *M. unilineata* e (20) *M. decorata*. Seta indica projeção do úmero em frente a tégula. Figuras 21 e 22 – Vista lateral da (21) cabeça e (22) mesossoma de *M. decorata*. Figuras 23 e 24 – Vista lateral da (23) cabeça e (24) mesossoa de *M. cingulata*. Escala = 1 mm. (Fonte: Sergio R. Andena, 2009).

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Número de espécies, gênero, distribuição e comportamento das seis subfamílias viventes de Vespidae (Fonte: modificado de Piekarski *et al.*, 2018). 13
- Tabela 2 – Tribos da subfamília Polistinae do Novo Mundo. Distribuição, gêneros, espécies, fundação da colônia, número de rainhas e arquitetura dos ninhos (Fonte: modificado de West-Eberhard *et al.*, 2006). 16
- Tabela 3 – Lista das espécies terminais utilizadas para as análises, obtenção do material seco para observação direta em estereomicroscópio e amostragem dos dados moleculares. (Fonte: Autor). 25
- Tabela 1 – Matriz de caracteres morfológicos e comportamentais utilizada nas análises filogenéticas. (Fonte: Autor). 53

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ZMUC Zoological Museum, University of Copenhagen (Natural History Museum of Denmark)

AMNH American Museum of Natural History

T Tergito metassomal

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
1.1	Hymenoptera	12
1.2	Vespidae	13
1.3	Polistinae	14
1.4	Epiponini	15
1.5	<i>Metapolybia</i> Ducke, 1905	17
1.5.1	Histórico Taxonômico e Distribuição	17
1.5.2	Biologia e Comportamento	19
1.5.3	Filogenética	20
2	OBJETIVOS	22
2.1	Objetivo geral	22
2.2	Objetivos específicos	22
3	MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1	Obtenção do Material	23
3.2	Escolha dos Terminais	23
3.3	Levantamento dos caracteres	23
3.4	Análises Filogenéticas	26
3.4.1	Análises de parcimônia	26
3.4.2	Análise de inferência Bayesiana	26
3.5	Chave de Identificação	27
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
4.1	Análises Filogenéticas	28
4.1.1	Monofiletismo de <i>Metapolybia</i>	28
4.1.2	Relações entre espécies de <i>Metapolybia</i>	30
4.2	Chave de Identificação	35
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	41
	REFERÊNCIAS	42
	APÊNDICE A – LISTA DE CARACTERES	48
	APÊNDICE B – MATRIZ DE CARACTERES	53
	APÊNDICE C – ÁRVORES FILOGENÉTICAS	56
	APÊNDICE D – FIGURAS	59

1 INTRODUÇÃO

1.1 Hymenoptera

Hymenoptera é uma das quatro ordens megadiversas, junto com Lepidoptera, Diptera e Coleoptera (Melo *et al.*, 2012). composta por insetos conhecidos comumente como formigas, abelhas e vespas. São mais de 153.000 espécies descritas, em sua maioria de vespas, seguidas pelas abelhas e formigas. (Aguiar *et al.*, 2013). Sharkey (2007) elencou 18 autapomorfias para os himenópteros, dentre elas, se destacam três principais: a presença de hámulos presentes na margem anterior das asas posteriores como sistema de acoplamento às asas anteriores; o primeiro segmento abdominal fusionado ou proximalmente relacionado ao metapostnoto, formando o propódeo; e um sistema reprodutivo haplo-diplóide, no qual os machos são haplóides e as fêmeas, diplóides.

Tradicionalmente, Hymenoptera é dividida nas subordens “Symphyta” e Apocrita (Melo *et al.*, 2012). Os Symphyta são parafiléticos, com um grau mais basal, que não apresentam constrição entre o primeiro e segundo segmento abdominal. De forma oposta, a subordem Apocrita é monofilética e mais derivada, formada por himenópteros que apresentam uma constrição entre os dois primeiros segmentos abdominais (Sharkey, 2007; Peters *et al.*, 2017).

Os Apocrita, assim como Hymenoptera, são classificados em “Parasítica” (parafilético) e Aculeata (monofilético). O primeiro é composto por espécies de vespas com hábito parasitoide enquanto o último contém os himenópteros que possuem o aparelho ovipositor modificado em ferrão (Melo *et al.*, 2012; Peters *et al.*, 2017). As abelhas, formigas e grande parte das vespas conhecidas popularmente, estão classificadas entre os Aculeata e apresentam ampla variedade de hábitos e comportamentos, desde espécies parasitoides e solitárias até outras predadoras com comportamento eussocial altamente complexo (Goulet & Huber, 1993).

Sharkey (2007) revisa a classificação clássica para Hymenoptera e reconhece 22 superfamílias pertencentes a ordem, sendo que a superfamília Vespoidea é dividida por 10 famílias. Mais recentemente, Peters *et al.* (2017) e Branstetter *et al.* (2017), utilizando dados de filogenômica apresentam uma nova hipótese filogenética

para o relacionamento entre as famílias e superfamílias da ordem e a partir dessas análises também é proposta uma nova classificação taxonômica. Vespoidea (senso Sharkey, 2007), por exemplo, é resgatada como grupo parafilético e composto apenas pelas famílias Vespidae e Rhopalosomatidae (Branstetter *et al.*, 2017).

1.2 Vespidae

A família Vespidae, pertencente à superfamília Vespoidea, possui mais de 5.018 espécies descritas e é composta por seis subfamílias viventes, sendo amplamente distribuída e diversificada (Tabela 1) (Sarmiento & Carpenter, 2006; Piekarski *et al.*, 2017). Três delas, Euparagiinae, Masarinae e Eumeninae, classificam vespas solitárias ou de comportamento parassocial, enquanto as demais, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae, apresentam vespas de comportamento eussocial (Carpenter, 1991).

Tabela 1 – Número de espécies, gênero, distribuição e comportamento das seis subfamílias viventes de Vespidae (Fonte: modificado de Piekarski *et al.*, 2018).

Subfamília	Gêneros (Espécies)	Distribuição	Comportamento
Euparagiinae	1 (10)	Sudoeste dos EUA e México	Solitário
Masarinae	14 (370)	Neotropical e sudoeste do Neártico, oeste Paleártico, sul da África e Austrália.	Solitário
Eumeninae	210 (3.755)	Cosmopolita	Solitário
Stenogastrinae	7 (63)	Região Oriental	Eussocial
Polistinae	25 (1.003)	Cosmopolita	Eussocial
Vespinae	4 (70)	Região Holártica, Oriental e regiões adjacentes.	Eussocial

A origem da eussocialidade ainda é discutida, ao passo que algumas análises filogenéticas recentes, utilizando caracteres morfológicos e/ou moleculares sugerem que a eussocialidade tenha surgido apenas uma vez na família Vespidae e evoluiu para diferentes graus de complexidade (Carpenter, 1991; Pickett & Carpenter, 2010), enquanto outros estudos, baseados exclusivamente em caracteres moleculares, sugerem que o comportamento social tenha surgido mais de uma vez (Hines *et al.*, 2007; Piekarski *et al.*, 2018; Bank *et al.*, 2017).

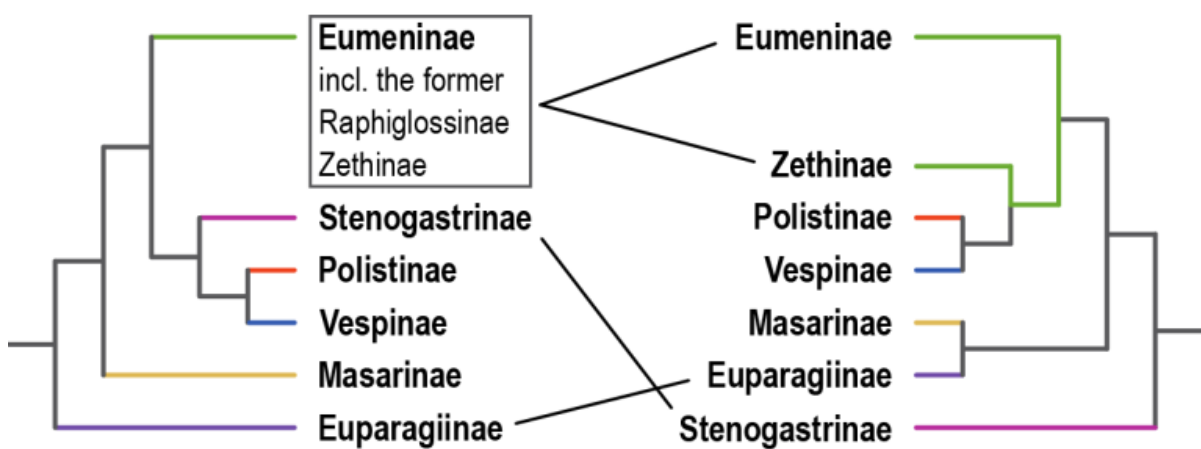


Figura 1 - Hipóteses filogenéticas propostas para as subfamílias de Vespidae. Na esquerda, a hipótese proposta por Carpenter (1991) e Pickett & Carpenter (2010). Na direita, a hipótese apresentada por Hines *et al.*, 2007, Bank *et al.*, 2017 e Piekarski *et al.*, 2018 (Fonte: Bank *et al.*, 2017).

1.3 Polistinae

Conhecidos popularmente como marimbondos, as vespas da subfamília Polistinae apresentam comportamento eussocial e caracterizam-se, em sua maioria, pela construção de ninhos a partir de material vegetal mastigado, dando a eles um aspecto de papel (West-Eberhard *et al.*, 2006). São divididos em quatro tribos e 25 gêneros: Ropalidiini (4 gêneros), Polistini (1), Mischocyttarini (1) e Epiponini (19), sendo apenas as três últimas ocorrentes no Novo Mundo (Tabela 2) (Sarmiento & Carpenter, 2006; Carpenter, 2004).

Richards (1978) publicou uma revisão completa de Polistinae onde foi proposta a divisão da subfamília em três tribos: Polistini, Polybiini e Ropalidiini, essa sendo a única a não ter registros na região neotropical. Polistini abrigava o gênero *Polistes*, ao passo que Polybiini, os outros 23 gêneros, exceto Ropalidiini. A revisão abrange a maioria das espécies conhecidas de Epiponini, sendo o maior trabalho já produzido para a tribo, com dados morfológicos e taxonômicos. Posteriormente, análises cladísticas realizadas por Carpenter (1993) resultaram na criação da tribo Mischocyttarini para alocar um único gênero, *Mischocyttarus*, e a sinonimização de Polybiini em Epiponini, que abrigou os demais 22 gêneros.

Raw (1985) descreveu um novo gênero da tribo Epiponini, *Asteloeca*, composto por duas espécies, *A. traili* e *A. ujhelyii*, antes consideradas do gênero *Occipitalia* (Richards, 1978). A espécie restante deste último, *O. sulcata*, foi sinonimizada com *Clypearia* por Carpenter *et al.* (1996). Carpenter & Day (1988) reconheceram o gênero *Stelopolybia* sensu Ducke, 1910 e *Gymnopolybia* sensu Ducke, 1914 como sinônimos de *Agelaia* e Carpenter (1989) sinonimizou *Pseudochartergus* com *Protopolybia*. Por último, *Marimbonda* foi sinonimizado com *Leipomeles* por Carpenter (2004), reconhecendo apenas 19 gêneros válidos para a tribo.

1.4 Epiponini

Os Epiponini apresentam comportamento eussocial complexo e podem ser definidos pela formação de enxames durante a fundação de novas colônias (West-Eberhard *et al.*, 2006). Dentre diversas características da tribo, destacam-se: a grande diversidade de formas dos ninhos construídos, condição essa de importância taxonômica suficiente, em alguns casos, para identificação em nível de espécie (Wenzel, 1998); a poliginia, presença de duas ou mais rainhas simultaneamente, ausente nos outros Polistinae neotropicais (Carpenter, 1991); e a ausência de diferenciação morfológica entre castas (Noll *et al.*, 2004).

A tribo tem sido objeto de estudo há muito tempo. A primeira espécie foi descrita no século XVIII, *Synoeca surinama* (Linnaeus) e durante o século XIX diversos autores contribuíram para o conhecimento da tribo (Fabricius, 1804; de Saussure, 1853-1858; Fox, 1898). Já entre os anos 1904 e 1999 foi descrita grande parte das espécies conhecidas atualmente para a tribo, destacando-se três principais autores

responsáveis pela compilação desse conhecimento, Joseph Bequaert, Adolpho Ducke e Owain Richards (Bequaert, 1938; Bequaert, 1942; Bequaert, 1944; Ducke, 1905; Ducke, 1910; Richards & Richards, 1951; Richards, 1978).

Tabela 2 – Tribos da subfamília Polistinae do Novo Mundo. Distribuição, gêneros, espécies, fundação da colônia, número de rainhas e arquitetura dos ninhos (Fonte: modificado de West-Eberhard *et al.*, 2006).

	Polistini	Mischocittarini	Epiponini
Distribuição	Cosmopolita	Novo Mundo	Neotrópico
Gêneros (Espécies)	1 (~230)	1 (~250)	19 (~250)
Fundação	Rainha (s), independente	Rainha (s), independente	Enxame de rainhas e operárias
Nº de rainhas	No geral, uma	No geral, uma	Uma ou várias
Ninho	Único favo com pedicelo, sem envelope	Único favo com pedicelo, sem envelope	Um ou mais favos, com ou sem pedicelo e com envelope (maioria)

Carpenter (1991) foi o primeiro a propor uma hipótese filogenética para o grupo, utilizando caracteres morfológicos. Posteriormente Wenzel & Carpenter (1994) combinando dados morfológicos e comportamentais propuseram uma nova hipótese para as relações evolutivas entre os gêneros de Epiponini. Mais recentemente, diversos estudos utilizaram os Epiponini para investigar o surgimento do comportamento social em vespídeos (Hines *et al.*, 2007; Pickett & Carpenter, 2010; Piekarski *et al.*, 2018), sendo que Noll *et al.* (2020) apresenta a maior amostragem de espécies da tribo e propõe hipóteses para a evolução de diversas características comportamentais do grupo como, evolução da arquitetura de ninhos, diferenciação em castas e desenvolvimento ovariano em fêmeas não reprodutoras.

1.5 *Metapolybia* Ducke, 1905

1.5.1 Histórico Taxonômico e Distribuição

O gênero *Metapolybia*, pertencente à tribo Epiponini, foi criado por Ducke (1905) para conter apenas uma espécie, *Metapolybia pediculata* (Saussure), descrita anteriormente para o gênero *Polybia*. Segundo o autor, *Metapolybia* apresenta semelhanças às espécies *Synoeca cyanea* e *S. surinama* e diferenciava-se morfológicamente de *Polybia* por apresentar o primeiro segmento do abdômen muito alongado, com dois tubérculos laterais e pouco dilatado no ápice, sendo o segundo segmento com largura de sete vezes maior que o anterior (Ducke, 1905). Além de *M. pediculata*, Ducke (1905) acreditava que a espécie *Polybia suffusa* (Fox), também deveria ser incluída no gênero, apesar de não a conhecer.

Ducke (1910), em sua revisão, seguia reconhecendo apenas *M. pediculata* (Saussure) para o gênero, porém apresenta outras duas como sinonimias, *Polybia suffusa* Fox e *Tatua decorata* Gribodo e considera a ocorrência de duas variações morfológicas, var. *unilineata* Ihering e var. *rufopicta* Ducke. A primeira delas é amazônica e descrita como quase inteiramente preta, com poucas manchas pálidas, enquanto a segunda apresentando diversos padrões amarelos e ocorre em regiões mais distantes da linha do Equador (Ducke, 1910).

Posteriormente, Schulz (1912), observando os tipos de *Eumenes cingulata* Fabricius (Figura 2), concluiu que esse se tratava de um sinônimo sênior de *Metapolybia pediculata* (Saussure), porém a nomenclatura só foi devidamente alterada por Bequaert (1944), próximo a revisar as espécies do gênero. O autor reconhece *M. cingulata* (Fabricius) que possui *Tatua decorata* Gribodo como espécies sinônima e apresentando uma variante morfológica, var. *unilineata* Ihering, e *Metapolybia suffusa* (Fox) que é novamente elevada a espécie (Bequaert, 1944).

Araujo (1945) apresenta uma das principais contribuições para o gênero, com redescritões das espécies já conhecidas, *Metapolybia cingulata* (Fabricius) (= *M. pediculata* Ducke) e *M. suffusa* (Fox), e a descrição de duas novas, *M. azteca* Araujo e *M. bromelicola* Araujo, compilando informações acerca da morfologia externa e ninhos. O autor também elevou a var. *unilineata* Ihering a espécie (Araujo, 1945). Após isso, *Metapolybia* permaneceu novamente sem modificações por alguns anos, até a

próxima revisão realizada por Richards (1978), a principal referência para o gênero e para a subfamília Polistinae.

Richards (1978) reconhece 11 espécies válidas pertencentes à *Metapolybia*. Cinco delas são novas, descritas pelo autor: *M. acincta* Richards, *M. aztecoides* Richards, *M. docilis* Richards, *M. nigra* Richards e *M. rufata* Richards. As cinco já conhecidas por Araujo (1945) seguem válidas com apenas uma modificação nas sinonímias de *M. cingulata* (Fabricius), já que o autor reconhece *Tatua decorata* Gribodo como espécie diferente da anterior, validando-a. Ainda em sua monografia, Richards (1978) apresenta a última chave de identificação produzida para as espécies do gênero.



Figura 2 – Sintipo de *Metapolybia cingulata* (Fabricius). A: vista dorsal; B: *habitus*. (Fonte: Jesper B. Schmidt, 2012 – ZMUC).

Atualmente, *Metapolybia* possui 18 espécies conhecidas, seis delas descritas após a última revisão, sem qualquer atualização da chave de identificação. Smethurst & Carpenter (1998) descreveram *Metapolybia mesoamerica* Smethurst & Carpenter. Cooper (1999) adicionou mais três espécies ao gênero, *M. encantata* Cooper, *M. silvicola* Cooper e *M. servilis* Cooper. Por fim, mais recentemente, Andena & Carpenter (2012), Somavilla & Andena (2018) e Andena *et al.* (2019) descreveram, respectivamente, *M. miltoni* Andena & Carpenter, *M. araujo* Somavilla & Andena e *M. fraudator* Carpenter & Andena.

Metapolybia é um gênero estritamente Neotropical, com distribuição do México até o centro-sul do Brasil e Paraguai, sendo que a maioria das espécies se encontra

na Amazônia e 12 delas possuem registro no Brasil (Richards, 1978; Cooper, 1999; Andena & Carpenter, 2012; Somavilla & Andena, 2018; Andena *et al.*, 2019). *M. mesoamerica* é exclusiva da região da América Central (Smethurst & Carpenter, 1998). A espécie “*Metapolybia alfkenii*” citada em listas com registro para o Brasil (Barbosa *et al.*, 2016) trata-se de um erro devido a abreviação da espécie *Mischocyttarus alfkenii* (Ducke, 1904).

1.5.2 Biologia e Comportamento

Espécies de *Metapolybia*, assim como as demais espécies da tribo Epiponini, apresentam comportamento enxameante, isto é, fundam novas colônias através de enxames formados por rainhas e operárias. Seus ninhos são construídos diretamente no substrato sem a presença de um pedicelo, sendo classificados como astelocítaros segundo Richards & Richards (1951) (Figura 3). Também possuem essas características os ninhos construídos por espécies dos gêneros *Synoeca*, *Clypearia* e *Asteloeca* (Figura 3A) (Wenzel, 1998). A maioria das espécies do gênero também apresenta seus ninhos com envelope, com exceção de *Metapolybia bromelicola* e *M. encantata* (Araujo, 1945; Cooper, 1999). Outra característica presente nos ninhos de *Metapolybia* é a construção independente da entrada, similar a *Synoeca* (Wenzel, 1998).

Diversos estudos comportamentais foram realizados utilizando espécies de *Metapolybia*. West-Eberhard (1978) observou em *Metapolybia aztecoides* um fenômeno denominado “rainhas temporárias”, no qual operárias não-reprodutoras produziram novas operárias. Karsai & Wenzel (1999) observaram a organização e a regulação de processos relacionados a construção dos ninhos em *M. aztecoides* e *M. mesoamerica*. Baio *et al.* (2003) observou diferenças entre as castas de *M. docilis* com base em análises de morfometria. Chavarría & Noll (2013) observou a divisão de trabalho relacionada à idade dos indivíduos em *M. miltoni*.



Figura 3 – A: Ninho astelocítaro característico dos gêneros *Synoeca*, *Clypearia*, *Asteloeca* e *Metapolybia* (Wenzel, 1998); B: Ninho ativo de *Metapolybia* sp. (Fonte: Andreas Kay, 2018 – Flickr). C: Ninho de *Metapolybia cingulata*; À esquerda o envelope e à direita o favo (Fonte: James M. Carpenter, 2005 - AMNH).

1.5.3 Filogenética

As relações filogenéticas entre as espécies de *Metapolybia* nunca foram investigadas. Existem, porém, análises cladísticas realizadas para a família Vespidae (Piekarski *et al.*, 2018; Pickett & Carpenter, 2010), e mais inclusivamente, para a tribo Epiponini (Wenzel & Carpenter, 1994; Noll *et al.*, 2020). Nessas análises, *Metapolybia* posiciona-se dentre os gêneros mais derivados da tribo, proximoamente relacionado aos gêneros *Asteloeca*, *Clypearia* e *Synoeca* (Figura 4).

Pickett & Carpenter (2010) e Piekarski *et al.* (2018) incluíram representantes de *Metapolybia* em suas análises. O primeiro apresenta duas espécies, *M. aztecoides* e *M. cingulata* e não amostrou outros gêneros como *Synoeca* e *Clypearia* (Figura 4A), enquanto o segundo utilizou apenas *M. cingulata* (Figura 4B). Recentemente, Noll *et al.* (2020) apresentaram um trabalho que, até o momento, apresenta a maior amostragem para tribo Epiponini e também para *Metapolybia*, utilizando seis espécies do gênero (Figura 4C).

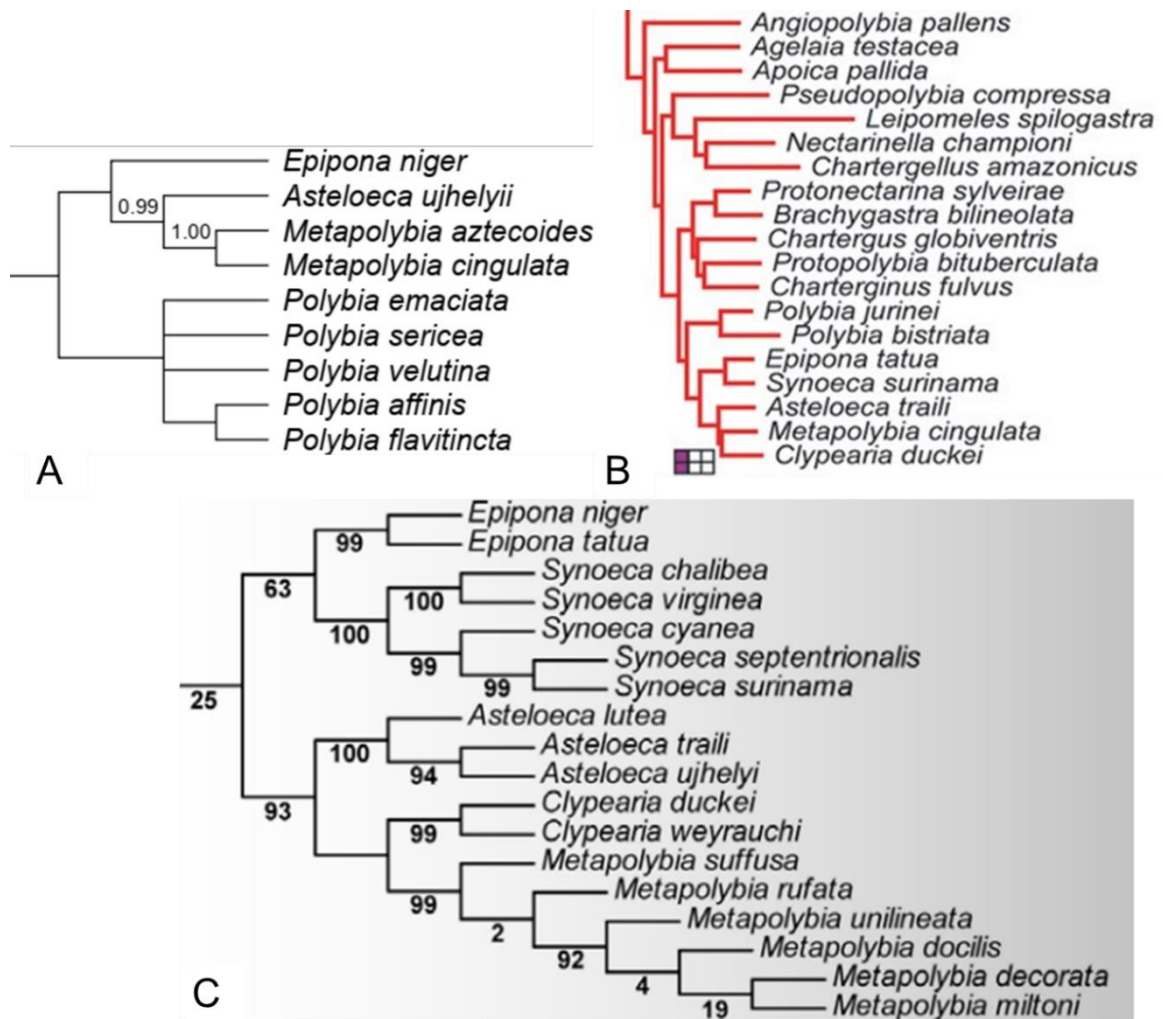


Figura 4 – Hipóteses filogenéticas para a tribo Epiponini, com foco em clado formado por *Synoeca*, *Clypearia*, *Asteloeca* e *Metapolybia*. (Fonte: modificado de A: Pickett & Carpenter, 2010; B: Piekarski *et al.*, 2018; C: Noll *et al.*, 2020).

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Testar o monofiletismo de *Metapolybia* Ducke, 1905 e propor uma hipótese filogenética para as espécies do gênero.

2.2 Objetivos específicos

- I. Verificar o monofiletismo do gênero *Metapolybia* Ducke, 1905 com base em análises filogenéticas utilizando caracteres morfológicos e moleculares;
- II. Analisar o relacionamento filogenético entre as espécies pertencentes ao gênero estudado;
- III. Produzir uma chave de identificação para as espécies de *Metapolybia* Ducke, 1905.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Obtenção do Material

O material utilizado para o levantamento de caracteres foi adquirido através de diversas fontes. Espécimes secos foram reunidos a partir da Universidade Estadual Paulista – Coleção de Hymenoptera IBILCE/UNESP (17 espécies, incluindo grupos externos e interno), de empréstimos do Museu de Zoologia da USP (6 espécies de *Metapolybia*). Espécimes em via úmida oriundos do American Museum of Natural History (Dr. James Carpenter) foram montados para a observação em via seca (2 espécies de *Metapolybia*). Cinco espécies de *Metapolybia* não puderam ser adquiridas para a observação direta (Tabela 3), sendo os caracteres amostrados, quando possível, através de imagens, cedidas pelo Prof. Dr. Sergio Andena (UEFS) e da literatura publicada.

3.2 Escolha dos Terminais

Todas as espécies do gênero *Metapolybia* descritas até o momento foram incluídas nas análises filogenéticas. Para os grupos externos, foram selecionadas espécies dos gêneros *Asteloeca*, *Clypearia*, *Synoeca* e *Epipona*, seguindo as relações observadas em Noll *et al.* (2020) e Piekarski *et al.* (2018). Além disso, foi incluída uma espécie dos gêneros: *Mischocyttarus*, *Pseudopolybia*, *Protopolybia*; e duas de *Polybia*. Essas últimas foram incluídas para forçar o teste do monofiletismo do gênero e trazer maior consistência as análises, principalmente as espécies do gênero *Polybia*, grupo no qual a primeira espécie de *Metapolybia* foi incluída anteriormente a criação do gênero (Ducke, 1905). Para o enraizamento das árvores e polarização dos caracteres, foi utilizada uma espécie de *Polistes* (Tabela 3).

3.3 Levantamento dos caracteres

O levantamento dos caracteres morfológicos foi realizado, para a maioria das espécies, através da observação direta de espécimes fêmeas em estereomicroscópio. Para a codificação dos caracteres foi utilizado apenas um único espécime de cada

terminal. Para as espécies *Metapolybia araujoi*, *M. encantata*, *M. fraudator*, *M. mesoamerica* e *M. nigra*, foram utilizadas fotos e descrições disponíveis (Richards, 1978; Andena & Carpenter, 2012; Somavilla & Andena, 2018; Andena *et al.*, 2019). Caracteres morfológicos foram amostrados para cada uma das regiões do corpo dos espécimes: cabeça, mesossoma e metassoma. Os caracteres comportamentais foram obtidos a partir da matriz utilizada com Wenzel & Carpenter (1994) e codificados para todas as espécies com ninhos conhecidos.

Os caracteres moleculares foram adquiridos através de sequências depositadas no GenBank, utilizadas em trabalhos anteriores (Noll *et al.*, 2020). Dos 31 terminais, 19 tiveram os dados moleculares amostrados, sendo apenas seis espécies do gênero estudado (Tabela 3). Os genes utilizados nas análises foram os mitocondriais, 12S, 16S e COI e o nuclear 28S. As sequências foram baixadas do Genbank no formato FASTA e alinhadas através do método MUSCLE (Edgar, 2004) no software MEGA 10.1.8 (Kumar *et al.*, 1993). Posteriormente, as sequências alinhadas foram concatenadas utilizando o software Sequence Matrix 1.8 (Vaidya *et al.*, 2011). Ao todo, foram obtidos 3999 pares de base, sendo 225 do 12S, 457 do 16S, 1.996 para o 28S e 1.322 para o COI.

Tabela 3 – Lista das espécies terminais utilizadas para as análises, obtenção do material seco para observação direta em estereomicroscópio e amostragem dos dados moleculares. (Fonte: Autor).

Gênero	Terminal (Espécie)	Observação direta	Amostragem molecular
Polistes	<i>Polistes similimus</i> Zikán, 1951	X	X
Mischocyttarus	<i>Mischocyttarus</i> sp.	X	X
Pseudopolybia	<i>Pseudopolybia compressa</i> (de Saussure, 1845)	X	X
Protopolybia	<i>Protopolybia sedula</i> (de Saussure, 1854)	X	X
Polybia	<i>Polybia jurinei</i> de Saussure, 1854	X	X
	<i>Polybia sericea</i> (Olivier, 1791)	X	X
Asteloeca	<i>Asteloeca lutea</i> Carpenter, 2004	X	X
	<i>Asteloeca traili</i> (Cameron, 1906)	X	X
Clypearia	<i>Clypearia duckei</i> Richards, 1978	X	X
	<i>Clypearia weyrauchi</i> Richards, 1978	X	X
Synoeca	<i>Synoeca cyanea</i> (Fabricius, 1775)	X	X
	<i>Synoeca virgínea</i> (Fabricius, 1804)	X	X
Epipona	<i>Epipona tatua</i> (Cuvier, 1797)	X	X
Metapolybia	<i>Metapolybia acincta</i> Richards, 1978	X	
	<i>Metapolybia araujo</i> Somavilla & Andena, 2018		
	<i>Metapolybia azteca</i> Araujo, 1945	X	
	<i>Metapolybia aztecoides</i> Richards, 1978	X	
	<i>Metapolybia bromelicola</i> Araujo, 1945	X	
	<i>Metapolybia cingulata</i> (Fabricius, 1804)	X	
	<i>Metapolybia decorata</i> (Gribodo, 1896)	X	X
	<i>Metapolybia docilis</i> Richards, 1978	X	X
	<i>Metapolybia encantata</i> Cooper, 1999		
	<i>Metapolybia fraudator</i> Carpenter & Andena, 2019		
	<i>Metapolybia mesoamerica</i> Smethurst & Carpenter, 1999		
	<i>Metapolybia miltoni</i> Andena & Carpenter, 2011	X	X
	<i>Metapolybia nigra</i> Richards, 1978		
	<i>Metapolybia rufata</i> Richards, 1978	X	X
	<i>Metapolybia servilis</i> Cooper, 1999	X	
	<i>Metapolybia silviicola</i> Cooper, 1999	X	
<i>Metapolybia suffusa</i> (Fox, 1898)	X	X	
<i>Metapolybia unilineata</i> (R. von Ihering, 1904)	X	X	

3.4 Análises Filogenéticas

As análises filogenéticas foram realizadas sob três abordagens diferentes, a fim de comparação e utilizando todo o conjunto de dados amostrado:

- 1) análise de parcimônia apenas com dados morfológicos e comportamentais;
- 2) análise de parcimônia com dados combinados (morfológicos, comportamentais e moleculares);
- 3) análise bayesiana com dados combinados.

3.4.1 Análises de parcimônia

A matriz foi confeccionada utilizando o programa Winclada 1.61 (Nixon, 1999-2004) e as análises de parcimônia foram feitas utilizando o programa TNT 1.5 (Goloboff & Catalano, 2016). Neste último foram utilizados os algoritmos de New Technology Search: *Sectorial Search* no modo padrão, *Ratchet* com 200 iterações, *Drift* com 20 ciclos, 10 rodadas de *Tree Fusing*, e Random seed igual a 0. As análises foram realizadas até o menor número de passos ser encontrado 100 vezes.

Os caracteres foram submetidos ao esquema de pesagem implícita, com o valor de k (Goloboff *et al.*, 2008) determinado através do script *setk.run* desenvolvido pelo Dr. Salvador Arias, que resultou em $k = 4,0625$. Para calcular os valores de suporte dos ramos, foi utilizado o método de reamostragem simétrica (Goloboff *et al.*, 2003), executada também no TNT com o algoritmo *Tradicional Search* com parâmetros padrões e 1000 replicações.

Para a análise com dados combinados (2), foram utilizados apenas os caracteres informativos obtidos através das sequências gênicas, contabilizando 573. As árvores finais foram salvas através do Winclada, 1.61 e editadas, posteriormente, utilizando o programa Inkscape 1.0.

3.4.2 Análise de inferência Bayesiana

A análise de inferência Bayesiana foi realizada utilizando uma matriz concatenada dividida em cinco partições, uma para os dados morfológicos e comportamentais e uma para cada gene amostrado. Para a partição com caracteres morfológicos e comportamentais foi utilizada a distribuição gamma para as taxas de

variação dos caracteres. As partições com dados moleculares foram tratadas, cada uma, sob um modelo misto com a proporção de sítios não variantes e distribuição gamma para a taxa de variação entre sítios (nst = mixed rates = invgamma). A análise foi executada no programa Mr. Bayes 3.2.7 (Ronquist *et al.*, 2012) com o método de inferência Bayesiana pelo algoritmo Markov Chain & Monte Carlo (MCMC) com 4 rodadas de 4 cadeias. A análise foi feita com 10000000 gerações, cada uma com 10000 árvores amostradas e 20% das árvores retidas inicialmente descartadas. O programa utilizado foi executado na plataforma online CIPRES (Miller *et al.*, 2010). As árvores finais foram salvas através do FigTree 1.4.4 e editadas, posteriormente, utilizando o programa Inkscape 1.0.

3.5 Chave de Identificação

A chave de identificação foi elaborada com base na chave proposta por Richards (1978). Foram adicionadas as espécies descritas até o momento além da adição ou remoção de caracteres que podem, respectivamente, colaborar ou confundir a identificação. Foram fornecidas, juntamente com a nova chave, imagens para auxiliar no uso da mesma.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análises Filogenéticas

Foi obtida uma matriz com 624 caracteres, sendo 43 morfológicos (18 da cabeça, 18 do mesossoma e 7 do metassoma), 8 comportamentais e 573 moleculares (apenas informativos). A lista de caracteres morfológicos e comportamentais é mostrada no Apêndice A e a matriz utilizada nas análises pode ser observada no Apêndice B, Tabela 1.

A análise de parcimônia utilizando apenas caracteres morfológicos resultou em duas árvores mais parcimoniosas ($L=178$; $Ci=36$; $Ri=67$; $k=4,0625$), e o consenso estrito é mostrado no Apêndice C, Figura 1. A análise de parcimônia com dados combinados resultou em 5 árvores igualmente parcimoniosas ($L=1928$; $Ci=44$; $Ri=46$; $k=4,0625$), e o consenso estrito é apresentado no Apêndice C, Figura 2. A árvore resultante da análise de inferência Bayesiana é mostrada no Apêndice C, Figura 3.

As três árvores resultantes (Apêndice C, Figuras 1 a 3) apresentam, no geral, topologias parecidas quanto as relações entre *Metapolybia* e os gêneros dos grupos externos, com apenas algumas exceções. Assim como em Noll *et al.*, 2020, *Metapolybia* foi recuperado como grupo irmão de *Clypearia* e ambos compõem o grupo irmão do gênero *Asteloeca*.

4.1.1 Monofiletismo de *Metapolybia*

O monofiletismo de *Metapolybia* foi recuperado em todas as análises (Apêndice C, Figuras 1 a 3) suportada por cinco sinapomorfias, três exclusivas morfológicas e duas homoplásticas comportamentais, respectivamente:

- Caráter 16 (2): Região do vértice escavada (Figura 5A);
- Caráter 30 (1): Escutelo comprimido anteriormente e côncavo posteriormente (Figura 5B);
- Caráter 41 (1): Espiráculos no T1 proeminentes e pontudos (Figura 5C);
- Caráter 48 (1): Entrada do ninho construída como estrutura independente;

- Caráter 50 (1): Favo séssil, limitado ao substrato.

O caráter 16 (2) é o único caráter sinapomórfico exclusivo que não está presente em todas as espécies do grupo. Segundo a hipótese aqui proposta, essa característica teria sido revertida secundariamente em *Metapolybia mesoamerica*, *M. servilis*, *M. rufata* e *M. encantata*. O caráter 41 (1) já havia sido citado por Ducke (1905) como uma das características que definiram o gênero e posteriormente utilizado por Araujo (1945) e Richards (1978) como caracteres diagnósticos. Os caracteres 48 (1) e 50 (1) foram recuperados como sinapomorfias homoplásticas para o gênero e são compartilhados com *Synoeca* (Wenzel, 1998). Os valores de suporte recuperados para o gênero *Metapolybia* foram bem significantes, sendo 98 na análise com apenas caracteres morfológicos e comportamentais (Apêndice C, Figura 1) e 97 para a análise com dados combinados (Apêndice C, Figura 2). A probabilidade obtida através da análise de inferência Bayesiana para o ramo que sustenta o gênero foi de 0,995 (Apêndice C, Figura 3).

Essa não é a primeira vez que o monofiletismo do gênero *Metapolybia* é recuperado em hipóteses filogenéticas. Pickett & Carpenter (2010) recuperou o gênero como grupo monofilético, porém, apenas duas espécies foram amostradas. Mais recentemente, Noll *et al.* (2020) também recuperou, em sua hipótese filogenética para a tribo Epiponini, o monofiletismo de *Metapolybia*, utilizando seis espécies do gênero, a maior amostragem para o gênero até o presente trabalho.

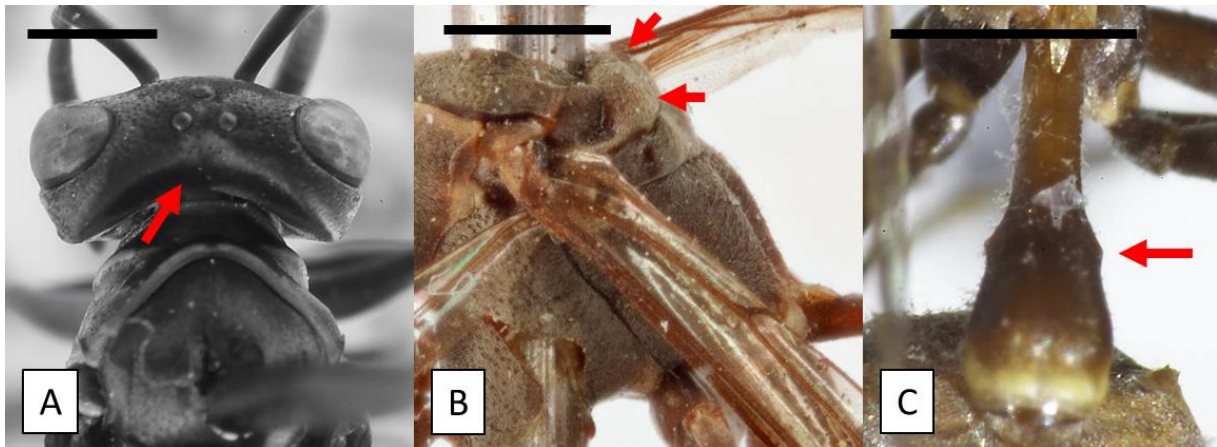


Figura 5 – Caracteres morfológicos recuperados como sinapomorfias de *Metapolybia*, dando suporte ao monofiletismo do gênero. A – *Metapolybia miltoni*; seta: Região do vértice escavada (Fonte: modificado de Andena & Carpenter, 2012). B – *Metapolybia cingulata*; setas, de cima para baixo, respectivamente: escutelo comprimido anteriormente e escutelo concavo posteriormente (Fonte: modificado de Jesper B. Schmidt, 2012 – ZMUC). C – *Metapolybia rufata*; seta: espiráculos no T1 proeminentes e pontudos (Fonte: Sergio R. Andena, 2009). Escala:1 mm.

4.1.2 Relações entre espécies de *Metapolybia*

No geral, as hipóteses filogenéticas recuperadas para o gênero *Metapolybia* apresentaram dois principais clados irmãos, com algumas diferenças entre os diferentes conjuntos de dados. A seguir cada um deles será discutido sob o ponto de vista morfológico e comportamental, e depois com observações acerca dos resultados obtidos através das análises com dados combinados.

4.1.2.1 Clado A (Figura 6)

Cinco espécies foram recuperadas para esse clado (Figura 6A). Ele foi recuperado como grupo irmão do clado (*Metapolybia silvicola* + ((*M. sevilis* + (*M. docilis* + *M. miltoni*)) + ((*M. araujo* + (*M. rufata* + *encantata*)) + (*M. unilineata* + (*M. acincta* + (*M. decorata* + *M. fraudator* + (*M. aztecoides* + *M. cingulata*)))))) e é sustentado por apenas um caráter homoplástico, 36 (0): presença de longas cerdas eretas no propódeo, sendo *M. nigra* a primeira a divergir e *M. mesoamerica* e *M.*

azteca espécies irmãs, mais derivadas. Essa característica é usada por Richards (1978) em sua chave de identificação para determinar as espécies *Metapolybia bromelicola*, *M. suffusa*, *M. nigra* e *M. azteca*, contudo aparece em outras espécies do gênero. *Metapolybia mesoamerica*, também recuperada para o clado, *M. encantata*, *M. acincta*, *M. decorata* e *M. fraudator*, sendo que nessas quatro últimas as cerdas são esparsas, enquanto nas demais citadas elas são numerosas.

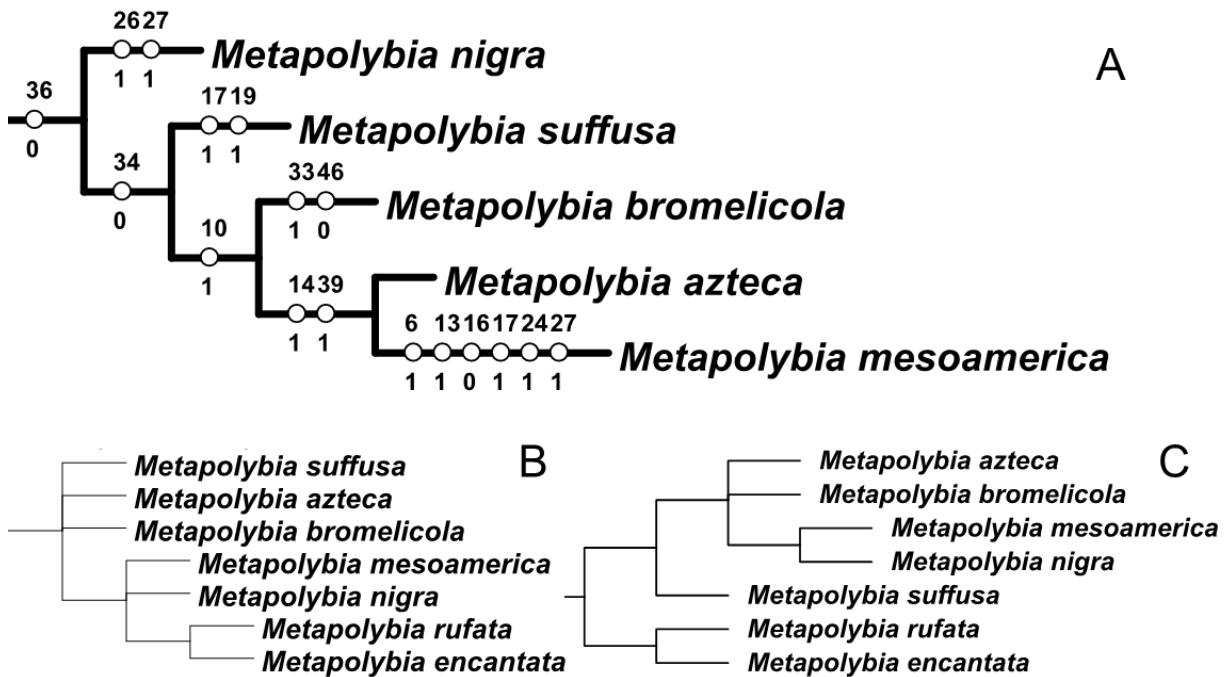


Figura 6 – Hipóteses filogenéticas recuperadas para o Clado A. A: Clado recuperado através da análise de parcimônia com dados morfológicos e comportamentais (Os círculos fechados representam as sinapomorfias enquanto os vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem-se ao caráter e os abaixo o estado do mesmo). B: Clado recuperado através da análise de parcimônia com dados combinados. C: Clado recuperado através da análise de inferência Bayesiana. (Fonte: Autor).

As hipóteses filogenéticas recuperadas pelas análises utilizando dados combinados (Figura 6B e 6C) apresentaram algumas diferenças quando comparadas com a análise apenas com dados morfológicos e comportamentais. Na árvore recuperada pela análise de parcimônia (Figura 6B) o clado comentado acima seria parafilético proximoamente relacionado às espécies *Metapolybia encantata* e *M. rufata*, sendo elas irmãs e mais derivadas dentro do grupo. Nesse caso, o clado seria

sustentado por dois caracteres morfológicos homoplásticos, o caráter 36 (0) já citado e o caráter 3 (2): clípeo distintamente mais largo do que longo; e outros dois caracteres moleculares, sendo um homoplástico. Por fim, na análise de inferência Bayesiana (Figura 6C), um resultado similar foi observado, porém, nesse caso, o clado foi recuperado como irmão de (*Metapolybia encantata* + *M. rufata*).

As espécies resgatas para o clado A são predominantemente ocorrentes da região amazônica, com exceção de *Metapolybia azteca* e *M. mesoamérica* que são exclusivas da América Central e de *M. bromelicola* que possui registro apenas na região litoral do Brasil (Richards, 1978; Smethurst & Carpenter, 1998). Assim, podemos observar algumas relações que vão de encontro com esse padrão de distribuição, como por exemplo as espécies da América Central sendo recuperadas como irmãs pela análise de parcimônia com morfologia e comportamento (Figura 6). *Metapolybia bromelica*, por sua vez, nessa mesma análise, foi resgatada como irmã do clado (*M. azteca* + *M. mesoamerica*), indicando uma separação distinta entre as distribuições, partindo de um padrão amazônico das espécies mais basais e divergindo em um padrão de Mata Atlântica e América Central. Já nas demais análises esse padrão não é observado, com espécies amazônicas recuperadas tanto na base da árvore como também mais derivadas (Figura 6B e 6C).

4.1.2.2 Clado B (Figuras 7 e 8)

Clado composto por 13 espécies (Figura 7), grupo irmão do clado (*M. nigra* + (*M. suffusa* + (*M. bromelicola* + (*M. azteca* + *M. mesoamerica*)))), é sustentado por um caráter sinapomórfico, 40 (1): espiráculos fortemente proeminentes; e dois homoplásticos, 35 (1): cerdas esparsas no propódeo; e 39 (1): expansão do T1 fortemente convexa em vista lateral (Figura 7). Segundo a hipótese recuperada pela análise apenas com dados morfológicos e comportamentais, a primeira espécie a divergir teria sido *Metapolybia silvicola*. Em seguida teria ocorrido a divergência do clado (*M. servilis* + (*M. docilis* + *M. miltoni*)), sustentado pelo caráter homoplástico 34 (0): estrias no propódeo fracas ou ausente e o sinapomórfico exclusivo 43 (2): T2 fortemente convexo em perfil. O próximo grupo a divergir teria sido o clado (*M. araujoi* + (*M. rufata* + *M. encantata*)), sustentado pela homoplasia 19 (1): cor base: marrom claro ao avermelhado. Por fim o clado mais derivado, (*M. unilineata* + (*M. acincta* +

(*M. decorata*, *M. fraudator* + (*M. aztecoides* + *M. cingulata*))) é sustentado por dois caracteres, 25 (2): húmeros distintamente projetados; e 33 (1): sulco mediano do propódeo não demarcado ou raso.

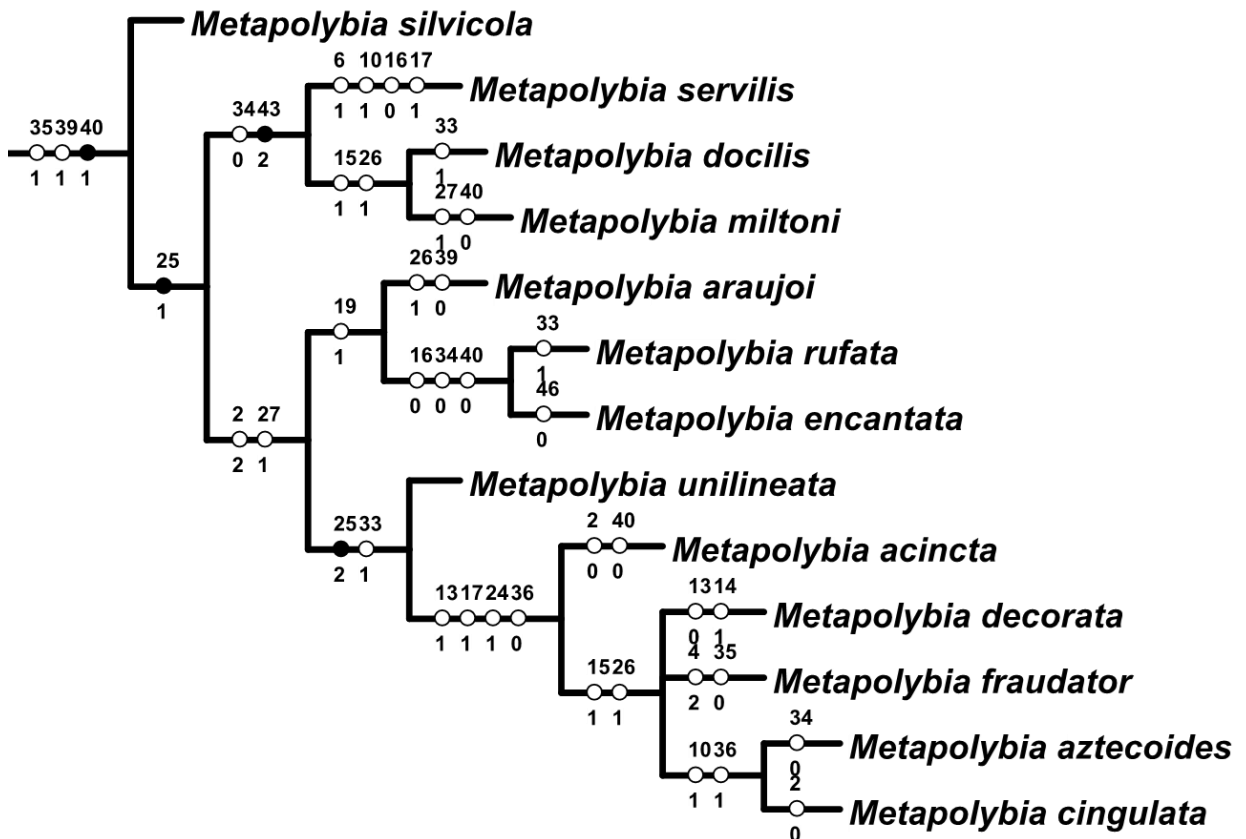


Figura 7 – Hipótese filogenética para o Clado B, recuperada pela análise de parcimônia utilizando apenas dados morfológicos e comportamentais (Os círculos fechados representam as sinapomorfias enquanto os vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem-se ao caráter e os abaixo o estado do mesmo). (Fonte: Autor).

Para a topologia desse grupo, o caráter 25, relacionado à projeção dos húmeros em frente a tégula, parece ter grande importância (Apêndice D, Figuras 5, 6, 19 e 20). Essa característica é principalmente reconhecida nas espécies que apresentam os húmeros distintamente projetados (estado 2, Apêndice D, Figuras 19 e 20), porém está presente em menor grau em outras espécies (estado 1, Apêndice D, Figura 5). Além disso, Araujo (1945) e Richards (1978) já utilizaram esse caráter para a identificação das espécies, destacando ainda mais a sua importância.

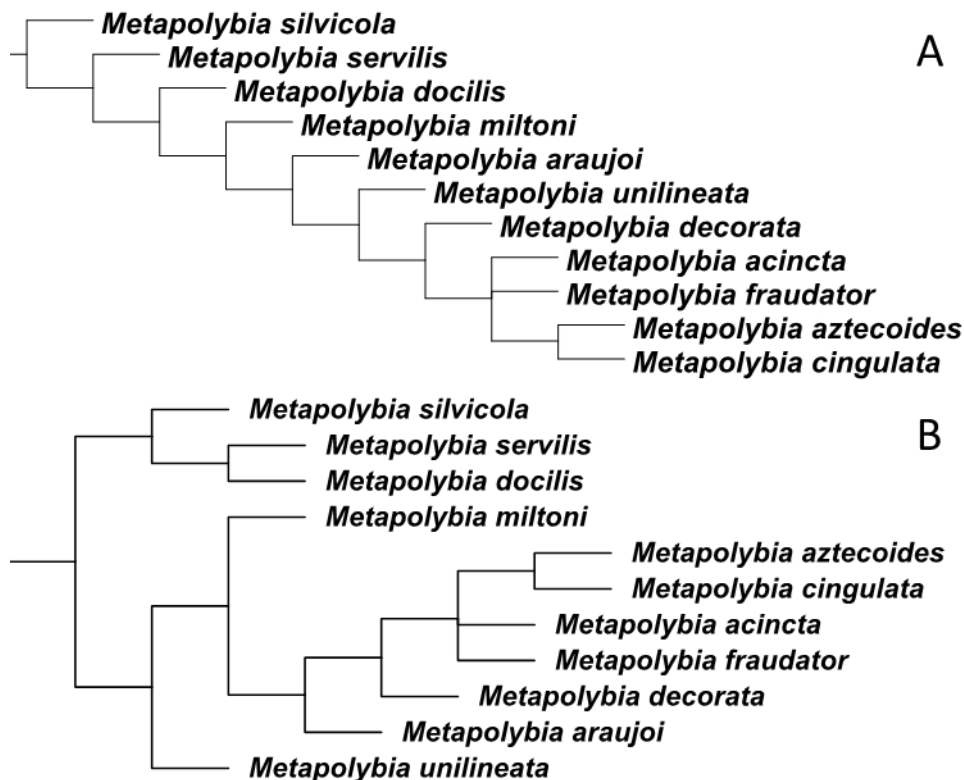


Figura 8 – Hipóteses filogenéticas para o Clado B recuperados através das análises com dados combinados: A - Análise de parcimônia; B - Análise de inferência Bayesiana. (Fonte: Autor).

Para o Clado B, pode-se também observar a topologia da árvore resultante do ponto de vista da distribuição geográfica. Assim como no clado A, a maioria das espécies é predominantemente da Amazônia. No clado ((*Metapolybia servilis* + (*M. docilis* + *M. miltoni*)) é possível observar a presença de uma espécie com registros na América Central e no Paraguai, *M. servilis*, outra espécie que ocorre em toda região Neotropical, *M. docilis* e a última, *M. miltoni* exclusiva da região amazônica (Richards, 1978; Cooper, 1999; Andena & Carpenter, 2012). O clado seguinte, composto por ((*Metapolybia araujoi* + (*M. rufata* + *M. encantata*)) é formado por apenas espécies exclusivas da região amazônica, sendo *M. araujoi* com registro para o Pará, mais a leste, *M. rufata* presente na região do estado do Amazonas, e *M. encantata* ocorrente na Colômbia, mais a oeste (Richards, 1978; Cooper, 1999; Somavilla & Andena, 2018). Por fim, no clado mais derivado, foi recuperado espécies predominantemente amazônicas, com exceção de *Metapolybia cingulata* que ocorre em toda região

Neotropical e *M. aztecoides* que se estende até a região da América Central (Richards, 1978).

Além do posicionamento divergente de (*Metapolybia encantata* + *M. rufata*) já comentado anteriormente, outras discrepâncias foram observadas entre as análises. Na análise de parcimônia com dados combinados (Figura 8A), o clado teve pouca resolução internamente, sendo que as espécies *M. servilis*, *M. docilis* e *M. miltoni* não mais formam um grupo monofilético e *M. decorata* é irmã do clado (*M. acincta* + *M. fraudator* + (*M. aztecoides* + *M. cingulata*)), esse sustentado pelo caráter 13 (1): base da gena mais estreita que região mediana. Já a árvore recuperada pela análise de inferência Bayesiana apresentou mais divergências (Figura 8B). Nesse caso, o clado (*Metapolybia silvícola* + (*M. servilis* + *M. docilis*)) teria sido o primeiro a divergir, seguido de *M. unilineata*, *M. miltoni* e *M. araujoi*. Por último, o clado mais derivado foi recuperado similarmente a análise de parcimônia com dados combinados.

Os valores de suporte recuperados para os grupos externos e para o gênero *Metapolybia* foram, em sua maioria, altos e significativos (Apêndice C, Figuras 1 e 2). Quanto aos relacionamentos entre os clados e espécies do grupo interno, foram recuperados baixos valores de suporte, com exceção de algumas relações específicas entre espécies irmãs, como nos clados (*Metapolybia rufata* + *M. encantata*), (*M. cingulata* + *M. aztecoides*) (Apêndice C, Figura 1 e 2), que foram recuperados como clados monofiléticos em todas as análises. Por outro lado, a probabilidade posterior obtida através da análise de inferência Bayesiana foi alta para todos os ramos (Apêndice C, Figura 3).

4.2 Chave de Identificação

A chave de identificação atualizada para as espécies do gênero *Metapolybia* é apresentada a seguir. Ela foi produzida com base na chave de identificação proposta por Richards (1978), juntamente com a adição das sete espécies descritas desde então: *Metapolybia mesoamerica* Smethurst & Carpenter, *M. encantata* Cooper, *M. silvícola* Cooper, *M. servilis* Cooper, *M. miltoni* Andena & Carpenter, *M. araujoi* Somavilla & Andena e *M. fraudator* Carpenter & Andena. Essas foram adicionadas em

dicotomias com as espécies que compartilham diversas características morfológicas em comum, utilizando também, pontuações feitas pelos autores que as descreveram (Smethrust & Carpenter, 1998; Cooper, 1999; Andena & Carpenter, 2012; Somavilla & Andena, 2018; Andena *et al.*, 2019).

Chave de Identificação para as espécies do gênero *Metapolybia* Ducke

(Figuras 1 a 24 – Apêndice D)

- 1 Propódeo com numerosas e longas cerdas eretas (Figura 1); gena não se estreitando em direção ao côndilo mandibular.....**2**
- 1' Propódeo com esparsas, curtas ou moderadamente longas cerdas eretas (Figura 2); gena estreitando-se distintamente em direção ao côndilo mandibular.....**7**
- 2(1) Pontuações na cabeça, mesosoma e propódeo mais fortes e numerosas (Figura 3). Cerdas eretas no propódeo mais curtas. Preta, proeminência pronotal amarela e propódeo com no máximo pequenos pontos amarelos.....***M. bromelicola* Araujo**
- 2' Pontuações na gena e metasoma mais fracas e menos numerosas. Cerdas eretas no propódeo mais longas. Marcas amarelas mais distintas (exceto em *M. nigra*), pontos amarelos no propódeo maiores**3**
- 3(2') Inteiramente preta, apenas o T1 com uma faixa amarela fraca. Gena inteiramente escura; Proeminência pronotal preta, arredondada; Concavidade propodeal larga, funda, com fortes estrias se estendendo lateralmente.....***M. nigra* Richards**

- 3' Espécies amarronzadas a pretas, fortemente marcadas em amarelo; Gena com ponto amarelo; Proeminência anterolateral do pronoto elevada, amarela ou com pelo menos um ponto amarelo; Concavidade propodeal rasa, fracamente estriada.....4
- 4(3') Expansão do T1 pouco ou moderadamente convexa após espiráculos (Figura 7).....5
- 4' Expansão do T1 fortemente convexa após espiráculo (Figura 8).....6
- 5(4) Espécie marrom avermelhada ou marrom escuro; humero arredondado, quase não projetando (Figura 6); proeminência anterolateral do pronoto elevada, moderadamente aguda, amarelada (Figura 10); clipeo pouco mais largo que longo (Figura 3); pontuações no mesepisterno abundantes, rasas; propódeo com fracas estrias lateralmente; Expansão do T1 moderadamente convexa.....***M. mesoamerica* Smethurst and Carpenter**
- 5' Pernas e abdômen avermelhados ou alaranjados; humero pouco ou não se projetando em frente a tégula (Figura 6); proeminência menos elevada, subaguda e amarelada (Figura 11); pontuações fracas, evanescentes; clipeo distintamente mais largo que longo (Figura 4); propódeo sem estrias laterais (Figura 13); Expansão do T1 quase reta em vista lateral, muito pouco convexa (Figura 7).....***M. suffusa* (Fox)**
- 6(4') Espécie marrom escura; pronoto, mesoscuto, escutelo, tégula e metanoto laranja avermelhado (Figura 5); Húmero pouco projetado em frente a tégula (Figura 5); Gena não estreitando-se em direção ao vértice. Fronte e vértice com pontuações rasas, moderadamente abundante.....***M. encantata* Cooper**
- 6' Espécie com coração amarelada menos extensa; Pernas e abdomen marrom escuro ou pretas; Húmero sem traços de projeção; Gena distintamente se estreitando acima do sinus ocular (Figura 18); Pontuações mais grossas e fundas (Figura 9).....***M. azteca* Araujo**

- 7(1') Húmero não ou fracamente projetado em frente a tégula (Figura 5 e 6). Proeminência anterolateral do pronoto menos elevada, inteiramente ou quase inteiramente clara; concavidade propodeal se estendendo anteriormente.....**8**
- 7' Húmero distintamente projetado em frente a tégula (Figura 19 e 20). Proeminência anterolateral do pronoto geralmente mais elevada e preta (Figura 12); concavidade propodeal apenas nos 2/3 posteriores ou fracamente desenvolvida anteriormente.....**13**
- 8(7) Concavidade propodeal moderada ou muito larga; estrias distintas, se estendendo lateralmente (Figuras 14 e 15).....**9**
- 8' Concavidade propodeal rasa, quase reta; estrias fracas ou ausentes (Figura 13).....**11**
- 9(8) Espécies pretas ou avermelhadas; Concavidade propodeal fortemente estriada (Figura 16); sulco mediano bem demarcado, fundo. Tergo II pouco convexo em vista lateral**10**
- 9' Espécie preta a marrom escuro. Concavidade propodeal com estrias menos distintas; sulco mediano raso (Figura 14). Carena pretegar elevada, aguda. Tergo II fortemente convexo.....***M. docilis* Richards**
- 10(9) Espécie preta, com marcas claras mais distintas. Concavidade propodeal com estrias oblíquas, mais rugosas (Figura 16); cerdas eretas ligeiramente mais longas e densas. Pretegar carena pouco elevada.....***M. silvicola* Cooper**
- 10' Espécie marrom avermelhada, com manchas pálidas mais escuras, menos distintas. Concavidade propodeal com estrias distintas, sem aspecto rugoso, e poucas cerdas eretas; Carena pretegar elevada, aguda.....***M. araujo* Somavilla & Andena**

11(8') Proeminência anterior do pronoto mais elevada, aguda. Espécie preta, com extensivas marcas amarelas na órbita interna, margem do clípeo, carena anterior pronotal, margem posterior do pronoto, metade anterior do escutelo, dos pontos pequenos no propódeo, e faixas nos tergos I-V e esternos II-V.....***M. miltoni* Andena & Carpenter**

11' Espécies pretas ou marrom avermelhadas. Proeminência anterior do pronoto menos elevada, subaguda ou arredondada (Figuras 10 e 11).....**12**

12(11') Espécie marrom avermelhada com muitas manchas amarelas, especialmente na cabeça. Pontuações fracas, espiráculos muito pouco projetados no tergo I (Figura 17), menos que qualquer outra espécie do gênero.....***M. rufata* Richards**

12' Espécie preta com pubescência prata, mais densa na região da gena; marcas amarelas na base da gena, dois pontos no metanoto, as vezes se entendendo a região mediana, e dois pontos laterais no propódeo (Figura 13); proeminência anterior do pronoto amarelada, moderadamente elevada e arredondada; Tergo III e IV com faixas amarelas no ápice.....***M. servilis* Cooper**

13(7') Húmero fortemente projetado em frente a tégula, angulado (Figura 19); concavidade propodeal distinta, porém rasa e com fracas estrias (Figura 15); Proeminência do pronoto elevada, subaguda, preta; manchas claras geralmente reduzidas.....***M. unilineata* V. Ihering**

13' Húmero com projeção em frente a tégula mais suave, arredondado (Figura 20).....**14**

14(13') Espécie inteiramente preta, raramente com manchas amarelas. Mesepisterno fracamente pontuado. Proeminência anterior do pronoto elevada, fortemente aguda, lamelada (Figura 12). Projeção do húmero obtusa. Propódeo com concavidade fracamente desenvolvida, quase plano, com estrias ausentes ou fracas.....***M. aztecoides* Richards**

14' Espécies pretas com manchas amarelas sempre presentes; Proeminência anterior do pronoto menos elevada, subaguda ou arredondada; Propódeo com concavidade distinta, com estrias mais evidentes; Projeção do húmero arredondada.....**15**

15(14') Espécie com fortes e densas pontuações na região da gena (Figura 21), mesepisterno (Figura 22) e mesoscuto; Propódeo com estrias fortes, densamente pontuado, com cerdas mais longas e densas. Expansão do T1 mais convexa em vista lateral.....***M. decorata* Gribodo**

15' Espécies com pontuações mais rasas e esparsas (Figuras 23 e 24). Propódeo com estrias mais fracas; cerdas mais curtas e esparsas. Expansão do T1 menos convexa em vista lateral.....**16**

16(15') Tergo II com faixa amarela no ápice e fracamente pontuado. Cabeça pouco emarginada posteriormente.....***M. cingulata* (Fabricius)**

16' Tergo II sem ou com uma faixa evanescente amarela no ápice, região posterior distintamente pontuada; cabeça fortemente emarginada posteriormente.....**17**

17(16') Cerdas no clipeo não se estendendo até o ápice, formando uma área brilhante; Proeminência anterolateral elevada, aguda; Carena pretegular fortemente elevada; Concavidade propodeal funda, fortemente estriada lateralmente; cerdas eretas esparsas.....***M. acincta* Richards**

17' Cerdas no clipeo se estendendo até o ápice, não formando região brilhante; Proeminência anterolateral do pronoto pouco elevada, aguda; Carena pretegular não muito elevada; concavidade propodeal rasa com cerdas moderadamente longas, concentradas nos 2/3 posteriores.....***M. fraudator* Carpenter & Andena**

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho apresenta a primeira hipótese filogenética para o gênero *Metapolybia* que, assim como em estudos prévios para a família Vespidae (Pickett & Carpenter, 2010) e para a tribo Epiponini (Noll *et al.*, 2020), foi recuperado como um grupo monofilético. As relações entre os gêneros também seguiram, no geral, o observado nesses e outros trabalhos (Piekarski, 2018) com exceção de algumas divergências causadas pela baixa amostragem de gêneros muito especiosos como *Polybia*, por exemplo.

O padrão de distribuição geográfico das espécies também foi de encontro com a topologia das árvores, já que espécies proximalmente relacionadas também possuem sobreposição ou proximidade de ocorrência. O posicionamento de algumas espécies chama a atenção, como *Metapolybia azteca* e *M. mesoamerica* sendo recuperada como irmãs em uma das análises, já que ambas são as únicas espécies exclusivas da América Central (Araujo, 1945; Richards, 1978; Smethurst & Carpenter, 1998). De forma oposta, *Metapolybia bromelicola*, registrada apenas na região sudeste do Brasil, foi recuperada para o mesmo clado de espécies amazônicas (Richards, 1978).

Além disso, esta também é, para o gênero, a primeira hipótese filogenética utilizando dados morfológicos, comportamentais e moleculares, porém a falta de dados moleculares para algumas espécies de *Metapolybia* pode ter influenciado nos resultados das análises com dados combinados que apresentaram baixo nível de resolução entre o relacionamento de algumas espécies, principalmente na análise de parcimônia. Esse resultado pode ter sido altamente influenciado pelo número de caracteres moleculares faltantes para 12 espécies do gênero estudado.

Por fim, foi elaborada uma nova chave de identificação para as espécies do gênero *Metapolybia*, com base na chave apresentada por Richards (1978) e nas espécies descritas até o presente momento.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, A.; Deans, A.; Engel, M.; Forshage, M.; Huber, J.; Jennings, J.; Johnson, N.; Lelej, A.; Longino, J.; Lohrmann, V.; Mikó, I.; Ohl, M.; Rasmussen, C.; Taeger, A. & Yu, D. Order Hymenoptera. In: Zhang, Z.-Q. (ed.), *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). **Zootaxa**, 3703(1), 51–62, 2013.
- Andena, S. R. & Carpenter, J. M. A new species of *Metapolybia* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). **Entomologica Americana**, 117 (3/4), 117-120, 2012.
- Andena, S. R.; Mateus, S.; Nascimento, F. S. & Carpenter, J. M. Description of a new species of *Metapolybia*, a Neotropical genus of social wasps, from the Amazon Forest. **Sociobiology**, 66(2), 377-380, 2019.
- Araujo, R. L. Contribuição para o conhecimento do gênero *Metapolybia* Ducke, 1905 (Hym., Vespidae). **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, 16, 65–82, 1945.
- Baio, M. V., Noll, F. B., & Zucchi, R. Shape differences rather than size differences between castes in the Neotropical swarm-founding wasp *Metapolybia docilis* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). **BMC Evolutionary Biology**, 3(1), 1-9, 2003.
- Bank, S., Sann, M., Mayer, C., Meusemann, K., Donath, A., Podsiadlowski, L., Kozlov, A., Petersen, M., Krogmann, L., Meier, R., Rosa, P., Schmitt, T., Wurdack, M., Liu, S., Zhou, X., Misof, B., Peters, R.S., Niehuis, O. Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 116, 213-226, 2017.
- Barbosa, B. C.; Detoni, M.; Maciel, T. T. & Prezoto, F. Studies of social wasp diversity in Brazil: Over 30 years of research, advancements and priorities. **Sociobiology**, 63(3), 858-880, 2016.

- Bequaert, J. A new *Charterginus* from Costa Rica, with notes on *Charterginus*, *Pseudochartergus*, *Pseudopolybia*, *Epipona*, and *Tatua* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista de Entomologia (Rio de Janeiro)**, 9, 99-117, 1938.
- Bequaert, J. **New and imperfectly known neotropical Polybiinae (Hymenoptera, Vespidae)**. **Journal of the New York Entomological Society**, 50, 295-308, 1942.
- Bequaert, J. The social Vespidae of the Guianas, particularly of British Guiana. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, Cambridge, 94, 249-300, 1944.
- Branstetter, M. G., Danforth, B. N., Pitts, J. P., Faircloth, B. C., Ward, P. S., Buffington, M. L., Gates, M. W., Kula, R. R. & Brady, S. G. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology**, 27(7), 1019-1025, 2017
- Carpenter, J. M. & Day, M. C. 1988. 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. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In: Ross, K. G. & Mathews, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Cornell University Press, 677 pp, 1991.
- Carpenter, J. M. 1993. **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 University Press, New Haven, 648p, 1993.
- Carpenter, J. M.; Wenzel, J. W. & Kojima, J. Synonymy of the Genus *Occipitalia* Richards, 1978, with *Clypearia* de Saussure, 1854 (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). **Journal of Hymenoptera Research**, 5, 157-165, 1996.

- Carpenter, J. M. Synonymy of the Genus *Marimbonda* Richards, 1978, with *Leipomeles* Möbius, 1856 (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae), and a New Key to the Genera of Paper Wasps of the New World. **American Museum Novitates**, 3465, 1-16, 2004.
- Chavarría, L., & Noll, F. B. Age Polyethism in the Swarm-founding Wasp *Metapolybia miltoni* (Andena & Carpenter) (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). **Sociobiology**, 60(2), 214-216, 2013.
- Cooper, M. New species of *Metapolybia* Ducke (Hym., Vespidae, Polistinae). **Entomologist's Monthly Magazine**, 135, 107-110, 1999.
- Ducke, A. Nouvelles contributions 'a la connaissance des vespides sociales de l'Amerique du Sud. **Revue d'Entomologie**, Caen, 24, 5-24, 1905.
- Ducke, A. Revision des guepes sociales polygames d'Amerique. **Annales Musei Nationalis Hungarici**, 8, 449-544, 1910.
- Edgar, R. C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Research**, 32, 1792-1797, 2004.
- Fabricius, J. C. **Systema Piezatorum**. Brunsvigae, 439 pp, 1804.
- Fox, W. J. Contribution to a knowledge of the Hymen, of Brazil, N° 5- Vespidae. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 3, p. 445-460, 1898.
- Goloboff, P. A. Estimating Character Weights During Tree Search. **Cladistics**, 9, 83-91, 1993.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. S.; Källersjö; Oxelman, B.; Ramírez, M. J. & Szumik, C. A. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics**, 19, 324- 332, 2003.
- Goloboff, P. A. & Catalano, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, 32, 221-238, 2016.
- Goloboff, P. A.; Carpenter, J. M.; Arias, J. S. & Esquivel, D. R. M. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics**, 24, 758-773, 2008.

- Goulet, H. & Huber, J. T. **Hymenoptera of the world: An identification guide to families**. Research Branch Agriculture, Canada, 680 pp, 1993.
- Hines, H. M., Hunt, J. H., O`connor, T. K., Gillespie, J. J. & Cameron, S. A. Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104, 3295-3299, 2007.
- Karsai, I., & Wenzel, J. W. Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps. **Journal of Insect Behavior**, 13(1), 111-140, 200.
- Melo, G., Aguiar, A. & Garcete-Barrett, B. Hymenoptera. In: Rafael, J. A.; Melo, G. A. R., Carvalho, C. J. B.; Casari, S. A. & Constantino, R. (ed.), **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto: Holos, Editora. pp. 553-612, 2018.
- Noll, F. B.; Silva, M.; Soleman, R. A.; Lopes, R. B.; Grandinete, Y. C.; Almeida, E. A. B.; Wenzel, J. W. & Carpenter, J. M. Marimbondos: systematics, biogeography, and evolution of social behaviour of neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Cladistics**, 0, 1-19, 2020.
- Sudhir Kumar, Koichiro Tamura, and Masatoshi Nei. **MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis, version 1.01**. The Pennsylvania State University, 135 pp, 1993.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. **Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)**, New Orleans, pp. 1-8, 2010.
- Nixon, K. C. **WinClada ver. 1.0**. Published by the author, Ithaca, NY, USA, 1999-2004.
- Noll, F. B.; Wenzel, J. W. & Zucchi, R. Evolution of Caste in Neotropical Swarm-Founding Wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **American Museum Novitates**, 3467,1-24, 2004.
- Peters, R.; Krogmann, L.; Mayer, C.; Donath, A.; Gunkel, S.; Meusemann, K.; Kozlov, A.; Podsiadlowski, L.; Petersen, M.; Lanfear, R.; Diez, P.; Heraty, J.; Kjer, K.; Klopstein, S.; Meier, R.; Polidori, C.; Schmitt, T.; Liu, S.; Zhou, X.; Wappler, T.; Rust, J.; Misof, B. & Niehuis, O. Evolutionary History of the Hymenoptera. **Current Biology**, 27, 1013-1018, 2017.

- Pickett, K. M. & Carpenter, J. M. Simultaneous analysis and the origin of Eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, 68, 3-33, 2010.
- Piekarski, P. K.; Carpenter, J. M.; Lemmon, A. R.; Lemmon, E. M. & Sharanowski, B. J. Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution on Wasps (Vespidae). **Molecular Biology and Evolution**, 35 (9), 2097-2109, 2018
- Raw, A. *Asteloeca*. A new neotropical wasp genus (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 29(2), 185-188, 1985.
- Richards, O. W. & Richards, M. J. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, 102, 1-170, 1951.
- Richards, O. W. The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. **British Museum (Natural History)**, 785, 1-580, 1978.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard, and J.P. Huelsenbeck. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. **Systematic Biology**, 61, 539-542, 2012.
- Sarmiento, C. E. & Carpenter, J. M. Familia Vespidae. In: Fernández, F. & Sharkey, M.J. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Serie Entomología Colombiana, Sociedad Colombiana de Entomología, Bogotá D.C., Colombia, 896 pp, 2006.
- de Saussure, H. F. **Études sur la famille des Vespides. 2. Monographie des guepes sociales, ou de la tribu des Vespiens**. Paris: Masson, and Geneva: J. Cherbuliez, 636 pp, 1853-1858.
- Schulz, W. A. Aelteste und alte Hymenopteren skandinavischer Autoren. **Berliner Entomologische Zeitschrift**, 57, 52-102, 1912.
- Sharkey, M. J. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. **Zootaxa**, 1668: 521:548, 2007.

Smethrust, M. E. & Carpenter, J. M. A new species of *Metapolybia* Ducke from Central America (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). **Journal of the New York Entomological Society**, 105, 180–185, 1998.

Somavilla, A. & Andena, S. R. *Metapolybia araujo*, a new species of swarming social wasp from the Brazilian Amazon rainforest (Vespidae: Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 62, 83-86, 2018.

Vaidya, G.; Lohman, D. J. & Meier, R. 2011. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. **Cladistics** 27, 171-180, 2011.

Wenzel, J. W. 1998. A Generic Key to the Nests of Hornets, Yellowjackets, and Paper Wasps Worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). **American Museum Novitates**, 3224, 1-39, 1998.

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.

West-Eberhard, M. J. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 832-856, 1978.

West-Eberhard, M. J.; Carpenter, J. M.; & Hanson, P. E. Família Vespidae. In: Hanson, P. E. & Gauld, I. D. 2006. **Hymenoptera del Neotrópico**. Memoirs of the American Entomological Institute, 77: 617-644, 2006.

APÊNDICE A – Lista de caracteres

Cabeça

1. Forma do ápice do clipeo: pontudo = 0; arredondado = 1; emarginado = 2; truncado = 3. Não aditivo.

Comentários: os clipeos pontudos tem o seu ápice terminando em um ângulo agudo; O emarginado apresenta uma reentrância; E o truncado possui o ápice interrompido, quadrado.

2. Dimensão do clipeo: tão largo quanto longo = 0; mais longo do que largo = 1; mais largo do que longo = 2. Não aditivo.
3. Cerdas eretas no clipeo: distribuídas por todo o clipeo = 0; apenas no ápice = 1.

Comentários: Essas cerdas são caracterizadas por serem mais longas e mais grossas do que a pubescência que cobre o clipeo. Alguns grupos a possuem apenas no ápice do clipeo, enquanto outras em toda sua extensão.

4. Pubescência do clipeo: ausente = 0; apenas dorsalmente, formando uma área brilhante no ápice = 1; presente em todo o clipeo = 2. Não aditivo.

Comentários: Diferente do caráter 3, essa pubescência é curta e fina, também chamada de tomentum. Algumas espécies apresentam em toda a extensão do clipeo, enquanto algumas tem seu ápice liso, com aspecto brilhante.

5. Lobos laterais do clipeo: quadrados = 0; reduzidos ou arredondados = 1.
6. Contato do clipeo com olhos compostos: tocando igual ou mais do que a largura da inserção da antena = 0; não tocando ou tocando menos que inserção da antena = 1.
7. Contato dos lobos laterais do clipeo com olhos compostos: não se tocando = 0; tocando = 1.
8. Forma da base da mandíbula: reta = 0; curvada = 1.
9. Espaço malar: largo = 0; estreito = 1.

10. Proeminência internantenal: sulco mediano distinto = 0; sulco mediano não marcado ou raso = 1.
11. Largura da gena no sinus ocular: igual a largura do olho = 0; mais estreito que o olho = 1; mais largo que o olho = 2. Não aditivo.
12. Gena próximo ao côndilo mandibular: estreitando gradualmente = 0; estreitando abruptamente = 1.

Comentários: enquanto a maioria das espécies apresenta um estreitamento da gena próximo ao côndilo mandibular, algumas apresentam um degrau no início desse estreitamento, esse ocorrendo de forma abrupta.

13. Largura da base da gena: Igual a região mediana = 0; mais estreita que região mediana = 1.
14. Cerdas eretas na fronte e vértice: presente = 0; ausente = 1.
15. Região posterior da cabeça: não ou pouco emarginada = 0; distintamente emarginada = 1.

*Comentários: caráter variável em algumas espécies, principalmente do gênero *Metapolybia*, sendo que algumas apresentam uma forte reentrância na região posterior da cabeça, apresentando uma forma em C.*

16. Forma do vértice: arredondado, não escavado = 0; projetado = 1; escavado = 2. Não aditivo.

*Comentários: a maioria das espécies de *Metapolybia* apresenta uma depressão na região posterior dorsal da cabeça, diferente de outros gêneros que apresentam essa região arredondada, sem depressão alguma.*

17. Posição dos ocelos laterais: mais anterior, no limite da fronte = 0; Área plana no vértice = 1.
18. Carena occipital: presente = 0; ausente = 1.

Mesosoma

19. Cor basal do mesossoma: marrom claro ao avermelhado = 0; amarelo = 1; Preto a marrom escuro = 2. Não aditivo.

Comentários: cor basal do metassoma inteiro, podendo ou não apresentar manchas amarelas, pálidas ou escuras.

20. Coxa anterior: projetada lateralmente = 0; arredondada lateralmente = 1.

21. Fóvea pronotal: presente = 0; ausente = 1.

22. Carena pronotal: presente = 0; ausente = 1.

23. Proeminência anterior no pronoto: não elevada = 0; elevada = 1.

24. Proeminência anterior no pronoto, forma: arredondada ou subaguda = 0; aguda = 1.

Comentários: na região anterior do pronoto de alguns grupos, existe uma proeminência elevada em formato de quilha que pode ter sua região dorsal mais fina, semelhante a uma carena, ou mais arredondada.

25. Húmeros: Não projetados = 0; pouco projetado = 1; distintamente projetados = 2. Não aditivo.

26. Carena pré-tegular: arredondada = 0; aguda = 1.

Comentários: carena presente em frente a tégula, formando uma pequena elevação com uma região um pouco deprimida posterior a ela. Algumas espécies apresentam essa elevação com região dorsal mais arredondada, menos visível, enquanto outras mais agudas ou finas, distintamente observadas.

27. Região dorsal da carena pré-tegular: reta ou suavemente curvada = 0; abruptamente curvada = 1.

Comentários: algumas espécies em vista lateral, apresentam uma curvatura abrupta na metade dorsal da carena pré-tegular, enquanto outras possuem uma curva suave e constante.

28. Sulco dorsal do mesepisterno: presente = 0; ausente = 1.

29. Mesoscuto, lamela adjacente a tégula: longa = 0; curta = 1.
30. Escutelo: arredondado = 0; comprimido anteriormente, concavo posteriormente = 1.
31. Metanoto: arredondado = 0; comprimido = 1; comprimido centralmente, com tubérculos lateralmente = 2. Não aditivo.
32. Propódeo: fracamente concavo = 0; apenas porção basal concava = 1; fortemente concavo = 2. Não aditivo.
- Comentários: a região posterior do propódeo pode apresentar em algumas espécies uma concavidade que pode ser rasa ou profunda. Nas espécies dos gêneros Synoeca e Epipona, foi observada uma concavidade distinta limitada ao 1/3 posterior do propódeo e, por isso, foi considerado como um estado diferente.*
33. Sulco mediano do propódeo: fundo, bem demarcado = 0; não marcado, reto ou raso = 1.
34. Estrias no propódeo: fraca ou ausente = 0; forte = 1.
35. Cerdas eretas no propódeo: densas, numerosas = 0; esparsas = 1.
36. Cerdas eretas no propódeo: comprimento: longas = 0; curtas = 1.

Metassoma

37. Tergo 1: subséssil = 0; peciolado = 1.
38. Expansão do T1: formato: gradual = 0; atenuada no ápice = 1.
39. Expansão do T1: convexidade em vista lateral: reto ou fracamente convexo = 0; fortemente convexo = 1.
40. Proeminência dos espiráculos do T1: fraca = 0; forte = 1.
41. Espiráculos do T1: formato = arredondado ou não proeminente = 0; pontuda = 1.

Comentários: essa característica é bem distinta e presente nas espécies do gênero Metapolybia. Todas as espécies desse gênero apresentam uma expansão aguda na região dos espiráculos presentes na lateral do primeiro terço metassomal. Espécies de outros gêneros também apresentam essa expansão, porém sempre arredondada.

42. Expansão do T2: gradual = 0; abrupta = 1.

43. Convexidade do T2, vista lateral: fraca = 0; quase reto = 1; forte = 2. Não aditivo.

Comportamento

44. Fundação: uma ou poucas rainhas = 0; enxame de rainhas e operárias = 1.

45. Base do favo: peciolo = 0; sésil = 1.

46. Envelope: ausente ou em formato de garrafa = 0; formato de domo = 1.

47. Reforço do domo: por blocos = 0; por secreção = 1; imbricado = 2. Não aditivo.

48. Construção da entrada: formada pela abertura restante da construção = 0; formada como uma estrutura independente = 1.

49. Material da construção dos ninhos: fibras longas = 0; pedaços pequenos = 1.

50. Envelope do favo primário: apoiado por pedicelo = 0; sésil, limitado ao substrato = 1; sésil, crescendo além do substrato = 2. Não aditivo.

51. Pedicelo do ninho: glandular = 0; fibroso = 1; ausente = 2. Não aditivo.

APENDICÊ B – Matriz de Caracteres

Tabela 1 – Matriz de caracteres morfológicos e comportamentais utilizada nas análises filogenéticas. (Fonte: Autor).

Terminal	Caracteres																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2
<i>Polistes simillimus</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mischocyttarus</i> sp.	1	0	-	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Pseudopolybia compressa</i>	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0
<i>Protopolybia sedula</i>	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1
<i>Polybia jurinei</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>Polybia bistriata</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Epipona tatua</i>	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>Synoeca virginea</i>	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Synoeca cyanea</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1
<i>Clypearia duckei</i>	3	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	0	1
<i>Clypearia weyrauchi</i>	3	1	1	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	2	1	0	1
<i>Asteloeca lutea</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Asteloeca traili</i>	1	0	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia azteca</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia bromelicola</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia silvicola</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia suffusa</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0
<i>Metapolybia rufata</i>	0	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Metapolybia servilis</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia docilis</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia miltoni</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia aztecoides</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia decorata</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia acincta</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia cingulata</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia unilineata</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia encantata</i>	0	?	1	1	1	?	1	0	1	?	0	1	0	1	0	0	?	1	0	0	0	0
<i>Metapolybia mesoamerica</i>	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia nigra</i>	0	?	1	1	1	?	1	0	1	?	0	1	0	1	?	?	?	1	2	0	0	0
<i>Metapolybia araujoii</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Metapolybia fraudator</i>	0	2	1	2	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	0

Tabela 1 – Matriz de caracteres morfológicos e comportamentais utilizada nas análises filogenéticas. (Fonte: Autor). Continuação.

Terminal	Caracteres														
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>Polistes simillimus</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mischocyttarus sp.</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudopolybia compressa</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Protopolybia sedula</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polybia jurinei</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Polybia bistrata</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>Epipona tatus</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Synoeca virginea</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
<i>Synoeca cyanea</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
<i>Clypearia ducckei</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0
<i>Clypearia weyrauchi</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0
<i>Asteloeca lutea</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Asteloeca traili</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Metapolybia azteca</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0
<i>Metapolybia bromelicola</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0
<i>Metapolybia silvicola</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1
<i>Metapolybia suffusa</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0
<i>Metapolybia rufata</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1
<i>Metapolybia servilis</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1
<i>Metapolybia docilis</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	1
<i>Metapolybia miltoni</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1
<i>Metapolybia aztecoides</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	0	1	0	1
<i>Metapolybia decorata</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Metapolybia acincta</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Metapolybia cingulata</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Metapolybia unilineata</i>	1	1	1	0	2	0	1	1	1	1	2	0	1	1	1
<i>Metapolybia encantata</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1
<i>Metapolybia mesoamerica</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0
<i>Metapolybia nigra</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0	?	1	0
<i>Metapolybia araujoi</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	1
<i>Metapolybia fraudator</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	0	1	1	0

APÊNDICE C – Árvores Filogenéticas

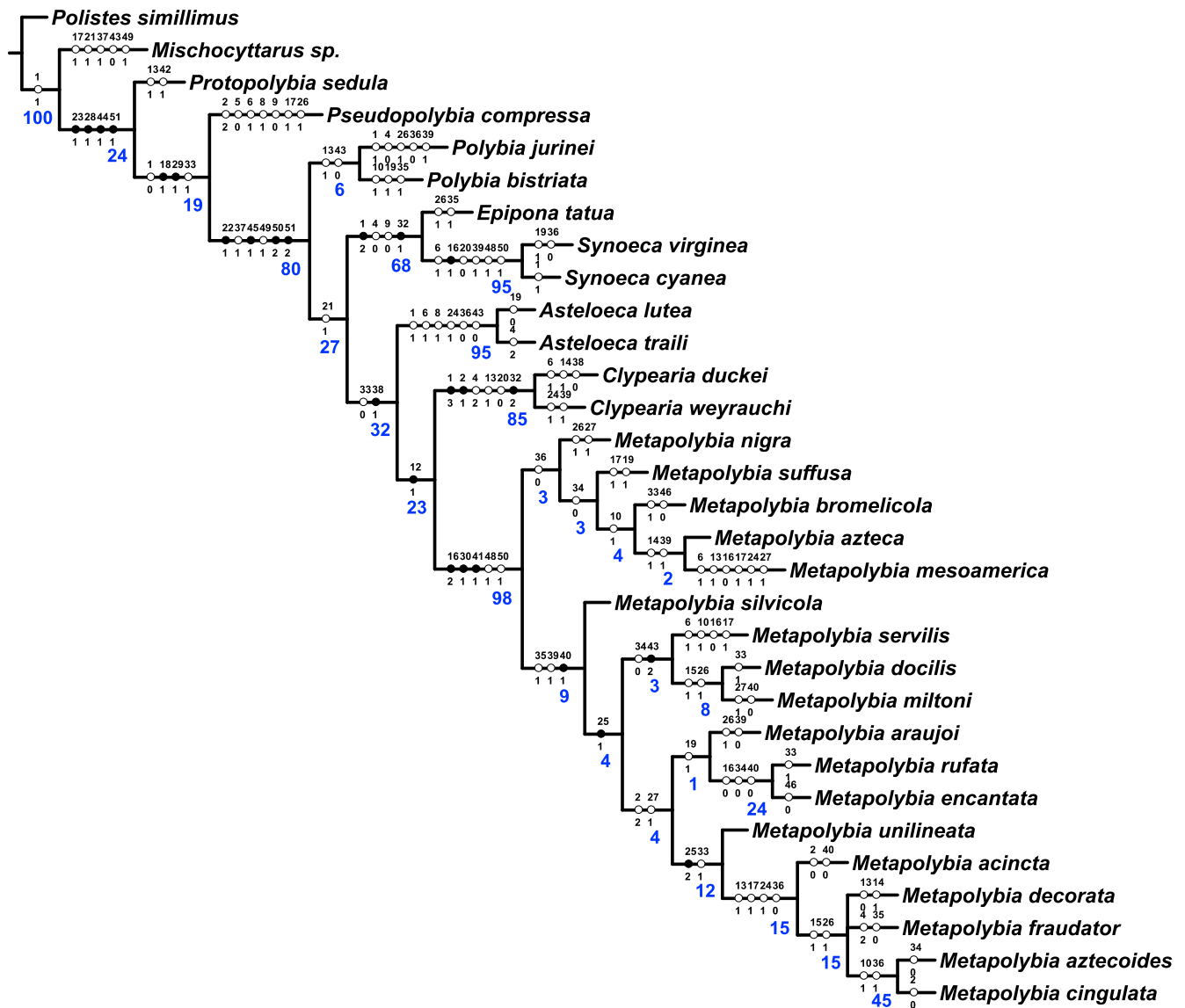


Figura 1: Consenso estrito das árvores mais parcimoniosas (L=178; Ci=36; Ri=67; $k=4,0625$) recuperada através da análise com dados morfológicos e comportamentais.

Os círculos fechados representam as sinapomorfias enquanto os vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem-se ao caráter e os abaixo o estado do mesmo. Os números em azul, abaixo dos nós, apresentam o suporte do ramo, recuperado através da reamostragem simétrica. (Fonte: Autor).

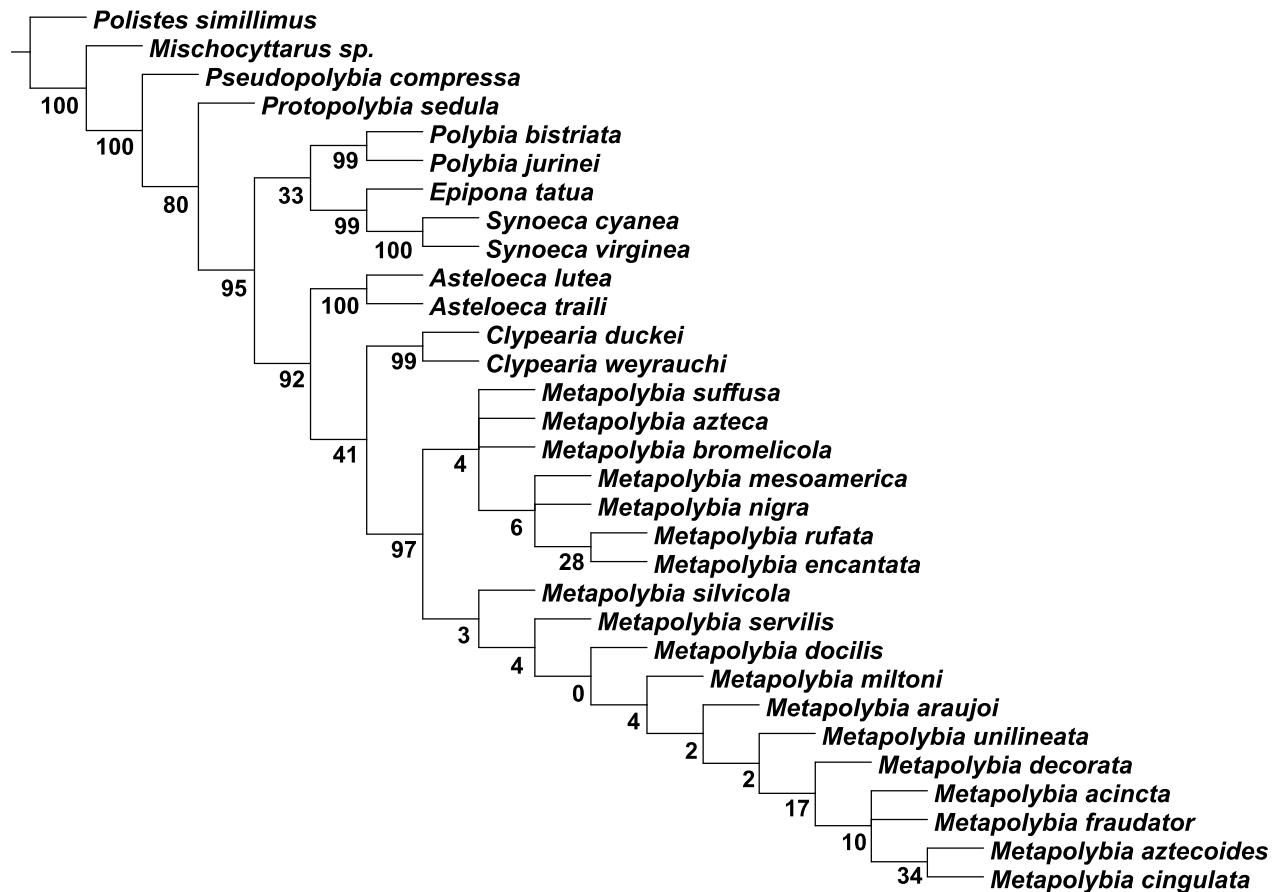


Figura 2 – Consenso estrito entre as árvores mais parcimoniosas (L=1928; Ci=44; Ri=46; $k=4,0625$) recuperadas através da análise com dados combinados (morfologia, comportamento e molecular). Os números abaixo dos nós representa o suporte dos ramos recuperados através da reamostragem simétrica. (Fonte: Autor)

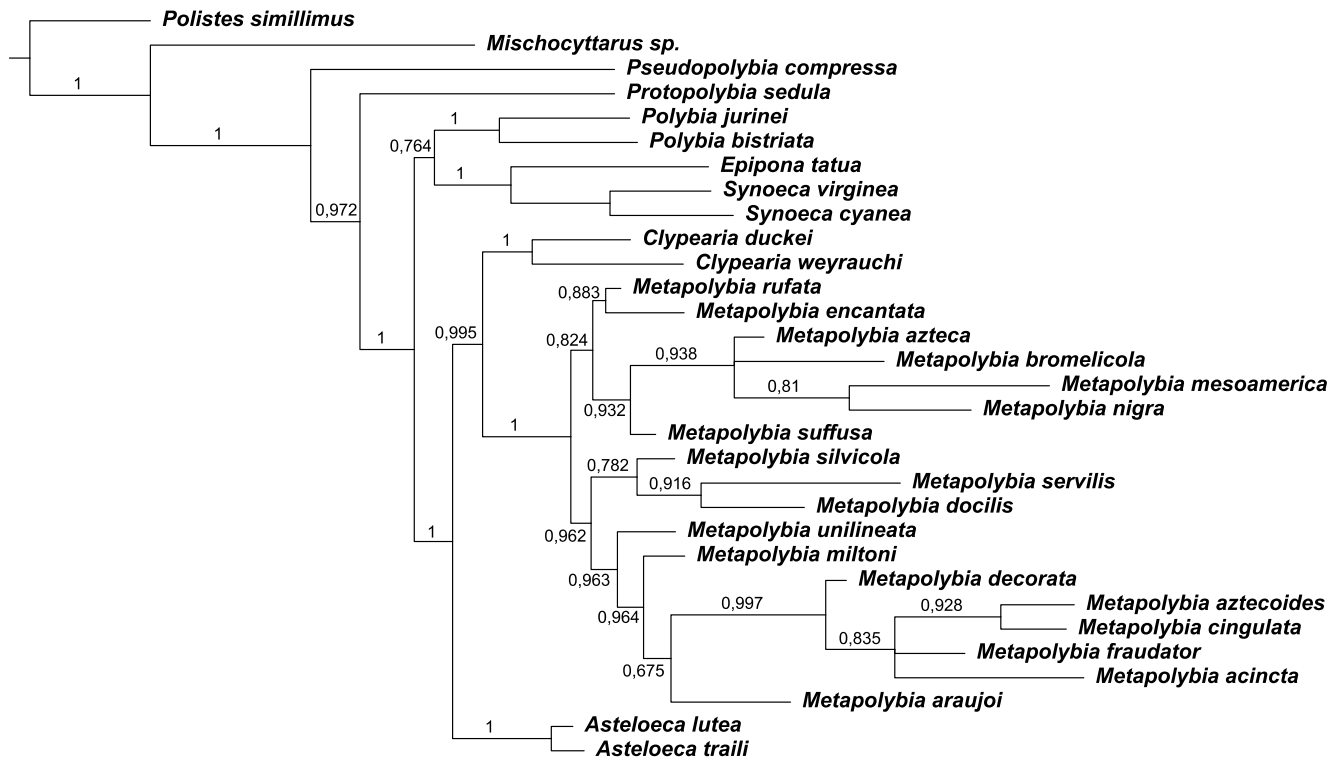


Figura 3 – Hipótese filogenética recuperada através da análise de inferência Bayesiana realizado com dados combinados. Os números apresentados nos ramos representam a probabilidade recuperada para o clado correspondente. (Fonte: Autor).

APÊNDICE D – Figuras



Figuras 1 a 8 – Morfologia externa da cabeça, mesossoma e metassoma de *Metapolybia* Ducke. Figuras 1 e 2 – Vista lateral do propódeo de (1) *M. suffusa* e (2) *M. unilineata*. Seta indicando cerdas eretas. Figuras 3 e 4 – Visão frontal da cabeça de (3) *M. bromelicola* e (4) *M. suffusa*. Figura 5 e 6 – Vista dorsal do mesossoma de (5) *M. encantata* e (4) *M. suffusa*. Seta indica região do húmero. Figuras 7 e 8 – Visão lateral do T1 de (7) *M. suffusa* e (8) *M. azteca*. Escala = 1mm. (Fonte: Sergio R. Andena, 2009).

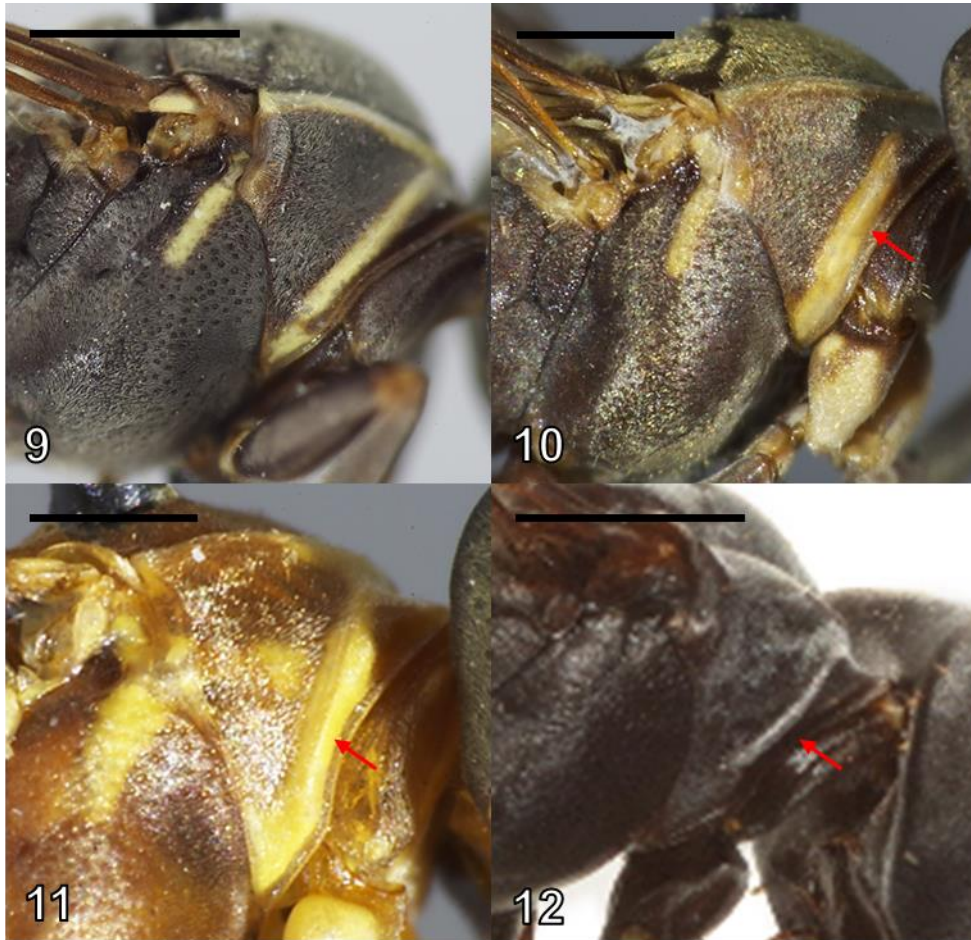
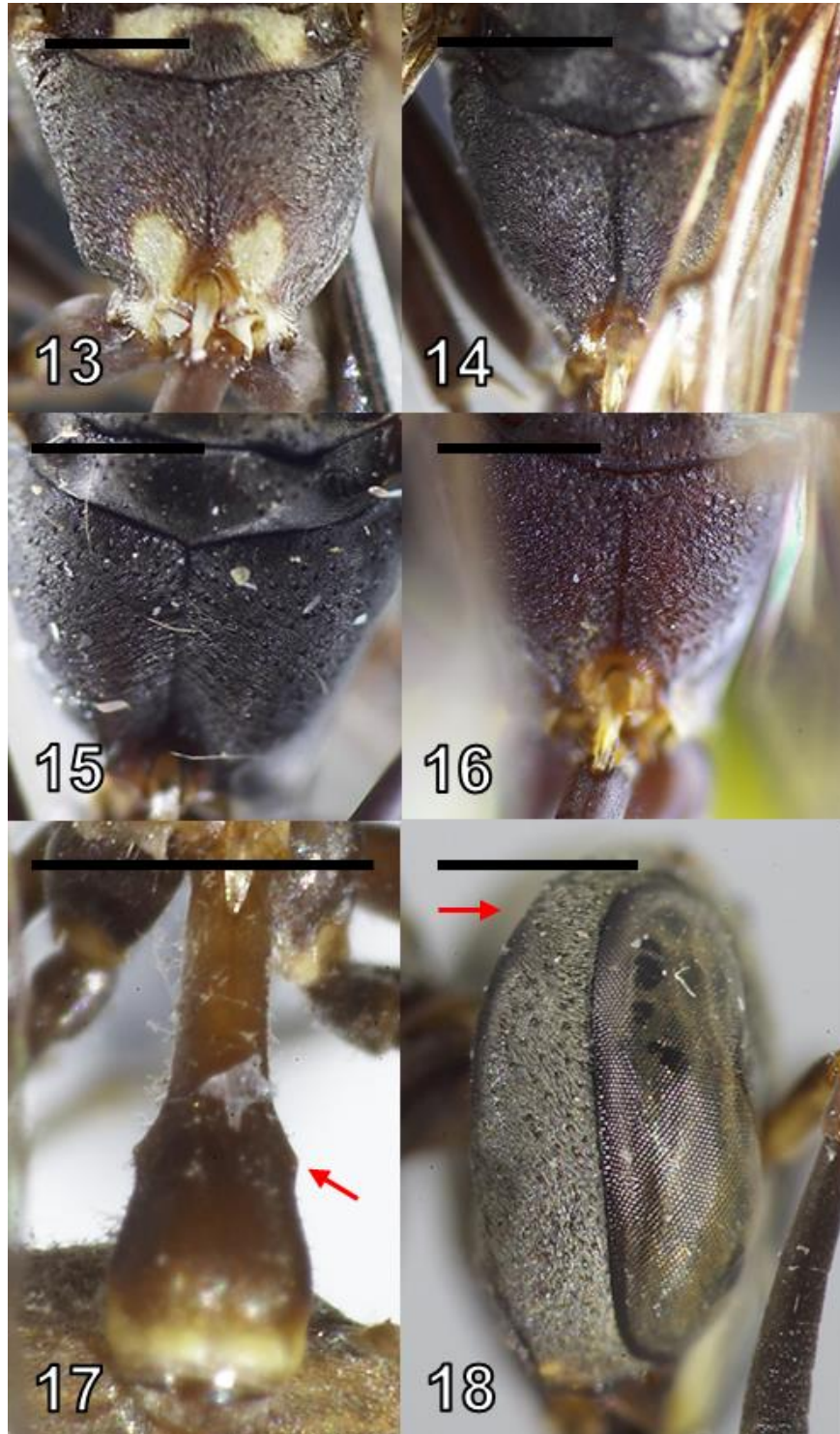
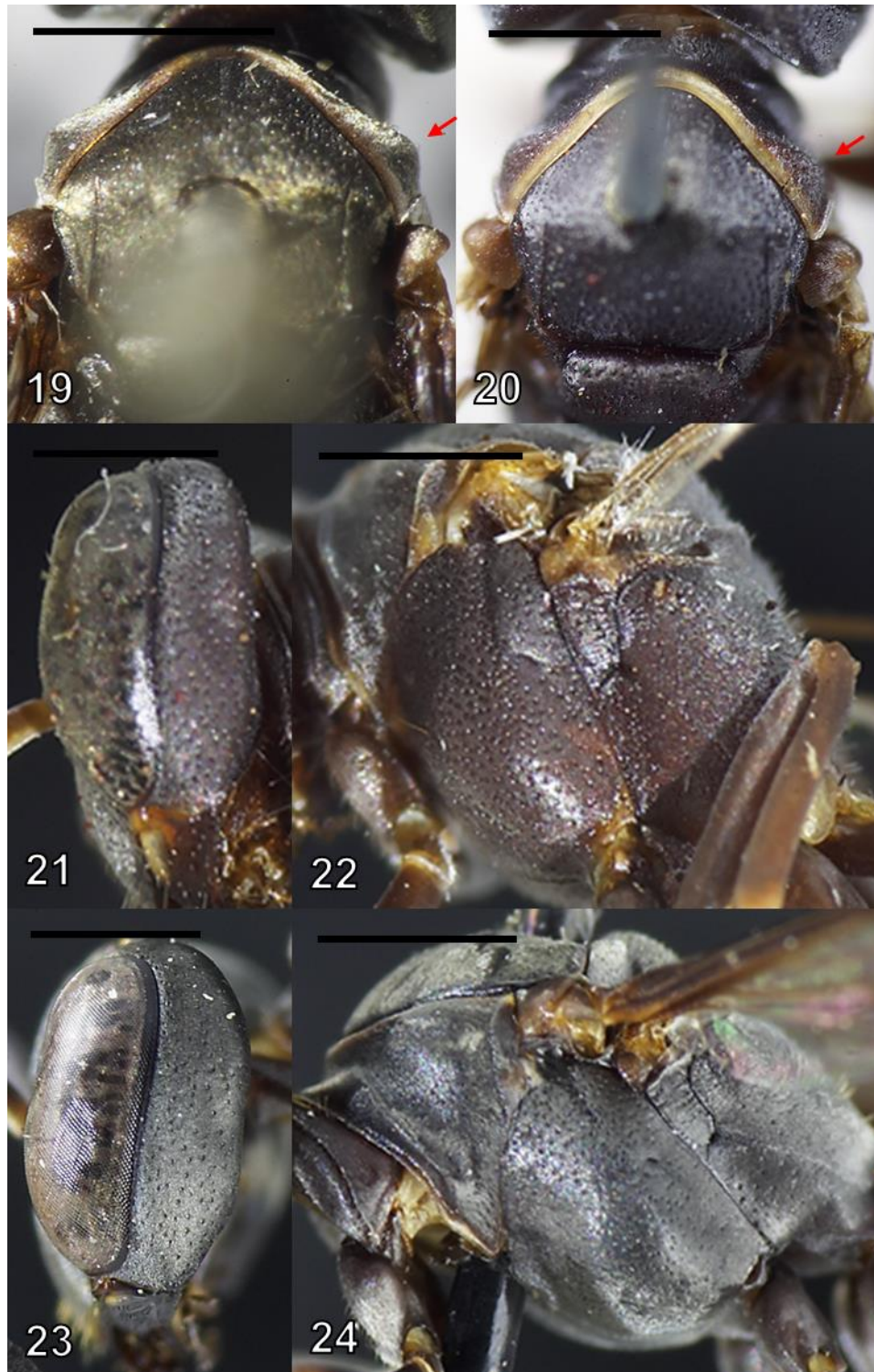


Figura 9 a 12 – Visão lateral do mesossoma de (9) *Metapolybia azteca*, (10) *M. mesoamerica*, (11) *M. suffusa* e (12) *M. aztecoides*. Seta indica proeminência anterolateral do pronoto. Escala = 1 mm. (Fonte: Figuras 9-11: Sergio Andena, 2009; Figura 12: Braulio Hernandez, 2012).



Figuras 13 a 18 – Morfologia externa do cabeça, mesossoma e metassoma de *Metapolybia* Ducke. Figuras 13 a 16 – Vista dorsal do propódeo de (13) *M. servilis*, (14) *M. docilis*, (15) *M. unilineata* e (16) *M. silvicola*. Figura 17 – Vista dorsal do T1 de *M. rufata*. Seta indica proeminência dos espiráculos. Figura 18 – Vista lateral da cabeça de *M. azteca*. Seta indica estreitamento da gena na região superior. Escala = 1 mm. (Fonte: Sergio R. Andena, 2009).



Figuras 19 a 24 – Morfologia externa da cabeça, mesossoma e metassoma de *Metapolybia* Ducke. Figuras 19 e 20 – Vista dorsal do mesossoma de (19) *M. unilineata* e (20) *M. decorata*. Seta indica projeção do húmero em frente a tégula. Figuras 21 e 22 – Vista lateral da (21) cabeça e (22) mesossoma de *M. decorata*. Figuras 23 e 24 – Vista lateral da (23) cabeça e (24) mesossoa de *M. cingulata*. Escala = 1 mm. (Fonte: Sergio R. Andena, 2009).