

**unesp** 

CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

**LUIZ FERNANDO FRACASSI GELIN**

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DE *POLYBIA* LEPELETIER, 1836  
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTINAE)**

MESTRADO

• 2009 •

PÓS GRADUAÇÃO  
EM BIOLOGIA ANIMAL



Biologia

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA**

**INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS**

**SÃO JOSÉ DO RIO PRETO – SP**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

LUIZ FERNANDO FRACASSI GELIN

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DE *POLYBIA* LEPELETIER, 1836  
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTINAE)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas – Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

**ORIENTADOR: PROF. DR. FERNANDO BARBOSA NOLL**

• 2009 •

Gelin, Luiz Fernando Fracassi.

Análise filogenética de *Polybia lepeletier*, 1836 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) / Luiz Fernando Fracassi Gelin. – São José do Rio Preto : [s.n.], 2009.

100 f. : 118 il. ; 30 cm.

Orientador: Fernando Barbosa Noll

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de

Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Filogenia. 2. Inseto - Filogenia. 3. Insetos sociais. 3. Taxonomia.  
I. Noll, Fernando Barbosa. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU - 575.86

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE  
Campus de São José do Rio Preto - UNESP

*Data da defesa: 08/06/2009*

## **BANCA EXAMINADORA**

---

### **TITULARES:**

PROF. DR. FERNANDO BARBOSA NOLL (ORIENTADOR)

\_\_\_\_\_

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

PROF. DR. DALTON DE SOUZA AMORIM

\_\_\_\_\_

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO – RIBEIRÃO PRETO - SP

PROF. DR. EDUARDO ANDRADE BOTELHO DE ALMEIDA

\_\_\_\_\_

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ABC – SANTO ANDRÉ - SP

### **SUPLENTES:**

PROFA. DRA. VERA CRISTINA SILVA

\_\_\_\_\_

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – JABOTICABAL - SP

PROF. DR. SIDNEI MATEUS

\_\_\_\_\_

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO – RIBEIRÃO PRETO - SP

**Aos meus pais Roberto e Mara,  
pelo apoio incontestável  
e amor incondicional,  
Dedico.**

*“Nada na vida deve ser temido, só compreendido”*

Marie Curie

# Agradecimentos

---

Primeiramente gostaria de agradecer ao Fernando, pela confiança em mim depositada desde a iniciação científica até aqui, pela orientação e amizade nesses cinco anos, pelas portas abertas e por todas conversas e conselhos.

Gostaria de agradecer a todos aqueles que contribuíram pelo desenvolvimento desse trabalho. Dr. James Carpenter, pelos espécimes enviados e pelas discussões sobre *Polybia*. Dr. Gabriel Melo, curador da coleção entomológica Pe. Jesus Santiago Moure, da UFPR e ao MSc. Marcel Hermes por terem me recebido nessa instituição, Dr. Carlos Roberto Brandão, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Dr. Orlando Tobias da Silveira do Museu Paraense Emílio Goeldi, Dr. Augusto Henrique e Dr. Márcio Aguiar do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, a todos sou grato por terem aberto a porta das instituições e permitirem a realização do meu trabalho com toda a infraestrutura necessária.

Ao Dr. Sidnei Mateus, pelas vespas coletadas e grandes ensinamentos em campo.

À Dra. Vera Cristina Silva, pelas correções e sugestões desde o projeto até o relatório final. Também ao Dr. Dalton de Souza Amorim, pelas sugestões no exame de qualificação.

Ao Dr. Sérgio Ricardo Andena, pela ajuda nas análises.

A todos meus familiares, amigos e companheiros de laboratório.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram para o desenvolvimento desse projeto.

A FAPESP pela concessão da bolsa de mestrado.

# SUMÁRIO

---

|   |      |
|---|------|
| RESUMO .....  | viii |
| ABSTRACT .....  | x    |
| INTRODUÇÃO.....   | 1    |
| Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini.....   | 1    |
| <i>Polybia</i> Lepeletier .....   | 3    |
| Histórico taxonômico .....  | 7    |
| Posicionamento Filogenético .....   | 9    |
| OBJETIVOS.....  | 10   |
| MATERIAL E MÉTODOS .....  | 11   |
| Escolha dos táxons terminais .....  | 11   |
| Preparação dos espécimes e escolha dos caracteres.....  | 12   |
| Método Analítico: Estudo Filogenético .....   | 14   |
| RESULTADOS.....   | 17   |
| Estudo Morfológico .....  | 17   |
| Análise Cladística .....  | 61   |
| DISCUSSÃO.....  | 65   |
| Monofiletismo de <i>Polybia</i> e suas relações com os grupos externos .....  | 65   |
| Relações internas de <i>Polybia</i> .....   | 67   |
| <i>Polybia</i> ( <i>Apopolybia</i> ) .....  | 68   |
| O subgênero <i>Trichinothorax</i> .....   | 69   |
| Os subgêneros <i>Formicicola</i> , <i>Furnariana</i> , <i>Platypolybia</i> , <i>Cylindroeca</i> e <i>Pedothoeca</i> ..... | 72   |
| Os subgêneros <i>Alpha</i> , <i>Synoecoides</i> e <i>Polybia</i> s.s.....   | 74   |
| “ <i>Myrapetra</i> ” como grupo parafilético.....   | 75   |
| Considerações Finais .....  | 77   |
| LITERATURA CITADA .....   | 78   |
| APÊNDICE 1 .....  | 85   |
| APÊNDICE 2.....   | 91   |
| APÊNDICE 3.....   | 97   |

---

# RESUMO

---

*Polybia* é um gênero de vespas sociais enxameadoras que engloba 58 espécies válidas, distribuídas do sul dos Estados Unidos até o norte da Argentina. Esse gênero é dividido em em 11 subgêneros, alguns deles são altamente variáveis morfológicamente. A dificuldade em encontrar sinapomorfias tanto para o gênero quanto para os subgêneros reflete um histórico taxonômico conturbado, já que as espécies aí incluídas são aquelas que não se encaixam em nenhum outro gênero de Epiponini. Além disso, *Polybia* difere quanto ao posicionamento filético em estudos morfológicos, comportamentais e moleculares (ou combinados). Levando em conta a dificuldade de encontrar sinapomorfias e a variação do gênero na filogenia dos Epiponini, o objetivo deste estudo foi realizar uma análise filogenética das espécies do gênero, buscando estabelecer as relações subgenéricas e verificar as relações entre as espécies. Para isso foi realizado um estudo da morfologia externa de fêmeas adultas de 50 espécies dos 11 subgêneros de *Polybia*, no qual foram utilizados caracteres já propostos na literatura e levantados novos caracteres, totalizando 65 caracteres de morfologia externa de fêmeas adultas, 20 caracteres de morfologia externa das larvas e 10 caracteres de arquitetura de ninho. Os caracteres foram dispostos em uma matriz de dados composta por 56 táxons terminais, sendo seis do grupo externo (*Protopolybia*, *Charterginus*, *Brachygastra*, *Chartergus*, *Protonectarina* e *Epipona*) e 95 caracteres. A análise foi realizada no programa TNT 1.1 utilizando o princípio da parcimônia com uma combinação de algoritmos: *Tree-drifting*, *Tree-fusing*, *Ratchet* e *Sectorial Searches*. Após a análise o programa gerou 22 árvores mais parcimoniosas. A árvore de consenso estrito possui a seguinte topologia para os subgêneros de *Polybia*: (*Apopolybia* + (*Trichinothorax* + ((*Cylindroca* + *Pedothoeca*) + (*Furnariana* + ((*Formicicola* + *Platypolybia*) + (*Myrapetra* + ((*Myrapetra* + ((*Synoecoides* + *Polybia*) + *Alpha*)) + *Myrapetra*)))))). Dessa forma o

monofiletismo de *Polybia* foi sustentado, entretanto o subgênero *Myrapetra*, o mais rico em número de espécies e mais polimórfico, foi tido com parafilético dentro do gênero.

# ABSTRACT

---

*Polybia* is a genus of swarm-founding social wasps which comprises 58 described species, ranging from the south of United States to the north of Argentina. It is divided into 11 subgenera, some of them have a great number of polymorphisms. The difficulty on stabilize synapomorphies for the genus or the subgenera may be regarded as consequence of the troublesome taxonomic background, because the species included in this genus are the one that could not be placed in in other Epiponini genera. Moreover, *Polybia* differs on its phylogenetic position in the analyses based on morphology, behavior and molecular (or total evidence) data. Taking into account the difficulty on establish synapomorphies and the topologic variation in the Epiponini phylogeny, this study aimed to establish the subgeneric relationships and verifies the relationships among species. In order to do this, we made a morphological study of adult females' external parts in 50 species of the 11 *Polybia* subgenera. It was surveyed new characters that were added to the characters previously proposed in the literature, totalizing 65 external morphology of adult females' characters, 20 characters of external morphology of larvae and 10 characters of nest architecture. The data matrix was composed by 56 terminal taxa (six outgroup: *Protopolybia*, *Charterginus*, *Brachygastra*, *Chartergus*, *Protonectarina* e *Epipona*) and 95 characters. The analysis was run in the program TNT 1.1 under the parsimony principle with a combination of algorithms: *Tree-drifting*, *Tree-fusing*, *Ratchet* e *Sectorial Searches*. The analysis generated 22 most parsimonious trees. The consensus tree has the following topology: (*Apopolybia* + (*Trichinothorax* + ((*Cylindroca* + *Pedothoeca*) + (*Furnariana* + ((*Formicicola* + *Platypolybia*) + (*Myrapetra* + ((*Myrapetra* + ((*Synoecoides* + *Polybia*) + *Alpha*)) + *Myrapetra*)))))), confirming, therefore, the monophyly of *Polybia*. On the other hand, the subgenus *Myrapetra*, the most numerous and polymorphic, resulted in a paraphyletic group.

# 1

## INTRODUÇÃO

---

### **Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini**

A ordem Hymenoptera é facilmente caracterizada por apresentar cabeça prognata e hipognata, dois olhos compostos e três simples, antenas com 10 ou mais segmentos, mesotórax bem desenvolvido, dois pares de asas membranosas e haplodiploidia, entre outras. Seus representantes são facilmente encontrados, sendo abundantes e de fácil identificação. Os Hymenoptera incluem cerca de 130.000 espécies, que inclui abelhas (cerca de 15.000 espécies), formigas (cerca de 11.000 espécies) e vespas (cerca de 104.000 espécies) espalhadas por todo o planeta (West-Eberhard *et al.*, 1995).

Os himenópteros basais “Symphyta” são as vespas que não possuem a constrição abdominal. Excluindo-se o grupo parafilético “Symphyta” temos os Apocrita formando um grupo monofilético no qual estão presentes as vespas com constrição abdominal. A maioria dos Apocrita é parasita e comumente agrupada no grupo parafilético “Parasitica” enquanto as vespas com ovipositor modificado em aparelho de ferrão compõem os Aculeata. Essas três subordens deixaram de ser usadas, pois duas delas são parafiléticas. Assim as classificações atuais procuram trabalhar somente com superfamílias (Mason *et al.*, 2006).

Os Aculeata englobam três superfamílias – Chrysidoidea, Apoidea e Vespoidea (Day, 1977; Michener, 1986). A superfamília Vespoidea é composta por 10 famílias (Brothers & Carpenter, 1993) e a maioria das vespas sociais pertence à família Vespidae. Essa família é constituída por seis subfamílias monofiléticas viventes (Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae,

Polistinae e Vespinae) (Carpenter, 1991) e uma extinta (Priorvespinae) (Carpenter & Rasnitsyn, 1990). No Brasil, apenas três subfamílias são encontradas: Masarinae (297 espécies), Eumeninae (maior subfamília com mais de 3.000 espécies e 200 gêneros) e Polistinae (940 espécies).

A subfamília Polistinae, com representantes por todo o mundo, está dividida em quatro tribos: Polistini (*Polistes*) com distribuição cosmopolita, Mischocyttarini (*Mischocyttarus*) restrita ao Novo Mundo, Ropalidiini (*Ropalidia*, *Parapolybia*, *Polybioides* e *Belanogaster*) presente nos trópicos orientais e Austrália e Epiponini (= Polybiini, demais gêneros) exclusivos da região Neotropical (Carpenter, 1991).

Os Epiponini compreendem a maioria dos gêneros da fauna neotropical de vespas sociais, com 19 gêneros (Carpenter & Marques, 2001). São conhecidos como vespas sociais neotropicais enxameadoras, uma vez que fundam novas colônias por enxameio, diferente das outras duas tribos que ocorrem na região neotropical (Carpenter & Marques, 2001). Essa tribo tem grande importância para a compreensão da evolução do comportamento social uma vez que apresentam diferentes formas de estrutura social entre os gêneros, variando de sociedades sem distinção morfológica de castas até aquelas com morfologia diferente entre rainhas e operárias. Isso quer dizer que existe determinação comportamental das castas (pós-imaginal) e determinação através de alimentação diferenciada durante o desenvolvimento larval (pré-imaginal) (Noll & Zucchi, 2000, 2002, Noll & Wenzel, 2008).

Ainda em relação à diversidade de estrutura social dentro da tribo, temos as espécies mais basais (*Apoica* e *Agelaia*) apresentando a construção de ninhos sem envelope, enquanto as espécies mais derivadas já constroem envelope (Wenzel, 1998, Wenzel & Carpenter, 1994). Entretanto, o envelope não é a única estrutura que varia na estrutura dos ninhos. Nos Epiponini encontramos ninhos astelocítaros, stelocítaros (caliptódomos e gimnódomos) e fragmocítaros

além de colônias que variam de poucas dezenas até milhares de indivíduos (Wenzel, 1998, Carpenter, 1991). Dentre os 19 gêneros de Epiponini, *Polybia* é o mais numeroso e apresenta grande variação morfológica entre as espécies (Richards, 1978, Carpenter *et al.*, 2000).

### ***Polybia* Lepeletier**

*Polybia* é um gênero com 58 espécies válidas que se estendem do sul dos Estados Unidos até o norte da Argentina (Richards, 1978; Carpenter e Marques, 2001). No Brasil já foram registradas 44 espécies, das quais três são endêmicas (Richards, 1978; Jeanne, 1991; Carpenter e Marques, 2001).

Algumas espécies de *Polybia* são conhecidas pela sua dolorosa ferroadada, como é o caso de *P. ignobilis* que também tem sido utilizada para o controle de pragas (Marques, 1989; Silva *et al.*, 1968; Gobbi e Machado, 1986).

Os ninhos são muito variáveis, sendo construídos de barro ou material vegetal, mas de uma forma geral podem ser caracterizados como arbóreos, o favo primário sésil, segundo favo adjunto ao primeiro, com rápida adição de vários favos (Wenzel, 1998). O primeiro envelope é construído a partir da margem do favo ou diretamente ao substrato, alguns com projeções laterais, e o segundo construído a partir do primeiro, formando camadas (Richards, 1978; Wenzel, 1998). A entrada é única periférica ou na região inferior (Wenzel, 1998). Devido a características morfológicas variáveis (i.e. polimorfismos), o gênero ainda apresenta vários problemas quanto a sua classificação. Além da arquitetura de ninho, a biologia das espécies do gênero também é variada, como, por exemplo, em estudos de diferenciação de castas, que se iniciaram em Richards & Richards (1951) e Richards (1978) e foram aprofundados posteriormente por Noll & Zucchi, 2000 e 2002, Noll *et al.*, 2004 e Noll & Wenzel, 2008. Esses

trabalhos mostram que o gênero *Polybia* possui espécies que se encaixam em diferentes categorias, com operárias iguais a rainhas, operárias menores que rainhas e rainhas menores que operárias.

Richards (1978) diz que as espécies que não se enquadram em nenhum outro gênero são colocadas em *Polybia*.

“This large genus which might be regarded as the most typical of South American social wasps has tended to consist of all species which have not been placed in the other genera which have gradually been split off from it.”

As 58 espécies estão divididas em 11 subgêneros (Carpenter *et al.*, 2000). *Polybia* (*Myrapetra*) é o maior subgênero com espécies pequenas, quando comparado aos demais subgêneros de *Polybia*. O subgênero é problemático quanto à classificação, já que inclui muitas espécies que se diferenciam pela variedade da coloração (Richards, 1978). O grupo *P. occidentalis*, que engloba 12 espécies, é um exemplo, pois as espécies e subespécies são definidas pela coloração amarela em diferentes partes do corpo (Richards, 1978), o que muitas vezes pode não justificar a separação entre elas. Richards (1978) também acredita que coletas de espécimes sem notas ecológicas podem dificultar a identificação. Além disso, também existe variação dentro do subgênero na pilosidade do olho com dois estados (ausência e presença de pelos) e carena pronotal dorsal (presente ou ausente) (Carpenter *et al.*, 2000).

*Trichinothorax* – o segundo maior subgênero – engloba espécies maiores e com pilosidade mais desenvolvida. Também neste subgênero há grande quantidade de polimorfismos

(olhos com ou sem pelos, carena pronotal ausente ou presente e lamelada, concavidade do propódeo rasa ou profunda), etc. o que dificulta a identificação de caracteres distintivos.

*Pedothoeca* e *Furnariana* são os únicos subgêneros que constroem ninhos com barro, embora essa característica não seja sinapomórfica para estes subgêneros (Carpenter *et al.*, 2000). *Pedothoeca* possui espécies com a coloração amarela característica, com pouca pilosidade na cabeça e tórax e cutícula brilhante (Richards, 1978). *Furnariana* possui como autapomorfia a carena pronotal anterior reduzida (Carpenter *et al.*, 2000). Estudos em *Polybia* (*Pedothoeca*) *emaciata* mostraram que o comportamento defensivo é menor que dos outros subgêneros, provavelmente devido à maior resistência dos ninhos feitos com barro (O'Donnell & Jeanne, 2002).

*Cylindroeca* e *Formicicola* são subgêneros monotípicos. *Polybia* (*Cylindroeca*) *dimidiata* se destaca por ser a espécie do gênero com os maiores indivíduos, com seu ninho de forma cilíndrica construído próximo ao solo (Richards, 1978). *Polybia* (*Formicicola*) *rejecta* possui um maior desenvolvimento de carenas no mesossoma (Carpenter *et al.*, 2000) e uma notável associação com formigas do gênero *Azteca*, construindo seus ninhos no mesmo galho que essas formigas, as quais evitam que outras formigas predem o ninho de *P. rejecta*, e estas, por sua vez, impedem o ataque de vertebrados aos ninhos de *Azteca* (Richards, 1978). Apesar de monotípico, o subgênero *Polybia* (*Formicicola*), possui três “morphs”, a forma *rejecta* (Fabricius), a forma *beliziensis* Bequaert e a forma *litoralis* Bequaert. No entanto, a distribuição dessas formas parece ser bastante sobreposta, com ocorrências de algumas delas em regiões exclusivas. Richards (1978) trata todas as formas juntamente, apesar de documentar a existência de algumas diferenças.

*Polybia* e *Apopolybia* possuem duas espécies cada. O escuto marginado foi considerado autapomórfico para o subgênero *Polybia* (Carpenter *et al.*, 2000), entretanto, esse caráter também pode ser usado pra diagnosticar algumas espécies de *Trichinothorax* (Richards, 1978). *Polybia* s.s. ainda apresenta uma concavidade característica no propódeo. *Apopolybia* apresenta espécies com pontuações por toda a cabeça e tórax, o que o distingue dos outros subgêneros (Richards, 1978, Carpenter *et al.*, 2000).

O subgênero *Platypolybia* é diagnosticável por apresentar o escutelo plano visto de perfil. Além disso, é o subgênero com a pilosidade mais desenvolvida, sendo que olhos com pelos é autapomórfico para o grupo (Carpenter *et al.*, 2000). Esse subgênero possui duas espécies, *P. incerta* e *P. procellosa* (com duas subespécies, *P. p. procellosa* e *P. p. dubiata*), sendo que *P. incerta* possui três formas, a forma *incerta* Ducke e a forma *weyrauchi* Bequaert. A forma *incerta* ainda pode ser subdividida em outras duas, a forma típica e a forma com bandas (Richards, 1978). Esta última, mesmo sendo considerada a mesma “morph”, com dois tipos com distribuição geográfica alopátrica, sendo um tipo encontrado no Peru e na Bolívia e o outro na região amazônica do Brasil. A única localidade coincidente na distribuição das duas formas é Huánuco (Peru). Dessa forma, a revisão desse subgênero é extremamente importante já que formas com algumas diferenças morfológicas e distribuição geográfica quase disjunta são consideradas a mesma espécie (Richards, 1978).

*Polybia (Alpha)* (= *Hypopolybia*) engloba três espécies e pode ser diagnosticado através da forma particular de seu pecíolo muito curto e alargado (Richards, 1978). Neste subgênero ocorre uma variação na coloração dentro da mesma espécie e até na mesma colônia, não havendo relação com as castas. Assim, muitos espécimes podem estar identificados erroneamente como outras morfoespécies (Richards, 1978).

*Synoecoides*, rebaixado a subgênero de *Polybia* por Carpenter *et al.* (2000), possui uma única espécie muito distinta das outras do gênero, com o ápice do clípeo truncado, mesoescuto e escutelos aplanados e o pecíolo subséssil, além de possuir a cutícula brilhante e praticamente sem pelos. Esse subgênero compartilha com *Polybia* s.s. a presença da concavidade no propódeo.

### **Histórico taxonômico**

*Polistes* e *Epipona* foram os primeiros polistíneos a serem descritos por Latreille (1802), incluindo algumas espécies antes colocadas no gênero *Vespa* Linnaeus. Após a publicação desse trabalho, outros gêneros foram descritos (*Gyrostoma* Kirby, 1828; *Ropalidia* Guérin-Méneville, 1831; *Brachygastra* Perty, 1833). Entretanto, a classificação moderna de Polistinae começa a ser moldada em 1836 quando Lepeletier descreveu os gêneros *Polybia*, *Apoica*, *Chartergus* e *Rhopalidia* (= *Angiopolybia* Araújo, 1946). Esse trabalho foi complementado por de Saussure (1853-1858) que além de descrições de novos gêneros e espécies de Polistinae propôs a primeira subdivisão de *Polybia*, criando dois subgêneros: *Clypearia* e “*Polybia* proprement dites”, sugerindo sete subdivisões para o subgênero *Polybia*: *Alpha*, *Iota*, *Phi*, *My*, *Kappa*, *Omega* e *Parapolybia*, incluindo, em 1863, *Pseudopolybia* como uma divisão do gênero. Em 1905 o trabalho de Ducke (1905) tornou-se base da nova classificação dos Polistinae no qual o autor elevou *Clypearia* a gênero e também descreveu os gêneros *Metapolybia*, *Monocanthocnemis*, *Protopolybia*, *Pseudochartergus* e *Synoecoides*.

Posteriormente, Richards (1978) revisou a classificação do gênero *Polybia* e discutiu a validade das divisões criadas por de Saussure, baseando-se em Bequaert (1933) e trata as divisões *Kappa* e *Omega* (= *Monocanthocnemis*) como subgêneros de *Mischocyttarus* de Saussure. Richards também propôs que *My* e *Phi* nunca mais foram usados e não fazem sentido.

*Alpha* Bequaert, 1933 tem como espécie tipo *Polybia bifasciata* de Saussure, e era pré-ocupado por *Alpha* de Saussure, 1855 como subgênero de *Eumenes* (Vespidae, Eumeninae) e também foi usado por von Dalla Torre (1894). Richards, designa *Polybia liliacea* (F.) como tipo de *Iota* von Dalla Torre, 1894, sinonimizando então *Iota* com *Polybia* s.s. Lepeletier. Os subgêneros *Parapolybia* Bingham, 1897 e *Pseudopolybia* von Dalla Torre, 1864 são considerados gêneros, sendo *Parapolybia* um gênero oriental da tripo Ropalidiini e *Pseudopolybia* um gênero de Epiponini que tem como espécie tipo *Polybia vespiceps* de Saussure, 1863. Richards (1978) sugere que *Polybia liliacea* Fabricius, 1804 é a espécie tipo do subgênero *Eupolybia* von Dalla Torre, 1904, que até então não possuía um tipo designado, e então sininimiza *Eupolybia* com *Polybia* s.s. Complementando as notações feitas sobre os subgêneros criados por de Saussure, e Bequaert, Richards (1978) cria os subgêneros *Apopolybia*, *Hypopolybia*, *Furnariana*, *Cylindroeca*, *Trichothorax*, *Pedothoeca*, *Formicicola* e *Platypolybia*, considerando também o subgênero *Myrapetra* White, 1941. Carpenter e Day (1988), entretando, reviram a nomenclatura dos Polistinae, levando em consideração o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica e validam a nomenclatura dos subgêneros de *Polybia* preferindo *Alpha* de Saussure, 1854 a *Hypopolybia* Richards, 1978, já que o primeiro é sinônimo sênior e propuseram o nome *Trichinothorax* Carpenter & Day, 1988 no lugar de *Trichothorax* Richards, 1978 nesse caso houve substituição por homonímia. Mais recentemente, Carpenter *et al.* (2000) verificaram que o gênero *Synoecoides* Ducke, 1905 promovia a parafilia do gênero *Polybia*, rebaixando, então, *Synoecoides* a subgênero de *Polybia*. Dessa forma, o gênero *Polybia* é hoje dividido em 11 subgêneros, sendo eles: *Polybia* s.s Lepeletier, *Apopolybia* Richards, *Alpha* de Saussure, *Myrapetra* White, *Furnariana* Richards, *Cylindroeca* Richards, *Trichinothorax* Carpenter &

Day, *Pedothoeca* Richards, *Formicicola* Richards, *Platypolybia* Richards e *Synoecoides* Ducke 1905.

### Posicionamento Filogenético

Análises cladísticas em Polistinae são recentes tanto para a subfamília (Carpenter & Wenzel, 1990; Carpenter, 1991, 1993 e 1996; Wenzel, 1993; Wenzel & Carpenter, 1994; Arévalo *et al.*, 2004), que propõem relações filogenéticas diferentes para *Polybia*, quanto para outros gêneros (Carpenter *et al.*, 2000, Pickett *et al.*, 2006, Pickett & Wenzel, 2007, Andena *et al.*, 2007 a e b). No trabalho de Carpenter (1991), com base em caracteres morfológicos dos adultos, *Polybia* é posicionada em uma politomia denominada ‘componente *Polybia*’. Quando utilizados caracteres de arquitetura de ninho *Polybia* é posicionada como grupo irmão de *Protonectarina* (Wenzel, 1993). Em uma análise combinada dos trabalhos de Carpenter (1991), Wenzel (1993) e adicionando-se caracteres morfológicos de larvas, *Polybia* é interpretada como grupo-irmão de *Synoecoides* [= *Polybia*] + *Epipona* (Wenzel & Carpenter, 1994).

*Polybia* não é característico como os demais gêneros construtores de ninhos fragmocítaros, como *Protonectarina*, *Chartergus*, *Brachygastra* e *Epipona* (Carpenter, 1991). A dificuldade de encontrar autapomorfias para *Polybia* é grande, tanto para adultos, quanto para larvas (Kojima, 1998) e arquitetura de ninhos (Wenzel, 1998), pois muitos caracteres com estados polimórficos são encontrados nos gêneros. A ausência de apomorfias para *Polybia* levanta dúvidas sobre o seu monofiletismo. Segundo Carpenter *et al.* (2000), tal monofiletismo não é bem estabelecido, pois exceto *Polybia* s.s., *Alpha*, *Platypolybia*, *Myrapetra*, *Trichinothorax* e *Pedothoeca*, os demais subgêneros são sustentados por homoplasias.

Na análise feita por Carpenter *et al.* (2000), o cladograma resultante que sustenta o monofiletismo de *Polybia* com a inclusão de *Synoecoides* é obtido apenas utilizando pesagem sucessiva, o que confere maior peso aos caracteres mais congruentes. O resultado da análise sem pesagem sucessiva é uma politomia com todos os subgêneros e alguns grupos externos.

## 2

# OBJETIVOS

---

O objetivo desse trabalho foi reconstruir as relações históricas do gênero *Polybia*. Assim, objetivamos obter resultados sistemáticos relacionados a aspectos taxonômicos e filogenéticos para o gênero.

# 3

## MATERIAL E MÉTODOS

---

### Escolha dos táxons terminais

Para a análise filogenética do gênero *Polybia* procuramos obter o maior número possível de espécies dos 11 subgêneros. Para isso, foi analisado todo o material das seguintes instituições: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP), Dr. Carlos Roberto Brandão; Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), Dr. Gabriel Melo; Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Dr. Orlando Tobias da Silveira; Coleção Entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dr. Augusto Henriques e Dr. Márcio Oliveira; American Museum of Natural History (AMNH), Dr. James Carpenter.

Como grupos-externos, foram considerados os gêneros de Epiponini próximos a *Polybia* que formam o clado das vespas sociais construtoras de ninhos fragmocítaros: *Protonectarina*, *Chartergus*, *Epipona*, *Brachygastra* e os gêneros construtores de ninhos astelocítaros, *Protopolybia* e *Charterginus*. O enraizamento foi feito em *Protopolybia*, que segundo a filogenia proposta por Wenzel e Carpenter (1994) é o gênero grupo-irmão dos demais gêneros citados. A lista de espécies amostradas para este é mostrada na tabela 1 e os rótulos das etiquetas e respectivas instituições de origem se encontra no apêndice 2.

**Tabela 1:** Lista de espécies utilizadas na análise.

---

|  |   |
|--|---|
| <p><b>Grupo externo</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. <i>Charterginus fulvus</i> Fox</li> <li>2. <i>Protopolybia sedula</i> (de Saussure)</li> <li>3. <i>Protonectarina sylveirae</i> de Saussure</li> <li>4. <i>Brachygastra lecheguana</i> (Latreille)</li> <li>5. <i>Epipona tatua</i> (Cuvier)</li> <li>6. <i>Chartergus globiventris</i> de Saussure</li> </ol> <p><b>Grupo interno (subgêneros de <i>Polybia</i>)</b></p> <p><b><i>Polybia s.s.</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>7. <i>Polybia liliacea</i> (F.)</li> <li>8. <i>Polybia striata</i> (F.)</li> </ol> <p><b><i>Apopolybia</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>9. <i>P. jurinei</i> de Saussure</li> </ol> <p><b><i>Alpha</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>10. <i>P. bifasciata</i> de Saussure</li> <li>11. <i>P. quadricincta</i> de Saussure</li> <li>12. <i>P. signata</i> Ducke</li> </ol> <p><b><i>Pedothoeca</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>13. <i>P. emaciata</i> Lucas</li> <li>14. <i>P. singularis</i> Ducke</li> <li>15. <i>P. spinifex</i> Richards</li> </ol> <p><b><i>Formicicola</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>16. <i>P. rejecta</i> (F.)</li> </ol> <p><b><i>Cylindroeca</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>17. <i>P. dimidiata</i> (Oliver)</li> </ol> <p><b><i>Thrichinothorax</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>18. <i>P. affinis</i> du Buysson</li> <li>19. <i>P. chrysothorax</i> (Lichtenstein)</li> <li>20. <i>P. eberhardae</i> Cooper</li> <li>21. <i>P. gorytoides sculpturata</i> Ducke</li> <li>22. <i>P. ignobilis</i> (Haliday)</li> <li>23. <i>P. lugubris</i> de Saussure</li> <li>24. <i>P. micans</i> Ducke</li> <li>25. <i>P. minarum</i> Ducke</li> <li>26. <i>P. punctata</i> du Buysson</li> </ol> | <ol style="list-style-type: none"> <li>27. <i>P. rufitarsis rufitarsis</i> Ducke</li> <li>28. <i>P. sericea</i> (Oliver)</li> <li>29. <i>P. tinctipennis tinctipennis</i> Fox</li> <li>30. <i>P. velutina</i> Ducke</li> </ol> <p><b><i>Platypolybia</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>31. <i>P. incerta</i> Ducke</li> <li>32. <i>P. procellosa dubiata</i> Ducke</li> <li>33. <i>P. procellosa procellosa</i> Zavattari</li> </ol> <p><b><i>Synoecoides</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>34. <i>P. depressa</i> (Ducke)</li> </ol> <p><b><i>Furnariana</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>35. <i>P. furnaria</i> R. von Ihering</li> </ol> <p><b><i>Myrapetra</i></b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>36. <i>P. aequatorialis tristis</i> Bequaert</li> <li>37. <i>P. barbouri</i> Bequaert</li> <li>38. <i>P. belemensis belemensis</i> Richards</li> <li>39. <i>P. bicyttarela</i> Richards</li> <li>40. <i>P. bistriata</i> (F.)</li> <li>41. <i>P. catillifex</i> Moebius</li> <li>42. <i>P. diguetana</i> R. du Buysson</li> <li>43. <i>P. dimorpha</i> Richards</li> <li>44. <i>P. erythrothorax</i> Richards</li> <li>45. <i>P. fastidiosuscula</i> de Saussure</li> <li>46. <i>P. flavifrons hecuba</i> Richards</li> <li>47. <i>P. juruana</i> (R. von Ihering)</li> <li>48. <i>P. occidentalis cinctus</i> (Provancher)</li> <li>49. <i>P. occidentalis nigratella</i> du Buysson</li> <li>50. <i>P. occidentalis occidentalis</i> (Oliver)</li> <li>51. <i>P. occidentalis venezuelana</i> G. Soika</li> <li>52. <i>P. paulista</i> (H. von Ihering)</li> <li>53. <i>P. platycephala sylvestris</i> Richards</li> <li>54. <i>P. ruficeps xanthops</i> Richards</li> <li>55. <i>P. scrobalis scrobalis</i> Richards</li> <li>56. <i>P. scutellaris</i> (White)</li> </ol> |
|--|---|

---

### Preparação dos espécimes e escolha dos caracteres

O presente estudo baseou-se na observação direta dos espécimes e em informações obtidas da literatura, principalmente em Richards (1978) e Carpenter *et al.* (2000), cujos

caracteres morfológicos de adulto foram revisados, sendo modificados quando necessário e os caracteres morfológicos de larvas e de arquitetura de ninho foram utilizados da mesma forma que são encontradas no trabalho.

Os espécimes analisados foram observados ao estereomicroscópio e fotografados com auxílio de câmera digital Leica DFC 500 acoplada ao estereomicroscópio Leica MZ 16. A captura das imagens foi realizada através do software IM 50 (Image Manager) e a confecção das mesmas através do software Auto Montage Pro 5.03.0040. O software de automontagem permite que estruturas com grande profundidade sejam capturadas como um todo, através de fotos obtidas de várias camadas ou focos e posterior montagem em apenas uma, obtendo uma melhor visualização da estrutura.

As hipóteses de homologia primária (de Pinna, 1991) foram feitas baseando-se na similaridade da forma e na topologia das diferentes condições de uma mesma estrutura a partir da análise da morfologia externa das fêmeas, procurando assim obter o maior número de variáveis morfológicas disponíveis, partindo de análises morfológicas prévias e propondo novos caracteres para o estudo do gênero *Polybia*. No total foram levantados 96 caracteres referentes à morfologia da cabeça, mesossoma e metassoma, além daqueles referentes à morfologia de larvas e arquitetura de ninho extraídos da literatura. Os caracteres listados foram dispostos em uma matriz pictórica (Amorim, 2002) para uma melhor visualização e posterior codificação de caracteres. Essa análise, obviamente, não esgota as possibilidades de caracteres morfológicos dentro do grupo. Para uma análise mais ampla, caracteres referentes à anatomia das peças bucais, e de genitália masculina e feminina são potencialmente utilizáveis para os vespídeos em geral. Porém, nesse estudo não abordamos esses potenciais caracteres devido à dificuldade de obtenção

de material e a impossibilidade de dissecação de material de museus. A matriz completa, com os grupos interno e externos, inclui 60 táxons e é apresentada na tabela 2.

### **Método Analítico: Estudo Filogenético**

A análise filogenética seguiu a metodologia desenvolvida por Hennig (1966) e complementada por inúmeros avanços nas últimas décadas sintetizada em Farris (1983), Schuh (2000) e Amorim (2002).

A codificação e ordenação dos caracteres seguiram os diferentes métodos descritos em Scotland & Pennington (2000). A polaridade dos caracteres foi determinada com o enraizamento através do método de comparação com grupos externos revisto por Nixon & Carpenter (1993). A matriz de dados foi construída no programa Winclada 1.7 (Nixon, 1999).

Devido ao tempo computacional devidamente menor comparando com outros pacotes de análise filogenética as análises foram conduzidas nos programas TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008) e NONA 2.0 (Goloboff, 1993). Em todos os casos os caracteres foram tratados como não aditivos, não impondo previamente qualquer premissa sobre possibilidade de transformação entre os estados.

O programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008) permite uma flexibilidade quanto à combinação de diferentes algoritmos. Dessa forma, existe uma combinação adequada de algoritmos para cada tipo de matriz, com relação à quantidade de táxons terminais. Os algoritmos implementados no TNT são:

*Ratchet Parsimony* (Nixon, 1999) – esse algoritmo começa com uma árvore gerada e passando por uma sessão de TBR (*tree bisection reconnection*), restando apenas uma ou duas árvores. Essa árvore é usada como ponto de partida para uma busca interativa. Posteriormente,

um grupo de caracteres é selecionado aleatoriamente e perturbado (tipicamente, o peso dos caracteres é aumentado ou diminuído). A busca então é feita com a matriz perturbada e uma ou poucas árvores são mantidas. Os pesos dos caracteres então voltam ao normal, e utilizando a árvore obtida anteriormente como ponto de partida, a busca é realizada novamente, o procedimento é repetido até que se encontre a árvore ótima com a matriz não perturbada.

*Tree-Drifting (DFT)* (Goloboff, 1999) – com esse algoritmo árvores subótimas são aceitas durante a busca, com certa probabilidade. Essa probabilidade é baseada no *relative fit difference* e na diferença do comprimento entre as soluções anterior e seguinte.

*Tree-fusing (TF)* (Goloboff, 1999) – a idéia básica do *tree-fusing* é a troca de subgrupos entre diferentes árvores, sendo que os subgrupos devem ser idênticos. Um subgrupo compreende todos os grupos com cinco ou mais táxons presente no consenso das duas árvores e que não apresentam dicotomias resolvidas

*Sectorial Searches (SS)* (Goloboff, 1999) – baseia-se na seleção de diferentes setores de uma árvore e analisá-lo separadamente. Se um arranjo melhor for encontrado ele é substituído na árvore inteira. Os setores podem ser obtidos de duas formas, aleatoriamente (*random sectorial searches – RSS*) ou baseada no consenso (*consensus-based sectorial searches CSS*), as duas formas podem ser utilizadas juntas (*mixed sectorial searches MSS*).

Dessa forma, foi realizada uma busca combinando os quatro algoritmos supracitados (*xmult = level 10 rep 1000*; no comando de linha). Os parâmetros utilizados são listados no apêndice 3. O suporte dos ramos foi verificado através da análise de suporte de Bremer (Bremer, 1994) no programa NONA 2.0 (Goloboff, 1993). Para isso, utilizamos os comandos *hold 1000*, *sub 1*, *find\** e *bsupport*, para encontrar as árvores subótimas. Os comandos *hold* e *sub* foram

elevados em sequencialmente para *hold2000*, *sub2* e *hold3000*, *sub3* e *hold4000*, *sub4* para evitar problemas de alocação de memória pelo computador.

Para uma melhor visualização dos clados no texto, utilizei a notação proposta por Amorim (2002) onde o sinal <sup>+</sup> indica o clado composto pelo táxon escrito mais o grupo irmão. Per exemplo: *Polybia dimidiata*<sup>+</sup>, indica o clado composto por *Polybia dimidiata* mais todo o grupo irmão.

# 4

## RESULTADOS

---

### Estudo Morfológico

Para preparar a matriz de dados com os 96 caracteres, foram combinados 66 caracteres de morfologia externa de adultos, dos quais 24 foram retirados da literatura (Carpenter *et al.* 2000) e revisados, com 9 caracteres de arquitetura de ninho (Wenzel, 1998) e 21 de morfologia externa de larvas (Kojima, 1998). A terminologia utilizada segue Carpenter e Marques (2001) e é ilustrada na figura 1. Abaixo e nas figuras de 2 a 103 são listados os 96 caracteres morfológicos de adultos.

#### Cabeça

1. Olhos (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 17, IC = 11, IR = 31.

(0) sem pelos (fig. 2)

(1) com pelos (fig. 3)

(2) densamente piloso (fig. 4)

O estado “sem pelos” é tido como plesiomórfico, sendo que a mudança para o estado “com pelos” ocorre em *Polybia* (*Platypolybia*), *P.* (*Pedothoeca*) e *P.* (*Synoecoides*). Para os subgêneros *P.* (*Myrapetra*) e *P.* (*Trichinothorax*) este caráter é polimórfico. Dentro de *Trichinothorax*, *P. lugubris*, *P. punctata*, *P. velutina*, *P. eberhardae*, *P. micans* e *P. chrysothorax* possuem os olhos sem pelos, enquanto *P. rufitarsis*, *P. tinctipennis*, *P. affinis*, *P. gorytoides*, *P. ignobilis*, *P. minarum* e *P. sericea* possuem olhos com pelos. Já em *Myrapetra* os olhos com pelos estão presentes em *P. aequatorialis*, *P. belemensis* e *P. barbour* ausentes em *P. flavifrons*,

*P. dimorpha* e no clado *P. diguetana*<sup>+</sup> com reversões em *P. scutellaris*, *P. catilifex*, *P. fastidiosuscula* e *P. ruficeps*.

2. Espaço malar (Carpenter *et al.*, 2000). L = 13, IC = 15, IR = 45.

(0) ausente (fig. 5)

(1) curto (fig. 6)

(2) alongado (fig. 7)

Richards (1978) usou esse caráter para diferenciar algumas espécies de *Trichinothorax* e *Pedothoeca*. Carpenter *et al.* (2000) colocam dois estados para esse caráter, muito curto ou alongado. Em nosso estudo verificamos que esse caráter pode ser dividido em três caracteres, já que o estado alongado (Carpenter *et al.*, 2000) se refere a metade do soquete antenal, mantivemos esse estado. Entretanto, outros dois diferentes podem ser verificados, o estado “curto”, que se refere àquele cujo tamanho é relativamente menor que a metade do soquete antenal e o estado “ausente”, no qual não há evidência do espaço malar. Dessa forma temos o estado “alongado” em *P. (Trichinothorax) ignobilis*, *P. (T.) sericea*, no clado *P. (Cylindroeca) dimidiata* + *P. (Pedothoeca)*, ocorrendo mudança para o estado “curto” em *P. (Pedothoeca) emaciata*. O estado curto pode ser verificado em *P. (Trichinothorax) minarum*, *P. (Trichinothorax) punctata*, *P. (Platypolybia) incerta*, *P. (Myrapetra) aequatorialis*, *P. (Synoecoides) depressa* e no clado *P. (Myrapetra) juruana*<sup>+</sup>, ocorrendo reversão em *P. (Myrapetra) erythrothorax* e *P. (Myrapetra) catilifex* para o estado “ausente”.

3. Têmpera (Carpenter *et al.*, 2000). L = 10, IC = 10, IR = 62.

(0) mesma largura do olho (fig. 8)

(1) aproximadamente igual à metade da largura do olho (fig. 9)

4. Carena occipital (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 14, IC = 7, IR = 48.

(0) ausente (fig. 10)

(1) presente (fig. 11)

Esse caráter possui um grande L, como vemos na topologia de *Polybia*. O estado “ausente” aparece em *P. (Trichinothorax) rufitarsis*, *P. (Trichinothorax) ignobilis*, *P. (Trichinothorax) gorytoides*, *P. (Formicicola)*, *P. (Cylindroeca)*<sup>+</sup>, *P. (Platypolybia)*, *P. (Myrapetra) dimorpha*<sup>+</sup> (com reversões em *P. (Myrapetra) barbouri* e *P. (Polybia)*), *P. (Myrapetra) bicyttarela*, *P. (Myrapetra) catillifex* e *P. (Myrapetra) occidentalis cinctus*<sup>+</sup>. Nas outras espécies a carena occipital é presente.

5. Pelos no vértex. L = 4, IC = 25, IR = 88.

(0) presente (fig. 12)

(1) ausente (fig. 13)

Esse caráter, aqui proposto, tem um elevado índice de retenção, o que significa que é um caráter importante na sustentação de alguns clados. Nesse caso, o estado “ausente” é uma sinapomorfia do clado *P. (Myrapetra) flavifrons*<sup>+</sup>, ocorrendo reversão em *P. (Myrapetra) catillifex* + *P. (Myrapetra) fastidiosuscula*. Além disso, dentro de *P. (Trichinothorax)*, a espécie *P. velutina* apresenta o caráter “ausente”.

6. Pubescência na frente. L = 8, IC = 12, IR = 66.

(0) presente (fig. 14)

(1) ausente (fig. 15)

A pubescência na frente é presente na maioria das espécies de *Polybia*, sendo ausente no clado *Synoecoides* + *Polybia* e em algumas espécies de *Trichinothorax* como, *P. tinctipennis*, *P. punctata*, *P. ignobilis* e *P. minarum*. Também é polimórfico em *Myrapetra*, sendo ausente em *P. flavifrons* e no clado *P. bicyttarela*<sup>+</sup>, ocorrendo reversão em *P. occidentalis venezuelana*.

7. Proeminência interantenal. L = 7, IC = 14, IR = 66.

(0) ausente (fig. 16)

(1) presente (fig. 17)

Presente nos subgêneros *Apopolybia*, *Furnariana*, *Cylindroeca*, *Pedothoeca* e em *Trichinothorax* com exceção de *P. ignobilis* e *P. minarum*. Dentre os *Myrapetra*, aparece em *P. barbouri*.

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

(0) reta (fig. 18)

(1) convexa (fig. 19)

Em nossa análise esse é o único caráter de morfologia externa de adulto sinapomórfico para *Polybia*.

9. Região inferior da gena. L = 3, IC = 33, IR = 71.

(0) larga (fig. 20)

(1) estreita (fig. 21)

Caráter não utilizado anteriormente, estado “largo” presente no clado *Cylindroeca* + *Pedothoeca*.

10. Pubescência da gena. L = 6, IC = 33, IR = 77.

(0) presente em toda a superfície (fig. 22)

(1) ausente (fig. 23)

(2) ausente na região inferior (fig. 24)

O estado “ausente na região inferior” é encontrado em *Trichinothorax* (com exceção de *P. affinis*), em *Platypolybia* e em *Cylindroeca*. Nas espécies de *Pedothoeca* encontramos o estado “ausente” enquanto que nos outros subgêneros a pubescência é presente em toda a superfície.

11. Pontuação na frente. L = 7, IC = 28, IR = 54.

(0) presente (fig. 25)

(1) ausente (fig. 26)

(2) esparsa e rasa (fig. 27)

Além de *Apopolybia* e *Furnariana* a pontuação na frente está presente nas espécies de *Trichinothorax*: *P. lugubris*, *P. rufitarsis*, *P. tinctipennis*, *P. gorytoides* e *P. punctata*. O estado “esparsa e rasa” é encontrado em *P. (Synoecoides) depressa*.

12. Distância entre o clipeo e a base da antena. L = 10, IC = 20, IR = 66.

(0) tocando (fig. 28)

(1) curta (fig. 29)

(2) longa (fig. 30)

A base da antena toca o clipeo em *P. (Apopolybia) jurinei*, em *P. (Trichinothorax)* nas espécies: *P. lugubris*, *P. rufitarsis*, *P. tinctipennis*, *P. gorytoides*, *P. eberhardae* e *P. micans*, no subgênero *P. (Platypolybia)*, em *P. (Synoecoides)* + *P. (Polybia)*, e em *P. (Myrapetra)* em *P. flavifrons*, *P. dimorpha*, *P. barbouri* e *P. diguetana*. Essa distância é longa no subgênero *P. (Pedothoeca)*. Nas outras espécies do gênero, o estado que aparece é “curto”.

13. Região interocelar. L = 8, IC = 12, IR = 56.

(0) não elevada (fig. 31)

(1) elevada (fig. 32)

Apresentam o estado elevado as seguintes espécies: *P. (Trichinothorax) chrysothorax*, *P. (Pedothoeca) emaciata*, *P. (Pedothoeca) singularis*, *P. (Myrapetra) dimorpha*, *P. (Myrapetra) paulista* e o clado *P. (Myrapetra) juruana+*, com exceção de *P. (Myrapetra) catillifex*.

14. Pubescência no clipeo. L = 17, IC = 11, IR = 51.

- (0) ausente (fig. 33)
- (1) reduzida (fig. 34)
- (2) presente em toda a superfície (fig. 35)

O estado “presente em toda a superfície” aparece em *Polybia (Apopolybia) jurinei*, *P. (Formicicola) rejecta*, *P. (Furnariana) furnaria*, nas espécies *P. lugubris*, *P. affinis*, *P. chrysothorax*, *P. eberhardae* e *P. micans* do subgênero *Trichinothorax*. O clado *P. (Myrapetra) aequatorialis* também apresenta o estado 2, ocorrendo reversão no clado *P. (Synoecoides) depressa* + *P. (Polybia)* para o estado “ausente” e no clado *P. (Myrapetra) bicyttarella*+ para o estado “reduzida”, com mudança de estado em *P. (Myrapetra) bistrinata* e *P. (Myrapetra) catillifex* para o estado “ausente” e *P. (Myrapetra) platycephala* para o estado “presente”.

15. Clípeo em perfil (Carpenter *et al.*, 2000). L = 6, IC = 16, IR = 70.

- (0) convexo (fig. 36)
- (1) dorsalmente plano (fig. 37)

O estado “dorsalmente plano” foi considerado por Carpenter *et al.* (2000) como sinapomorfia do gênero *Polybia*. Em nossa análise morfológica, as espécies de *P. (Trichinothorax)* exceto *P. gorytoides*, *P. ignobilis* e *P. minarum*, *P. (Apopolybia)* e *P. (Cylindroeca)* apresentam o clípeo convexo.

16. Ápice do clípeo (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 3, IC = 66, IR = 0.

- (0) pontiagudo (fig. 38)
- (1) truncado (fig. 39)
- (2) emarginado (fig. 40)

O estado “truncado” é uma das autapomorfias do subgênero *P. (Synoecoides)*.

17. Pontuação no clípeo. L = 11, IC = 18, IR = 30.

(0) ausente (fig. 41)

(1) esparsa (fig. 42)

(2) presente (fig. 40)

A pontuação no clipeo é esparsa em *P. (Apopolybia)*, *P. (Platypolybia)*, *P. (Synoecoides)* e nas espécies de *P. (Trichinothorax)*: *P. gorytoides*, *P. punctata*, *P. ignobilis*, *P. chrysothorax* e *P. sericea*, sendo que em *P. tinctipennis* ocorre o estado “2” no qual as pontuações são mais densas.

18. Margem anterior do clipeo. L = 7, IC = 14, IR = 64.

(0) curva (fig. 41)

(1) reta (fig. 42)

Além de sustentar dois clados, *P. (Cylindroeca) dimidiata+* e *P. (Myrapetra) barbouri+*, a margem anterior do clipeo reta, aparece em *P. (Trichinothorax) tinctipennis*, *P. (T.) affinis*, *P. (T.) ignobilis*, *P. (Formicicola)*, *P. (Furnariana)*, *P. (Platypolybia) incerta* e *P. (P.) procellosa dubiata*. No restante das espécies do gênero a margem anterior do clipeo é curva.

19. Lobo lateral do clipeo. L = 11, IC = 54, IR = 80.

(0) triangular com base estreita, alongado (fig. 45)

(1) triangular, base larga, pontas arredondadas (fig. 43)

(2) base larga, bilobado abaixo, pontas arredondadas (fig. 44)

(3) curto, arredondado, não bilobado abaixo (fig. 46)

(4) hialino, formando um losango (fig. 47)

(5) trapezoide, margem superior reta (fig. 48)

(6) triangular, curto (fig. 49)

Apesar do alto número de estados e de passos, essa caráter possui um índice de retenção bastante elevado, sustentando vários ramos dentro da topologia obtida. Os subgêneros *Apopolybia*, *Trichinothorax*, *Cylindroeca* e *Synoecoides* apresentam o estado 2. *P. (Platypolybia)* e *P. (Pedothoeca) emaciata* apresentam o estado 5. *P. (Polybia)* possui o lobo clipeo conforme o estado 4. *P. (Alpha)* apresenta os estado 1. As outras duas espécies de *P. (Pedothoeca)* apresentam o estado 3, enquanto *P. (Formicicola)*, *P. (Furnaria)* e *P. (Myrapetra)* apresentam o estado 6.

20. Margem do clipeo entre o orifício tentorial e o olho. L = 13, IC = 7, IR = 42.

(0) reta (fig. 50)

(1) curva (fig. 51)

O estado “curvo” aparece em *Apopolybia*, *Formicicola*, *Polybia s.s.*, *Alpha*, *P. (Platypolybia) incerta*, em *Trichinothorax*, com exceção das espécies *P. rufitarsis*, *P. gorytoides*, *P. ignobilis* e *P. minarum*, em *Myrapetra* aparece em *P. aequatorialis*, *P. barbouri*, *P. juruana* e *P. scutellaris*.

21. Região inferior do olho. L = 5, IC = 20, IR = 33.

(0) não pronunciada para o interior do clipeo (fig. 52)

(1) pronunciada para o interior do clipeo (fig. 50)

Estado “pronunciado para o interior do clipeo” presente apenas em algumas espécies de *Myrapetra*, como *P. flavifrons*, *P. scrobalis*, *P. erythrothorax*, *P. ruficeps*, *P. bistriata* e *P. platycephala*.

22. Forma do clipeo. L = 14, IC = 14, IR = 55.

(0) mais largo que alto

(1) mais alto que largo

(2) tão largo quanto alto

O clípeo tão largo quanto alto pode ter surgido na base de *Polybia*, em *P. (Trichinothorax) lugubris* e *P. (Trichinothorax) affinis*<sup>+</sup> houve mudanças para o estado “1”, nesse último clado houve ainda outra transformação nas espécies *P. gorytoides*, *P. punctata* e *P. sericea* para o estado “0”. Em *P. (Formicicola)*, *P. (Synecoides)*, *P. (Alpha)* e *P. (Polybia)* (com exceção de *P. liliacea*, que apresenta o estado “2”) encontramos o estado “1”. Já em *P. (furnariana)*, *P. (Cylindroeca)*, *P. (Pedothoeca)* e *P. (Myrapetra) diguetana* encontramos o estado “0”.

#### Mesosoma

23. Carena pronotal anterior (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 3, IC = 66, IR = 0.

(0) presente (fig. 53)

(1) reduzida (fig. 54)

(2) lamelada (fig. 55)

A carena pronotal anterior, chamada por Richards (1978) de proeminência na frente da fôvea, encontra-se presente em todas as espécies de *Polybia* com exceção de *P. (Furnariana) furnaria*. *P. (Cylindroeca) dimidiata*, em especial, apresenta a carena pronotal anterior lamelada como caráter diagnóstico.

24. Carena pronotal dorsal (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 12, IC = 8, IR = 47.

(0) presente (fig. 56)

(1) ausente (fig. 57)

Carpenter *et al.* (2000) propôs três estados para este caráter: ausente, lamelado e pronoto dorsalmente comprimido. No presente estudo assumimos os estados presente e ausente referindo-se exclusivamente à carena pronotal, uma vez que a compressão dorsal do pronoto não interfere

na presença da carena pronotal dorsal. Dessa forma, a carena pronotal dorsal está ausente em *P. (Apopolybia) jurinei*, *P. (Trichinothorax) lugubris*, *P. (T.) affinis*, *P. (T.) gorytoides*, *P. (T.) ignobilis*, *P. (T.) minarum*, *P. (Formicicola)*, *P. (Furnariana)*, *P. (Platypolybia)*, *P. (Myrapetra) aequatorialis*, *P. (Alpha)*, *P. (Myrapetra) paulista*, *P. (Myrapetra) platycephala* e *P. (Myrapetra) occidentalis nigratela*<sup>+</sup> e presente nas outras espécies do gênero.

25. Mesoescuto. L = 2, IC = 50, IR = 66.

(0) convexo (fig. 61)

(1) plano (fig. 62)

Também considerado com três estados por Carpenter *et al.* (2000): *convexo*, *plano* e *aplanado*. Consideramos nesse estudo que os estados *planar* e *flattened* como um único estado: plano. O estado plano aparece duas vezes na topologia do gênero, uma no sugênero *P. (Alpha)* e outra no subgênero *P. (Synoecoides)*.

26. Setas no mesoescuto (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 8, IC = 33, IR = 85.

(0) longas (fig. 61)

(1) apressas (fig. 63)

(2) ausentes (fig. 62)

Carpenter *et al.* (2000) não colocavam o estado ausente encontrado em alguns subgêneros como *Polybia s.s.* e *Myrapetra*. Assim, as setas no mesoescuto são apressas em *P. (Apopolybia) jurinei*, *P. (Formicicola) rejecta*, *P. (Synoecoides) depressa*, *P. (Myrapetra) aequatorialis*, *P. (Myrapetra) flavifrons*, no restante do subgênero *Myrapetra* encontra-se ausente, os outros subgêneros de *Polybia* apresentam setas longas.

27. Mesoescutelo (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 3, IC = 66, IR = 66.

(0) convexo (fig. 58)

(1) elevado, em relação ao restante do mesossoma (fig. 61)

(2) plano (fig. 62)

No trabalho de Carpenter *et al.* (2000) são propostos quatro estados: convexo, plano, aplanado e comprimido. No presente estudos desconsideramos o estado aplanado e comprimido e acrescentamos o estado elevado. O mesoescutelo plano, da mesma forma que o mesoescuto plano, só aparecem em *P. (Platypolybia)* e *P. (Synoecoides)*.

28. Metanoto (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) convexo (fig. 64)

(1) plano em perfil (fig. 65)

Carpenter *et al.* (2000) propôs os estados *projecting* e *compressed*, porém nesse estudo consideramos apenas plano ou convexo. O estado “plano em perfil” desse caráter aparece apenas nas espécies *Brechygastra lecheguana* e *Chartergus globiventris* do grupo externo.

29. Fóvea pronotal (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 4, IC = 25, IR = 25.

(0) Ausente (fig. 66)

(1) presente (fig. 67)

Em *Polybia*, a única espécie que não apresenta fóvea pronotal é *P. (Furnariana) furnaria*.

30. Sulco protorácico externo. L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) ausente

(1) presente

Presente no clado *Epipona+Polybia*.

31. Margem do mesoescuto (Carpenter *et al.*, 2000). L = 3, IC = 33, IR = 66.

(0) ausente

(1) presente

O mesoescuto emarginado aparece em *P. (Apopolybia)*, *P. (Trichinothorax) affinis* e *P. (Trichinothorax) velutina*<sup>+</sup>.

32. Orifício do propódeo (Carpenter *et al.*, 2000). Não informativo.

(0) alargado dorsalmente

(1) estreito

Estado “estreito” autapomórfico para *Polybia (Formicicola) rejecta*.

33. Região inferior do pronoto. L = 6, IC = 16, IR = 0.

(0) com margens retas (fig. 68)

(1) com margens curvas (fig. 67)

Apresentam pronoto com margens inferiores curvas as espécies *P. (Trichinothorax) lugubris*, *P. (Trichinothorax) rufitarsis*, *P. (Myrapetra) barbouri* e *P. (Synoecoides) depressa*.

34. Pronoto. L = 9, IC = 11, IR = 11.

(0) tão largo quanto alto (figs. 67, 68)

(1) mais alto que largo (fig. 66).

O pronoto é mais alto que largo em *P. (Trichinothorax) gorytoides*, *P. (T.) velutina*, *P. (T.) punctata*, *P. (T.) eberhardae*, *P. (T.) sericea*, *P. (Pedothoeca) emaciata* e *P. (Pedothoeca) spinifex*.

35. Sulco escrobal (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 13, IC = 15, IR = 60.

(0) incompleto (fig. 69)

(1) ausente (fig. 70)

(2) completo (fig. 71).

Ausente em *P. (Trichinothorax) chrysothorax* e *P. (Furnariana) furnaria*, o sulco escrobal aparece incompleto em *P. (Apopolybia) jurinei*, *P. (Trichinothorax) tinctipennis*, *P. (T.)*

*gorytoides*, *P. (Formicicola) rejecta*, *P. (Plarypolybia)* e no clado *P. (Myrapetra) aequatorialis*<sup>+</sup> com reversões em *P. flavifrons*, *P. (Synocoides) depressa*, *P. diguetana* e *P. occidentalis occidentalis*<sup>+</sup> ocorrendo novamente o estado incompleto em *P. bistrinata*+*P. platycephala*.

36. Pontuação na mesopleura. L = 5, IC = 40, IR = 78.

(0) presente (fig. 72)

(1) ausente (Fig. 73)

(2) esparsa (fig. 74)

Ausente nos cladogramas *P. (Trichinothorax) velutina*<sup>+</sup> e *P. (Formicicola) rejecta*<sup>+</sup> sendo presente em *P. (Alpha) quadricincta* e esparsa em *P. (Synoecoides) depressa*.

37. Margem entre o metaepímero e o propódeo. L = 13, IC = 15, IR = 31.

(0) Reta (fig. 75)

(1) curva (fig. 76)

(2) emarginada (fig. 77)

O estado “margem curva” aparece em *P. (Trichinothorax) affinis*, *P. (Platypolybia)*, *P. (Myrapetra) flavifrons*, *P. (M.) belemensis*, *P. (M.) barbouri*, *P. (M.) juruana*, *P. (M.) ruficeps*, *P. (M.) occidentalis nigratela* *P. (Polybia)*, *P. (Alpha) bifasciata*. O estado “emarginado” está presente em *P. (Myrapetra) diguetana*, *P. (M.) erythrothorax* e *P. (M.) scutellaris*.

38. Forma do metaepisterno. L = 4, IC = 25, IR = 40.

(0) pouco mais largo que o metaepímero (figs. 75, 77)

(1) duas vezes ou mais, mais largo que o metaepímero (fig. 76)

O estado “1” aparece em *P. (Furnariana)*, *P. (Synoecoides)* e *P. (Alpha)*.

39. Região inicial do mesoescuto em perfil. L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) elevando gradualmente (fig. 63)

(1) não elevada (fig. 62)

A região inicial do mesoescuto não se elevando é um estado sinapomórfico para o clado *P. (Synoecoides)+P. (Polybia)*.

40. Pilosidade na mesopleura. L = 2, IC = 50, IR = 95.

(0) presente (figs. 72, 74, 75)

(1) ausente (fig. 77)

A ausência de pilosidade na mesopleura aparece no clado *P. dimorpha*<sup>+</sup> com reversão no clado *P. bifasciata*<sup>+</sup>.

41. Rugosidade no metaepímero. L = 5, IC = 20, IR = 71.

(0) ausente (figs. 76, 77)

(1) presente (figs. 72, 74)

O metaepímero apresenta rugosidade em *P. (Apopolybia)*, *P. (Trichinothorax)* com exceção de *P. (T.) tinctipennis* e *P. (T.) affinis* e *P. (Myrapetra) barbouri*.

42. Pilosidade no pronoto. L = 3, IC = 66, IR = 96.

(0) longos (figs. 61, 66)

(1) apressos (figs. 56, 63)

(2) ausentes (fig. 57)

No clado *P. aequatorialis*<sup>+</sup> nas espécies de *Myrapetra*, os pelos do pronoto são apressos, e em ((*Synocoides+Polybia s.s.*)+*Alpha*) estão ausentes. Nas outras espécies de *Polybia* esses pelos são alongados.

43. Pilosidade no mesoescuto. L = 3, IC = 66, IR = 96.

(0) presente (fig. 75)

(1) ausente (fig. 77)

(2) curvos (fig. 61)

44. Pilosidade no mesoescutelo. L = 2, IC = 50, IR = 96.

(0) presente (fig. 78)

(1) ausente [1] (fig. 79)

45. Pilosidade no metanoto. L = 2, IC = 50, IR = 96.

(0) presente (fig. 78)

(1) ausente (fig. 79)

Os três últimos caracteres apresentam a mesma distribuição, sendo que o estado “ausente” aparece no clado *P. dimorpha*<sup>+</sup>.

46. Pilosidade no propódeo. L = 7, IC = 28, IR = 81

(0) muitos (fig. 78)

(1) poucos (fig. 80)

(2) nenhum (fig. 79)

A pilosidade no propódeo é reduzida (estado 1) em *P. (Apopolybia)* e em *P. aequatorialis*<sup>+</sup>. E aparece como ausente em *P. (Polybia)*, *P. (Myrapetra) diguetana*, *P. (M.) bistriata*, *P. (M.) platycephala* e *P. (M.) catillifex*.

47. Forma do metanoto. L = 11, IC = 27, IR = 70.

(0) arredondado (fig. 81)

(1) projetando-se no propódeo (fig. 82)

(2) angulado (fig. 83)

(3) reto (fig. 65)

No grupo interno temos apenas os estados “angulado” e “arredondado”. Sendo que o estado angulado aparece em *P. (Trichinothorax) minarum*, *P. (Furnariana)*, *P. (Platypolybia)*, *P. (Pedothoeca) spinifex*, *P. (Myrapetra)* e *P. (Synoecoides)*.

48. Pontuação no mesoescuto (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 6, IC = 16, IR = 70.

(0) presente (fig. 84)

(1) ausente (fig. 85)

49. Pontuação no mesoescutelo. L = 7, IC = 14, IR = 66.

(0) presente (fig. 84, 86)

(1) ausente (fig. 85)

Os caracteres 48 e 49 se comportam quase da mesma forma. Sendo a pontuação presente em *P. (Apopolybia)*, *P. (Trichinothorax)*, com exceção do clado *P. chrysothorax*<sup>+</sup>, *P. (Furnariana)*, *P. (Cylindroeca)* e *P. (Alpha) quadricincta*. No estado 49 a pontuação aparece ainda em *P. (Platypolybia) procellosa procellosa*.

50. Pontuação no metanoto. L = 6, IC = 16, IR = 50.

(0) ausente (fig. 84)

(1) presente (fig. 85)

A pontuação no metanoto está presente em *P. (Trichinothorax)*, com exceção do clado *P. chrysothorax*<sup>+</sup>, em *P. (Apopolybia)* e em *P. (Alpha) quadricincta*.

51. Pontuação no propódeo. L: 3, IC = 33, IR = 85.

(0) presente (fig. 84)

(1) ausente (fig. 85)

Esse caráter foi usado no estudo de Carpenter *et al.* (2000) com três estados. Além de presente e ausente, Carpenter *et al.* (2000) utilizaram o estado “*rugous-punctate*” para *Epipona*. Visto que esse estado é a presença de pontuações, esse caráter pode ser considerado binário. A pontuação no propódeo está presente em *P. (Trichinothorax)*, com exceção do clado *P. chrysothorax*<sup>+</sup> e em *P. (Apopolybia)*.

52. Pontuação no pronoto. L = 9, IC = 22, IR = 50.

(0) presente, profunda (fig. 89)

(1) presente, rasa (fig. 90)

(2) ausente (fig. 91)

A pontuação no pronoto aparece em seu estado “presente e profunda” somente em *P. (Trichinothorax) lugubris*, *P. (T.) rufitarsis* e *P. (T.) tinctipennis*. O estado “presente e rasa” pode ser encontrado em *P. (T.) affinis*, *P. (T.) gorytoides*, *P. (T.) punctata*, *P. (T.) ignobilis*, *P. (T.) sericea*, *P. (Apopolybia)*, *P. (Furnariana)* e *P. (Alpha) quadricincta*.

53. Largura do pronoto em vista dorsal. L = 12, IC = 8, IR = 42.

(0) laterais mais largas que anterior (fig. 88)

(1) laterais iguais a anterior (fig. 86)

O pronoto em vista dorsal possui as laterais mais largas que a região anterior em *P. (Apopolybia) jurinei*, *P. (Trichinothorax) rufitarsis*, *P. (T.) tinctipennis*, *P. (T.) affinis*, *P. (Furnariana) furnaria*, *P. (Pedothoeca)*, *P. (Myrapetra) dimorpha*, *P. (Alpha) quadricincta*, *P. (A.) signata*, *P. (Synoecoides) depressa*, *P. (Myrapetra) occidentalis venezuelana*, *P. (M.) o. nigratella* e *P. (M.) catillifex*. Nas outras espécies, a parte lateral do pronoto possui a mesma largura da parte anterior.

54. Forma do mesoescuto. L = 9, IC = 11, IR = 27.

(0) tão largo quanto longo (fig. 84)

(1) mais longo que largo (fig. 85)

O mesoescuto é mais alongado antero-posteriormente (estado 1) em *P. (Apopolybia) jurinei*, *P. (Trichinothorax) rufitarsis*, *P. (Trichinothorax) ignobilis*, *P. (T.) sericea*, *P. (T.) chrysothorax*, *P. (Formicicola) rejecta*, *P. (Synoecoides) depressa* e *P. (Polybia)*.

55. Margem anterior do mesoescuto. L = 9, IC = 22, IR = 12.

(0) flabelada (fig. 86)

(1) obtusa (fig. 87)

(2) deltóide (fig. 88)

A maioria das espécies de *Polybia* possui a margem anterior do mesoescuto na forma flabelada, mais convexa que a forma deltóide que está presente apenas em *P. (Apopolybia) jurinei*, *P. (Furnariana) furnaria*, *P. (Pedothoeca) spinifex*, *P. (Synoecoides) depressa*, *P. (Myrapetra) occidentalis venezuelana*, *P. (M.) o. nigratella* e *P. (Myrapetra) catillifex*.

56. Concavidade do propódeo (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 8, IC = 37, IR = 58.

(0) ausente (fig. 92)

(1) somente na região central partindo do metanoto (fig. 93)

(2) somente na região central partindo depois do metanoto (fig. 94)

(3) região larga, ocupando grande área do propódeo (fig. 95)

Carpenter *et al.* (2000) propuseram sete estados para esse caráter. Entretanto, os estados englobavam mais de uma característica para o caráter fazendo com que alguns estados se sobrepusessem, como por exemplo os estados profundo/basal, profundo/largo e raso/largo. Dessa forma, estamos propondo quatro estados relacionados ao local e tamanho da concavidade. O

estado “3” está presente apenas no clado *P. (Synoecoides)* + *P. (Polybia)*. O subgênero *Trichinothorax* apresenta os outros tipos de variações na concavidade do propódeo, sendo que *P. lugubris*, *P. punctata* e o clado *P. velutina*<sup>+</sup> apresentam uma concavidade na região central do propódeo iniciando no centro distante do metanoto. *P. affinis*, *P. gorytoides* e *P. minarum* apresentam a concavidade, porém iniciando em contato com o metanoto.

57. Válvula do propódeo (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 7, IC = 42, IR = 73.

- (0) sem saliências
- (1) com emarginação secundária
- (2) alargada anteriormente
- (3) sem saliências e larga

#### Metassoma

58. Pecíolo metassomal (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 6, IC = 66, IR = 75.

- (0) lados paralelos, peciolado
- (1) subsésil
- (2) ápice estreito
- (3) curto e largo, peciolado
- (4) longo e peciolado

O pecíolo curto e largo aparece apenas em *Apopolybia*, *Alpha* e *Polybia s.s.*, enquanto em *Synoecoides* o pecíolo é subsésil e nas outras espécies do gênero o primeiro segmento do metassoma é longo e peciolado.

59. Largura de T1 em vista lateral. L: 3, IC = 33, IR = 75.

- (0) região posterior muito mais larga que anterior (fig. 98)
- (1) região posterior pouco mais larga que anterior (fig. 96)

Em *P. (Trichinothorax) gorytoides*, *P. (Synoecoides)* e *P. (Polybia)* a região posterior ao espiráculo é muito mais larga que a região anterior, enquanto que nas outras espécies a região posterior é um pouco mais larga.

60. Região anterior de T1. L = 6, IC = 16, IR = 61.

(0) região anterior ao espiráculo mais curta (fig. 99)

(1) região anterior ao espiráculo com mesmo comprimento da região mais grossa (fig. 97)

*Polybia (Apopolybia) jurinei*, *P. (Trichinothorax) gorytoides*, *P. (Furnariana) furnaria* e o clado *P. (Alpha) bifasciata*<sup>+</sup> apresentam a região anterior ao espiráculo mais curta, diferente das outras espécies de *Polybia*.

61. Pilosidade no metassoma. L = 4, IC = 50, IR = 91.

(0) presente em todo metassoma (figs. 99, 103)

(1) presente apenas em T1 (figs. 100, 101)

(2) ausente (figs. 96, 97)

A pilosidade presente em todo o metassoma é plesiomórfico para o gênero, a presença de pelos apenas no tergo 1 aparece no clado *P. aequatorialis*<sup>+</sup> desaparecendo totalmente em *P. depressa*<sup>+</sup> e reaparecendo em *P. (Myrapetra) paulista*.

62. Pontuação no metassoma. L = 2, IC = 100, IR = 100.

(0) presente (fig. 103)

(1) presente em T1 apenas (fig. 101)

(2) ausente (figs. 96, 97, 102)

A ausência de pontuações no metassoma é uma sinapomorfia de *Polybia*, sendo que em *P. (Trichinothorax) punctata* a pontuação ocorre no tergo 1.

63. Espiráculo em T1. L = 9, IC = 11, IR = 20.

(0) não projetado (figs. 78, 80)

(1) projetado (fig. 79)

Algumas espécies de *Polybia* apresentam os espiráculos de T1 projetados lateralmente, como *P. (Trichinothorax) chrysothorax*, *P. (T.) sericea*, *P. (Pedothoeca) emaciata*, *P. (Myrapetra) aequatorialis*, *P. (M.) diguetana*, *P. (M.) paulista*, *P. (M.) bicyttarela*, *P. (M.) occidentalis venezuelana*, *P. (M.) fastidiosuscula* e *P. (M.) platycephala*.

64. Gaster. L = 6, IC = 33, IR = 50.

(0) altura de T1 menor que altura de T2-T6 (figs. 98, 99)

(1) altura de T1 igual à altura de T2-T6 (figs. 97, 100, 102)

(2) altura de T1 maior que altura de T2-T6 (fig. 96)

Em *P. (Platypolybia) incerta*, *P. (Synoecoides)* e *P. (Polybia)* a altura do tergo 1 é menor que a altura dos tergos 2-6. *P. (Myrapetra) aequatorialis*, *P. (M.) fastidiosuscula* e *P. (M.) catillifex* a altura de T1 é relativamente maior que a altura de T2-T6. Nas outras espécies a altura é aproximadamente a mesma.

65. Cutícula (Richards, 1978; Carpenter *et al.*, 2000). L = 4, IC = 25, IR = 57.

(0) opaca (figs. 3, 14, 19)

(1) brilhante (figs. 15, 18, 33)

Apresentam cutícula brilhante apenas os representantes dos subgêneros *Pedothoeca* e *Cylindroeca*, além de *P. (Trichinothorax) gorytoides*.

Caracteres morfológicos de larva (Dias Filho, 1975; Kojima, 1998)

66. Ponta hipostomal. L = 2, IC = 50, IR = 91.

- (0) Aproximadamente reta
  - (1) Margem ventral produzindo-se ventralmente próxima à base da mandíbula
67. Seta cranial. L = 2, IC = 50, IR = 0.
- (0) Pequena e incospícua
  - (1) Conspícua, em forma de cerda
68. Antena. Não informativo.
- (0) Pequena
  - (1) Grande
69. Distância antena-orifício tentorial anterior. Não informativo.
- (0) Maior que o diâmetro da antena
  - (1) Menor que o diâmetro da antena
70. Largura do labro. L = 4, IC = 25, IR = 40.
- (0) Mais estreito que a maior largura do clipeo
  - (1) Aproximadamente tão largo quanto a maior largura do clipeo
71. Margem dorsal do labro exceto a area membranosa dorsal. Não informativo.
- (0) Estreitada na região que se junta ao clipeo
  - (1) Não estreitada na região que se junta ao clipeo
72. Espículas no palato. L = 3, IC = 33, IR = 33.
- (0) Presente ventralmente, lateralmente ou ambos
  - (1) Ausente
73. Forma das espículas do palato. Não informativo.
- (0) Apontando apicalmente
  - (1) No formato de escama

74. Espícula no cório mandibular. L = 2, IC = 50, IR = 66.

(0) Ausente

(1) Presente

75. Mandíbulas. L = 6, IC = 50, IR = 84.

(0) Tocando ou levemente separadas quando fechadas

(1) Alongadas, atenuadas, cruzadas quando fechadas

(2) Reduzidas em tamanho, largamente separadas quando fechadas, dentes alongados

(3) Reduzidas em tamanho, dentes curtos ou quase desaparecendo.

76. Dentes mandibulares. L = 6, IC = 33, IR = 42.

(0) Dois, aproximadamente iguais em tamanho

(1) Dois, um menor

(2) Um

77. Seta mandibular. L = 3, IC = 33, IR = 50.

(0) Ausente

(1) Presente

78. Espículas maxilares. L = 1, IC = 100, IR = 100.

(0) Presente na superfície superior ou extendendo-se apicalmente

(1) Presente basalmente ou lateralmente nas superfícies superior e inferior

(2) Ausente

79. Palpo maxilar. L = 3, IC = 33, IR = 71.

(0) Plano apicalmente

(1) Não plano, irregular apicalmente

80. Premento. Não informativo.

(0) Circular ou subcircular

(1) Arredondado-quadrado

81. Palpo labial. Não informativo.

(0) Fino, plano apicalmente

(1) Fracamente bilobado apicalmente

82. Espícula no posmento. Não informativo.

(0) Ausente

(1) Presente ventralmente, lateralmente ou ambos

(2) Densa em aproximadamente toda a superfície

83. Primeiro espiráculo. Não informativo.

(0) Tão largo ou levemente mais largo que os outros espiráculos

(1) 1,5 x mais largo

84. Setas no ventre do primeiro segmento torácico. Não informativo.

(0) Pequenas ou diminutas

(1) Cerdas finas

85. Setas no ventre do primeiro segmento abdominal. Não informativo.

(0) Pequenas ou diminutas

(1) Cerdas finas

86. Espículas no ventre do segundo e terceiro segmentos do tórax. L = 2, IC = 50, IR = 0.

(0) Simples, pontiagudas no ápice

(1) Simples, arredondadas no ápice, ou com dentes diminutos no ápice

Caracteres de arquitetura de ninho (Wenzel, 1998).

87. Reforço do envelope. L = 4, IC = 25, IR = 50.

(0) pedaços de celulose

(1) pedaços de celulose e reforço com sobreposição

88. Material do envelope. L = 5, IC = 60, IR = 77.

(0) Matéria vegetal

(1) Pequenos fragmentos

(2) Barro

(3) Fibras longas

89. Secreção. L = 3, IC = 33, IR = 87.

(0) Esparsa

(1) Comum, pelo menos no topo

90. Favo primário. L = 4, IC = 50, IR = 88.

(0) Inicialmente séssil, crescendo pra fora do substrato

(1) Inteiramente séssil

(2) Suportado por uma folha *buttressed*

91. Entrada. L = 7, IC = 14, IR = 33.

(0) Ventral

(1) Lateral

92. Esculturas abaixo da entrada. L = 3, IC = 33, IR = 50.

(0) Nenhuma

(1) Um par de reforços

93. Envelope secundário. L = 6, IC = 33, IR = 42.

(0) Próximo ao favo precedente, com uma passagem estreita

(1) Distante do favo precedente, com passagem larga

94. Ângulos abruptos na superfície superior do ninho. L = 3, IC = 33, IR = 60.

(0) Ausente

(1) Presente

95. Ângulos abruptos na superfície inferior do ninho. L = 5, IC = 20, IR = 63.

(0) Ausente

(1) Presente

96. Tipo do ninho. L = 2, IC = 50, IR = 0.

(0) Astelocítaro

(1) Fragnocítaro

**Tabela 2.** Matriz de caracteres. Contendo os caracteres de morfologia de adulto 1-65, de morfologia de larva 66-86 e de caracteres de ninho 87-96. Polimorfismos são indicados pelos símbolos: \$ → [0,1], # → [1,2] e \* → [0,2], pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado, e hífen (-) indicam caracteres não aplicáveis.

| Táxons                               | Caracteres |            |            |            |
|--------------------------------------|------------|------------|------------|------------|
|                                      | 1          | 11         | 21         | 31         |
| <i>Protopolybia sedula</i>           | 0001000000 | 1011000000 | 1100000010 | 0010011000 |
| <i>Brachygastra lecheguana</i>       | 2000000000 | 0000001050 | 0001001100 | 0011100000 |
| <i>Chartergus globiventris</i>       | 0000000000 | 0002000000 | 0001000100 | 0000001000 |
| <i>Protonectarina sylveirae</i>      | 2011000010 | 0010001030 | 0000000010 | 0001000000 |
| <i>Charterginus fulvus</i>           | 1011001010 | 0001110001 | 0110000000 | 0001100100 |
| <i>Epipona tatua</i>                 | 0200110001 | 0000022020 | 0000020001 | 0000000000 |
| <i>Polybia jurinei</i>               | 0001001110 | 0002001021 | 0201010011 | 1000000000 |
| <i>Polybia rufitarsis</i>            | 1000001112 | 0001000020 | 0200000011 | 0010200000 |
| <i>Polybia tinctipennis</i>          | 1001011112 | 0000002121 | 0200000011 | 0000000000 |
| <i>Polybia lugubris</i>              | 0001001112 | 0002000021 | 0101000011 | 0010200000 |
| <i>Polybia affinis</i>               | 1011001110 | 1102000121 | 0101000011 | 1000201000 |
| <i>Polybia gorytoides</i>            | 1000001112 | 0001101020 | 0001000011 | 0001000000 |
| <i>Polybia ignobilis</i>             | 1210010112 | 1101101120 | 0101000011 | 0000200000 |
| <i>Polybia minarum</i>               | 1101010112 | 1101101020 | 0101000011 | 0000200000 |
| <i>Polybia punctata</i>              | 0101011112 | 0101001021 | 0000000011 | 0001200000 |
| <i>Polybia velutina</i>              | 0001101112 | 1101000021 | 0100000011 | 1001210000 |
| <i>Polybia chrysothorax</i>          | 0011001112 | 1112001021 | 0100000011 | 1000110000 |
| <i>Polybia sericea</i>               | 1201001112 | 1101001021 | 0000000011 | 1000210000 |
| <i>Polybia eberhardae</i>            | 0001001112 | 1002000021 | 0100000011 | 1001210000 |
| <i>Polybia micans</i>                | 0001001112 | 1002000021 | 0100000011 | 1001210000 |
| <i>Polybia dimidiata</i>             | 0200001102 | 1100000120 | 0020000011 | 0000210000 |
| <i>Polybia emaciata</i>              | 1100001101 | 1210100150 | 0000000011 | 0001210000 |
| <i>Polybia singularis</i>            | 1200001101 | 1210100160 | 0000000011 | 0000210000 |
| <i>Polybia spinifex</i>              | 1200001101 | 1200100160 | 0000000011 | 0001210000 |
| <i>Polybia furnaria</i>              | 0001001110 | 0102100130 | 0011000001 | 0000110100 |
| <i>Polybia rejecta</i>               | 0010000110 | 1102100131 | 0101010011 | 0100010000 |
| <i>Polybia incerta</i>               | 1110000112 | 1001001151 | 0201102011 | 0000011000 |
| <i>Polybia procellosa dubiata</i>    | 1010000112 | 1001101150 | 0201102011 | 0000011000 |
| <i>Polybia procellosa procellosa</i> | 1010000112 | 1001101050 | 0201102011 | 0000011000 |
| <i>Polybia aequatorialis</i>         | 1101000110 | 1102100031 | 0201010011 | 0000010000 |
| <i>Polybia flavifrons</i>            | 0001110110 | 1002100030 | 1200010011 | 0000211000 |
| <i>Polybia dimorpha</i>              | 0000100110 | 1012100030 | 0200020011 | 0000010001 |
| <i>Polybia belemensis</i>            | 1000100110 | 1102100030 | 0200020011 | 0000011001 |
| <i>Polybia barbouri</i>              | 1001101110 | 1002100131 | 0200020011 | 0010011001 |

**Tabela 2.** Continuação. Matriz de caracteres. Contendo os caracteres de morfologia de adulto 1-65, de morfologia de larva 66-86 e de caracteres de ninho 87-96. Polimorfismos são indicados pelos símbolos: \$ → [0,1], # → [1,2] e \* → [0,2], pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado, e hífen (-) indicam caracteres não aplicáveis.

| Táxons                                   | Caracteres |            |            |            |
|--|------------|------------|------------|------------|
|  | 1          | 11         | 21         | 31         |
| <i>Polybia depressa</i>                  | 1100110110 | 2000111120 | 0100112011 | 0010220111 |
| <i>Polybia liliacea</i>                  | 0001110110 | 1000100141 | 0200020011 | 0000011011 |
| <i>Polybia striata</i>                   | 0001110110 | 1000100141 | 0100020011 | 0000011011 |
| <i>Polybia bifasciata</i>                | 0010100110 | 1102100111 | 0101020011 | 0000011100 |
| <i>Polybia quadricincta</i>              | 0010100110 | 1102100111 | 0101020011 | 0000000100 |
| <i>Polybia signata</i>                   | 0010100110 | 1102100111 | 0101020011 | 0000010100 |
| <i>Polybia diguetana</i>                 | 0001100110 | 1002100030 | 0000020011 | 0000212001 |
| <i>Polybia paulista</i>                  | 0011100110 | 1112100030 | 0201020011 | 0000010001 |
| <i>Polybia bicyttarela</i>               | 0010110110 | 1101100030 | 0200020011 | 0000010001 |
| <i>Polybia scrobalis</i>                 | 0011110110 | 1101100030 | 1200020011 | 0000010001 |
| <i>Polybia juruana</i>                   | 0111110110 | 1111100031 | 0200020011 | 0000011001 |
| <i>Polybia occidentalis occidentalis</i> | 0111110110 | 1111100030 | 0200020011 | 0000210001 |
| <i>Polybia erythrothorax</i>             | 0011110110 | 1111100030 | 1200020011 | 0000212001 |
| <i>Polybia scutellaris</i>               | 1111110110 | 1111100031 | 0200020011 | 0000212001 |
| <i>Polybia occidentalis cinctus</i>      | 0110110110 | 1111100030 | 0200020011 | 0000210001 |
| <i>Polybia ruficeps</i>                  | 1110110110 | 1111100030 | 1200020011 | 0000211001 |
| <i>Polybia bistrata</i>                  | 0110110110 | 1110100030 | 1200020011 | 0000010001 |
| <i>Polybia platycephala</i>              | 0110110110 | 1112100030 | 1201020011 | 0000010001 |
| <i>Polybia occidentalis venezuelana</i>  | 0111100110 | 1111100030 | 0200020011 | 0000210001 |
| <i>Polybia occidentalis nigratella</i>   | 0111110110 | 1111100030 | 0201020011 | 0000211001 |
| <i>Polybia catilifex</i>                 | 1000010110 | 1100100030 | 0201020011 | 0000210001 |
| <i>Polybia fastidiosuscula</i>           | 1101010110 | 1111100030 | 0201020011 | 0000210001 |

**Tabela 2.** Continuação. Matriz de caracteres. Contendo os caracteres de morfologia de adulto 1-65, de morfologia de larva 66-86 e de caracteres de ninho 87-96. Polimorfismos são indicados pelos símbolos: \$ → [0,1], # → [1,2] e \* → [0,2], pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado, e hífen (-) indicam caracteres não aplicáveis.

| Táxons                               | Caracteres |             |             |                |
|--------------------------------------|------------|-------------|-------------|----------------|
|                                      | 41         | 51          | 61          | 71             |
| <i>Protopolybia sedula</i>           | 0000001110 | 121000?400  | 000000????? | ???????????    |
| <i>Brachygastra lecheguana</i>       | 0000003000 | 0000101200  | 0000001110  | 1\$00321\$10   |
| <i>Chartergus globiventris</i>       | 0000003000 | 0000001200  | 0001000111  | 1010220110     |
| <i>Protonectarina sylveirae</i>      | 0000000001 | 0000000200  | 000010?111  | 0???200??0     |
| <i>Charterginus fulvus</i>           | 1000003001 | 000120?201  | 000110????? | ???????????    |
| <i>Epipona tatua</i>                 | 1211120001 | 0001200010  | 2011101000  | 11-1210100     |
| <i>Polybia jurinei</i>               | 1000010001 | 0101202310  | 0201000111  | 1???01???0     |
| <i>Polybia rufitarsis</i>            | 1000000000 | 000103\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia tinctipennis</i>          | 0000000000 | 000000\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia lugubris</i>              | 1020000000 | 001002\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia affinis</i>               | 0000000001 | 010001\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia gorytoides</i>            | 1000000001 | 011001\$400 | 0201110111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia ignobilis</i>             | 1000000001 | 011100\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia minarum</i>               | 1000002001 | 021001\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia punctata</i>              | 1000000001 | 011002\$411 | 0101010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia velutina</i>              | 1000000001 | 021002\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia chrysothorax</i>          | 1000000110 | 121102\$411 | 0211010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia sericea</i>               | 1000000110 | 111102\$411 | 0211010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia eberhardae</i>            | 1020000110 | 121002\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia micans</i>                | 1000000110 | 121002\$411 | 0201010111  | 11-00#0*00     |
| <i>Polybia dimidiata</i>             | 0000000000 | 1211001411  | 02011?0??1  | 1?-?01???0     |
| <i>Polybia emaciata</i>              | 0000000110 | 1200002411  | 0211100111  | 1\$11321010    |
| <i>Polybia singularis</i>            | 0000000110 | 1200002411  | 0201100111  | 1\$11321010    |
| <i>Polybia spinifex</i>              | 0000002110 | 1200202411  | 0201100111  | 1\$11321010    |
| <i>Polybia furnaria</i>              | 0000002000 | 1100202410  | 02010?????  | ???????????    |
| <i>Polybia rejecta</i>               | 0000000110 | 1211002411  | 0201010110  | 1010221000     |
| <i>Polybia incerta</i>               | 0000002110 | 1210002411  | 02000?????  | ???????????    |
| <i>Polybia procellosa dubiata</i>    | 0000002110 | 1210002411  | 02010?????  | ???????????    |
| <i>Polybia procellosa procellosa</i> | 0000002100 | 1210002411  | 02010?????  | ???????????    |
| <i>Polybia aequatorialis</i>         | 0100012110 | 1210000411  | 12120\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia flavifrons</i>            | 0100012110 | 1210000411  | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia dimorpha</i>              | 0111112110 | 1200000411  | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia belemensis</i>            | 0111112110 | 1210000411  | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia barbouri</i>              | 1111110110 | 1210000411  | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |

**Tabela 2.** Continuação. Matriz de caracteres. Contendo os caracteres de morfologia de adulto 1-65, de morfologia de larva 66-86 e de caracteres de ninho 87-96. Polimorfismos são indicados pelos símbolos: \$ → [0,1], # → [1,2] e \* → [0,2], pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado, e hífen (-) indicam caracteres não aplicáveis.

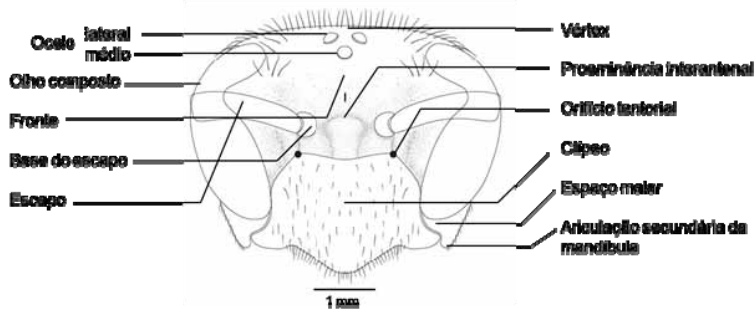
| Táxons                                   | Caracteres |            |             |                |
|--|------------|------------|-------------|----------------|
|  | 41         | 51         | 61          | 71             |
| <i>Polybia depressa</i>                  | 0211112110 | 1201233100 | 22000?????  | ???????????    |
| <i>Polybia liliacea</i>                  | 0211120110 | 1211031300 | 22000?011?  | 1010210000     |
| <i>Polybia striata</i>                   | 0211120110 | 1211031300 | 22000?011?  | 1010210000     |
| <i>Polybia bifasciata</i>                | 0211110110 | 1210001310 | 1201000110  | 11-0100010     |
| <i>Polybia quadricincta</i>              | 0211110001 | 1100031310 | 1201000110  | 11-0100010     |
| <i>Polybia signata</i>                   | 0211110110 | 1200001310 | 1201000110  | 11-0100010     |
| <i>Polybia diguetana</i>                 | 0111122110 | 1210000411 | 12110\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia paulista</i>                  | 0111112110 | 1210000411 | 02110\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia bicyttarela</i>               | 0111112110 | 1210000411 | 12110\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia scrobalis</i>                 | 0111112110 | 1210000411 | ?2010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia juruana</i>                   | 0111112110 | 1210000411 | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia occidentalis occidentalis</i> | 0111112110 | 1210000411 | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia erythrothorax</i>             | 0111112110 | 1210000411 | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia scutellaris</i>               | 0111112110 | 1210000411 | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia occidentalis cinctus</i>      | 0111112110 | 1210000411 | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia ruficeps</i>                  | 0111112110 | 1210000411 | ?2010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia bistrata</i>                  | 0111122110 | 1210000411 | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia platycephala</i>              | 0111122110 | 1210000411 | 12110\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia occidentalis venezuelana</i>  | 0111110110 | 1200200411 | 12110\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia occidentalis nigratella</i>   | 0111112110 | 1200200411 | 12010\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia catilifex</i>                 | 0111122110 | 1200200411 | 12020\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |
| <i>Polybia fastidiouscula</i>            | 0111112110 | 1210000411 | 12120\$0111 | 1\$1\$2200\$\$ |

**Tabela 2.** Continuação. Matriz de caracteres. Contendo os caracteres de morfologia de adulto 1-65, de morfologia de larva 66-86 e de caracteres de ninho 87-96. Polimorfismos são indicados pelos símbolos: \$ → [0,1], # → [1,2] e \* → [0,2], pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado, e hífen (-) indicam caracteres não aplicáveis.

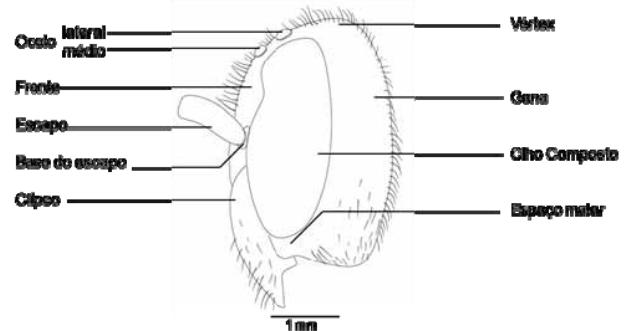
| Táxons                               | Caracteres   |           |
|--------------------------------------|--------------|-----------|
|                                      | 81           | 91        |
| <i>Protopolybia sedula</i>           | ???????3?1   | 101000    |
| <i>Brachygastra lecheguana</i>       | \$100000100  | 111101    |
| <i>Chartergus globiventris</i>       | 0\$00010301  | 000111    |
| <i>Protonectarina sylveirae</i>      | ??0???0311   | 000001    |
| <i>Charterginus fulvus</i>           | ???????3?1   | 102000    |
| <i>Epipona tatua</i>                 | 0101100001   | 001011    |
| <i>Polybia jurinei</i>               | ??????1000   | 100001    |
| <i>Polybia rufitarsis</i>            | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia tinctipennis</i>          | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia lugubris</i>              | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia affinis</i>               | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia gorytoides</i>            | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia ignobilis</i>             | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia minarum</i>               | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia punctata</i>              | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia velutina</i>              | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia chrysothorax</i>          | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia sericea</i>               | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia eberhardae</i>            | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia micans</i>                | 0100010012   | 101001    |
| <i>Polybia dimidiata</i>             | ??????1000   | 101001    |
| <i>Polybia emaciata</i>              | 01\$00\$0200 | 101001    |
| <i>Polybia singularis</i>            | 01\$00\$0200 | 101001    |
| <i>Polybia spinifex</i>              | 01\$00\$0200 | 101001    |
| <i>Polybia furnaria</i>              | ??????0200   | 001111    |
| <i>Polybia rejecta</i>               | 01100?0001   | 001001    |
| <i>Polybia incerta</i>               | ??????0000   | 100111    |
| <i>Polybia procellosa dubiata</i>    | ??????0000   | 100111    |
| <i>Polybia procellosa procellosa</i> | ??????0000   | 100111    |
| <i>Polybia aequatorialis</i>         | 0#0001\$000  | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia flavifrons</i>            | 0#0001\$000  | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia dimorpha</i>              | 0#0001\$000  | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia belemensis</i>            | 0#0001\$000  | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia barbouri</i>              | 0#0001\$000  | 10\$\$\$1 |

**Tabela 2.** Continuação. Matriz de caracteres. Contendo os caracteres de morfologia de adulto 1-65, de morfologia de larva 66-86 e de caracteres de ninho 87-96. Polimorfismos são indicados pelos símbolos: \$ → [0,1], # → [1,2] e \* → [0,2], pontos de interrogação (?) indicam estado indeterminado, e hífen (-) indicam caracteres não aplicáveis.

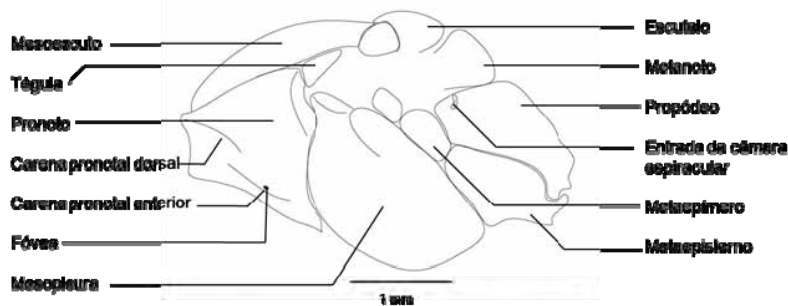
| Táxons                                   | Caracteres  |           |
|--|-------------|-----------|
|  | 81          | 91        |
| <i>Polybia depressa</i>                  | ??????0000  | 111011    |
| <i>Polybia liliacea</i>                  | 0100011000  | 000011    |
| <i>Polybia striata</i>                   | 0100011000  | 000011    |
| <i>Polybia bifasciata</i>                | 0100011110  | 011011    |
| <i>Polybia quadricincta</i>              | 0100011110  | 011011    |
| <i>Polybia signata</i>                   | 0100011110  | 011011    |
| <i>Polybia diguetana</i>                 | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia paulista</i>                  | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia bicyttarella</i>              | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia scrobalis</i>                 | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia juruana</i>                   | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia occidentalis occidentalis</i> | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia erythrothorax</i>             | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia scutellaris</i>               | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia occidentalis cinctus</i>      | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia ruficeps</i>                  | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia bistrata</i>                  | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia platycephala</i>              | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia occidentalis venezuelana</i>  | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia occidentalis nigratella</i>   | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia catilifex</i>                 | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |
| <i>Polybia fastidioscula</i>             | 0#0001\$000 | 10\$\$\$1 |



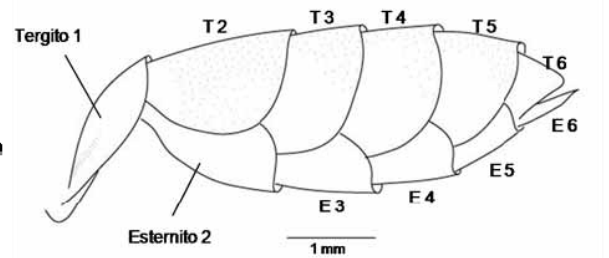
**Cabeça: vista frontal**



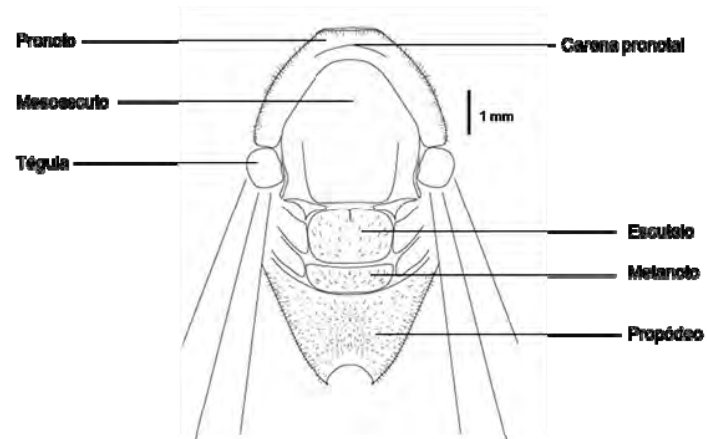
**Cabeça: vista lateral**



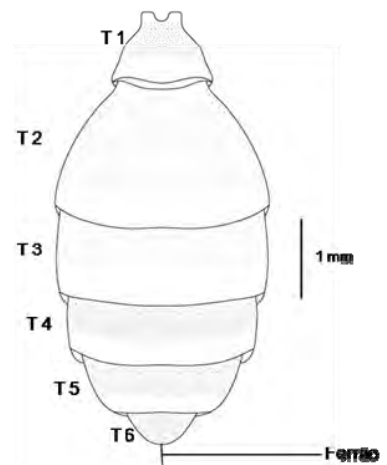
**Mesosoma: vista lateral**



**Metassoma: vista lateral**



**Mesosoma: vista dorsal**

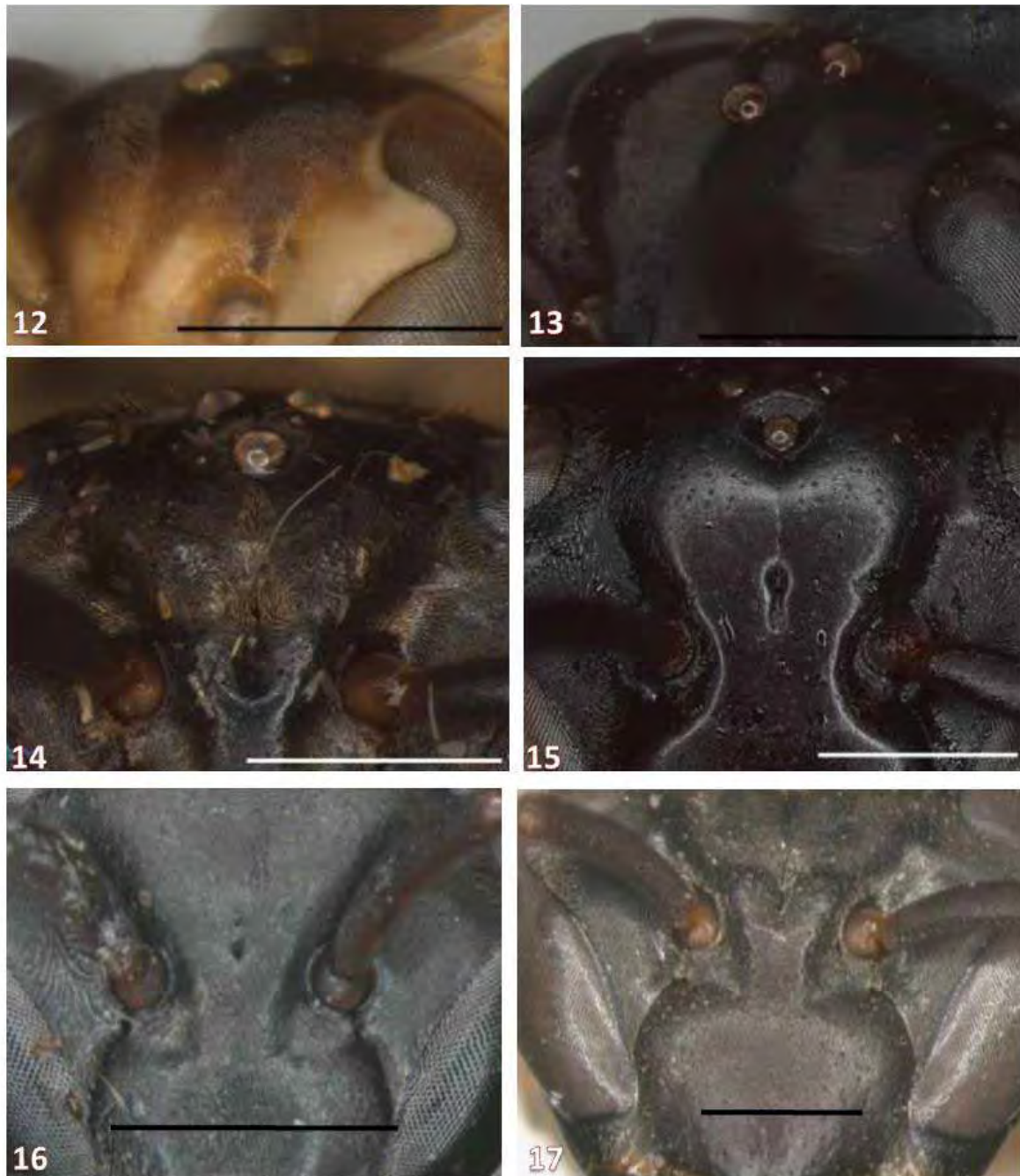


**Metassoma: vista dorsal**

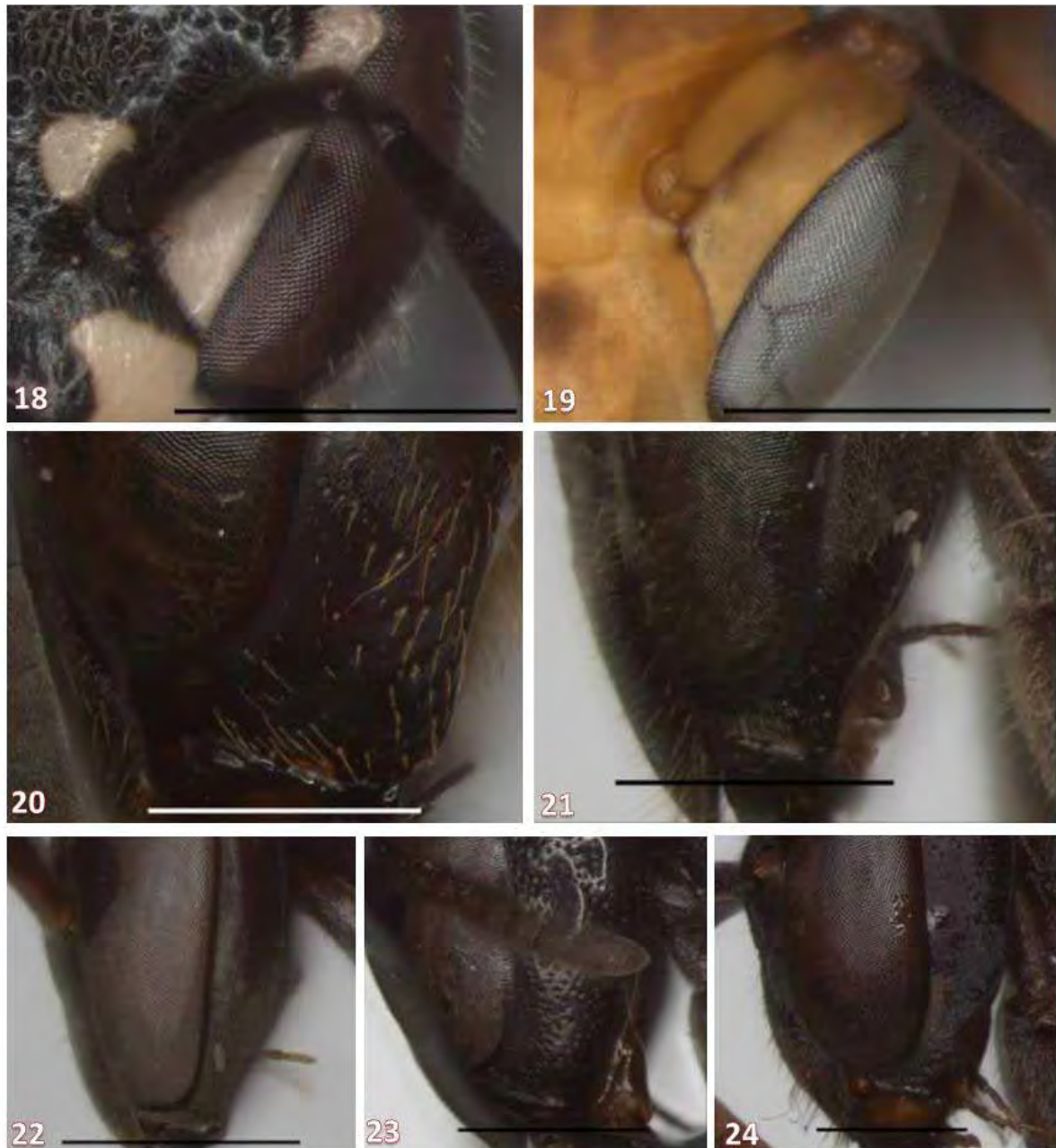
**Figura 1:** Morfologia externa de Polistinae, indicando nomes das estruturas segundo Carpenter & Marques (2001).



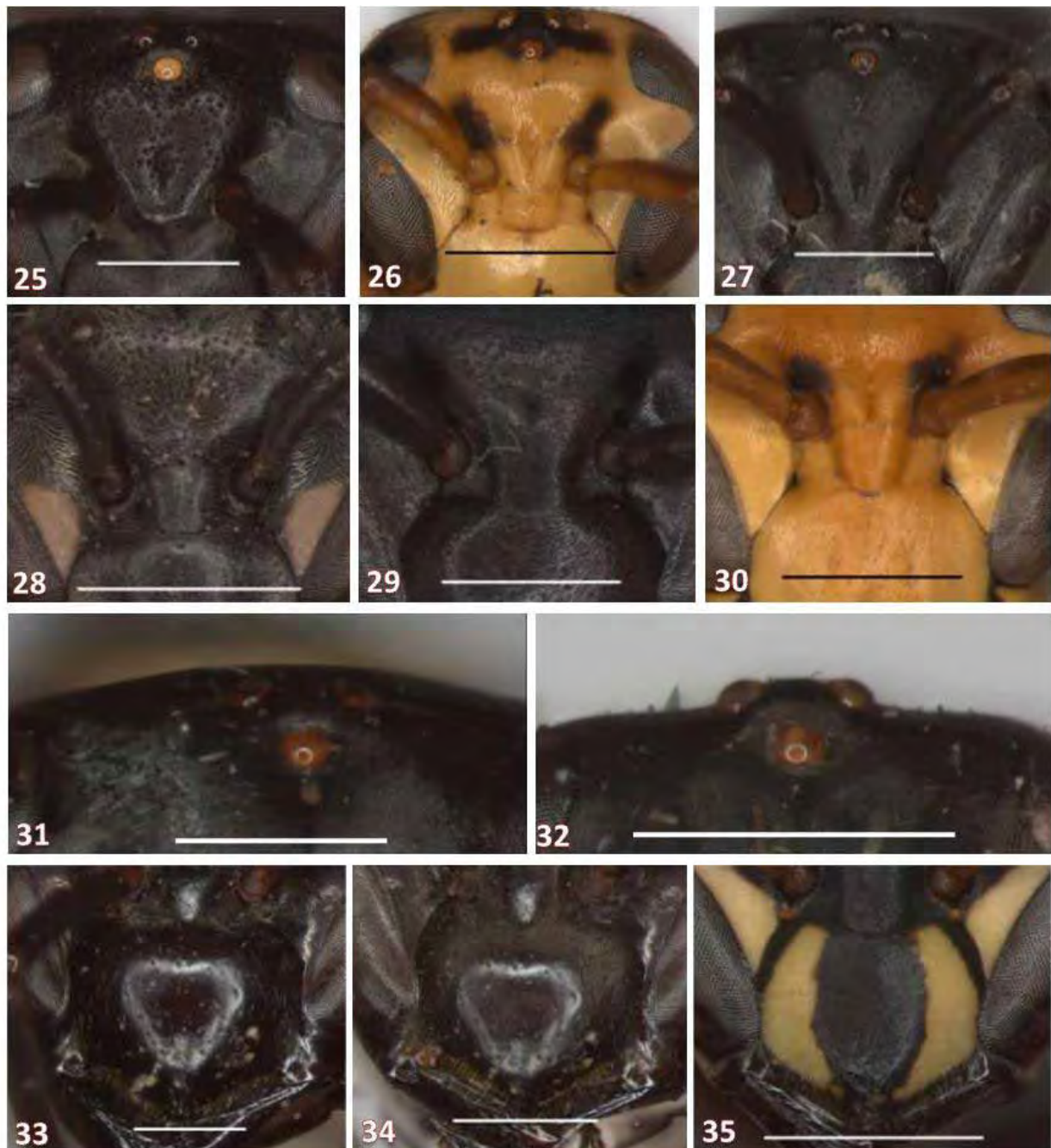
**Figuras 2-11:** Cabeça - vista frontal: 2: *Polybia (Polybia) striata*; 3: *Polybia (Trichinothorax) rufitarsis*; 4: *Protonectarina sylveirae*; 5: *Polybia (Alpha) quadricincta*; 6: *Polybia (Trichinothorax) micans*; 7: *Polybia (Pedothoea) singularis*; vista lateral: 8: *Polybia (Alpha) quadricincta*; 9: *Polybia (Trichinothorax) cryshothorax*; vista dorsal: 10: *Polybia (Pedothoea) spinifex*; 11: *Polybia (Trichinothorax) chrysothorax*. Escala = 1mm.



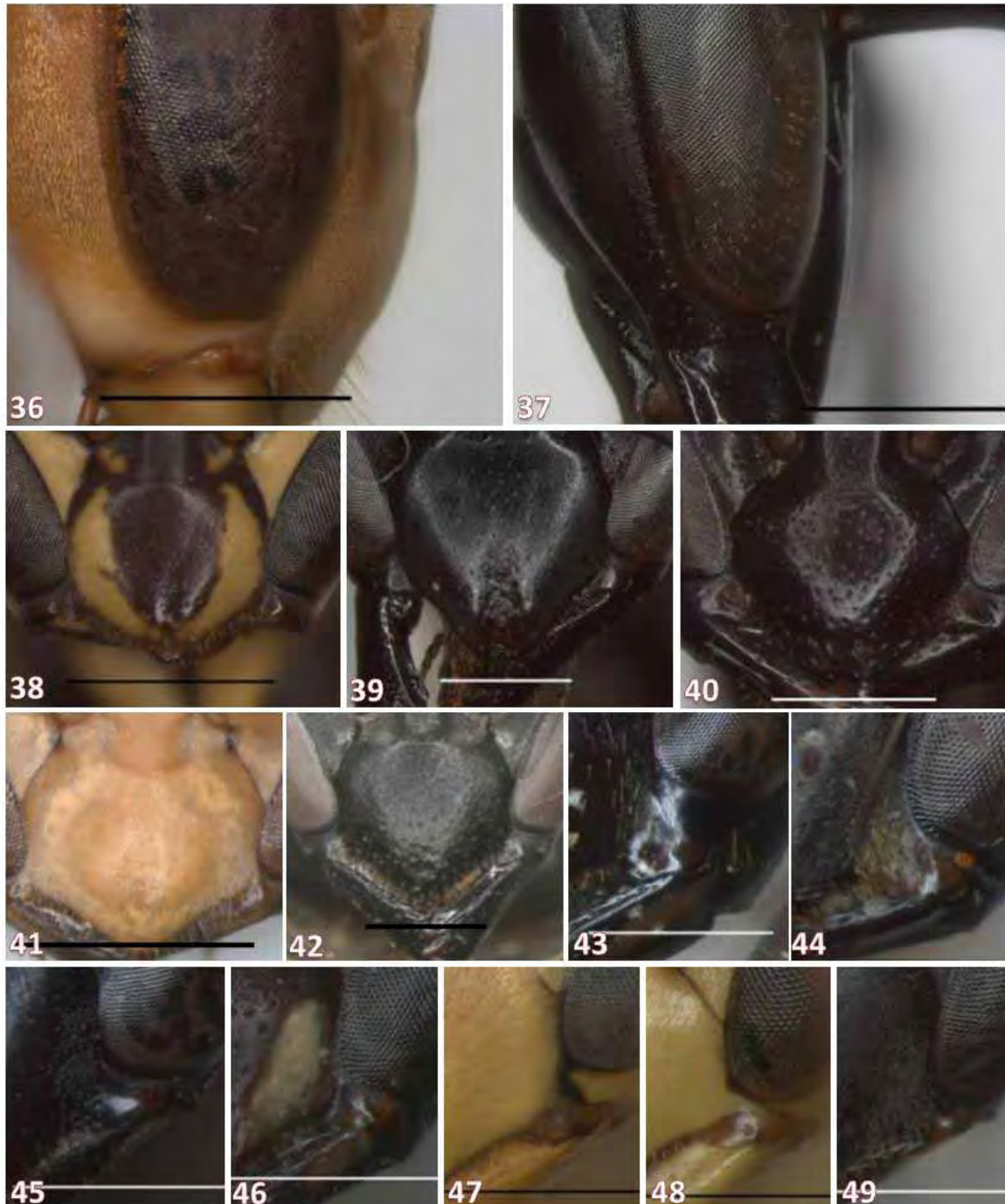
**Figuras 12-17:** cabeça - vista frontal: 12: *Polybia (Platypolybia) incerta*; 13 *Polybia (Myrapetra) scutellaris*; 14: *Polybia (Trichinothorax) chrysothorax*; 15: *Polybia (Synoecoides) depressa*; 16: *Polybia (Alpha) signata*; 17: *Polybia (Trichinothorax) sericea*. Escala =1mm.



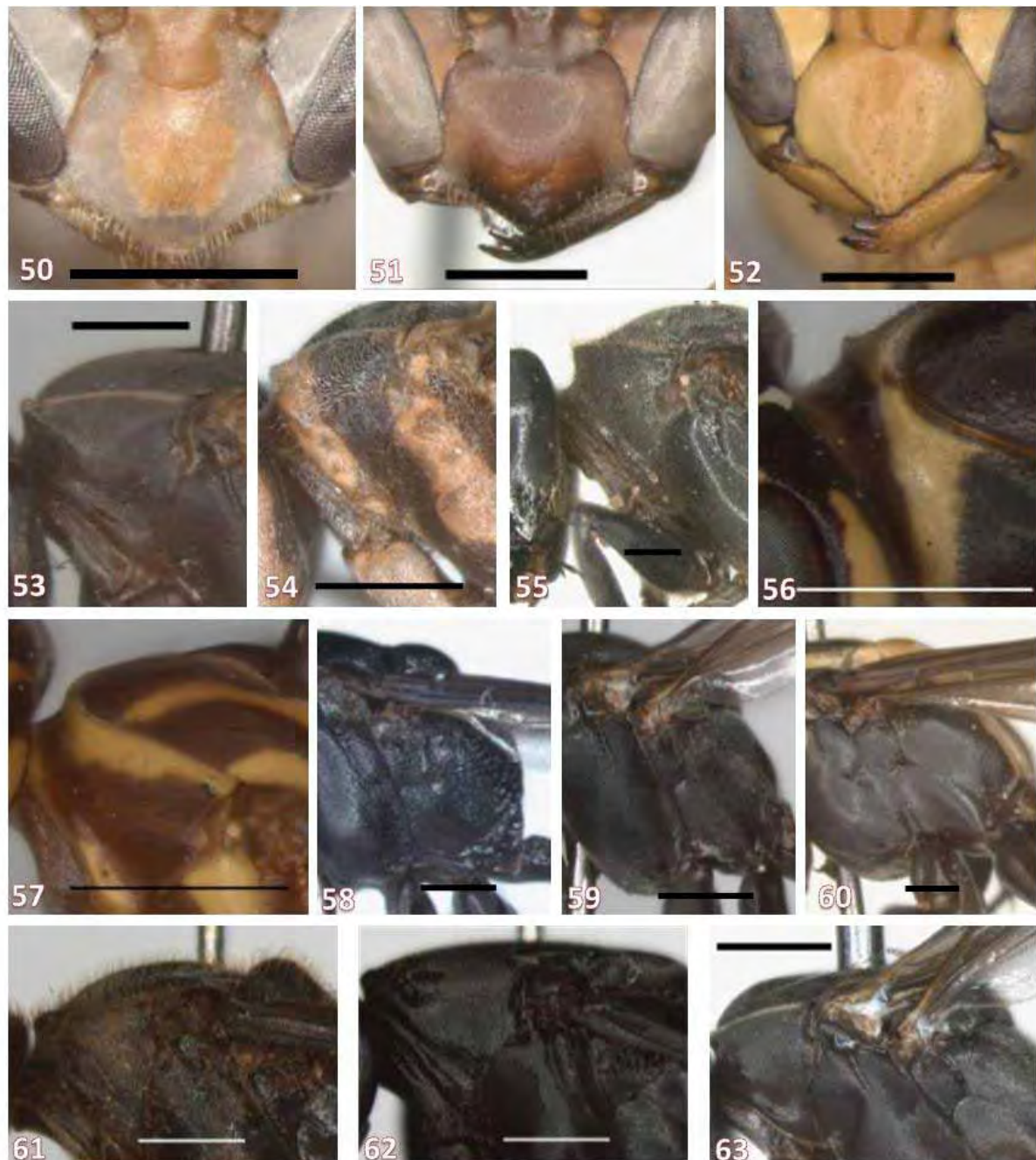
**Figuras 18-24:** Cabeça - vista frontal: 18: *Protonectarina sylveirae*; 19: *Polybia (Myrapetra) erythrothorax*; vista lateral: *Polybia (Cylindroeca) dimidiata*; 21: *Polybia (Formicicola) rejecta*; 22: *Polybia (Myrapetra) aequatorialis*; 23: *Epipona* sp.; 24: *Polybia (Trichinothorax) lugubris*. Escala = 1mm.



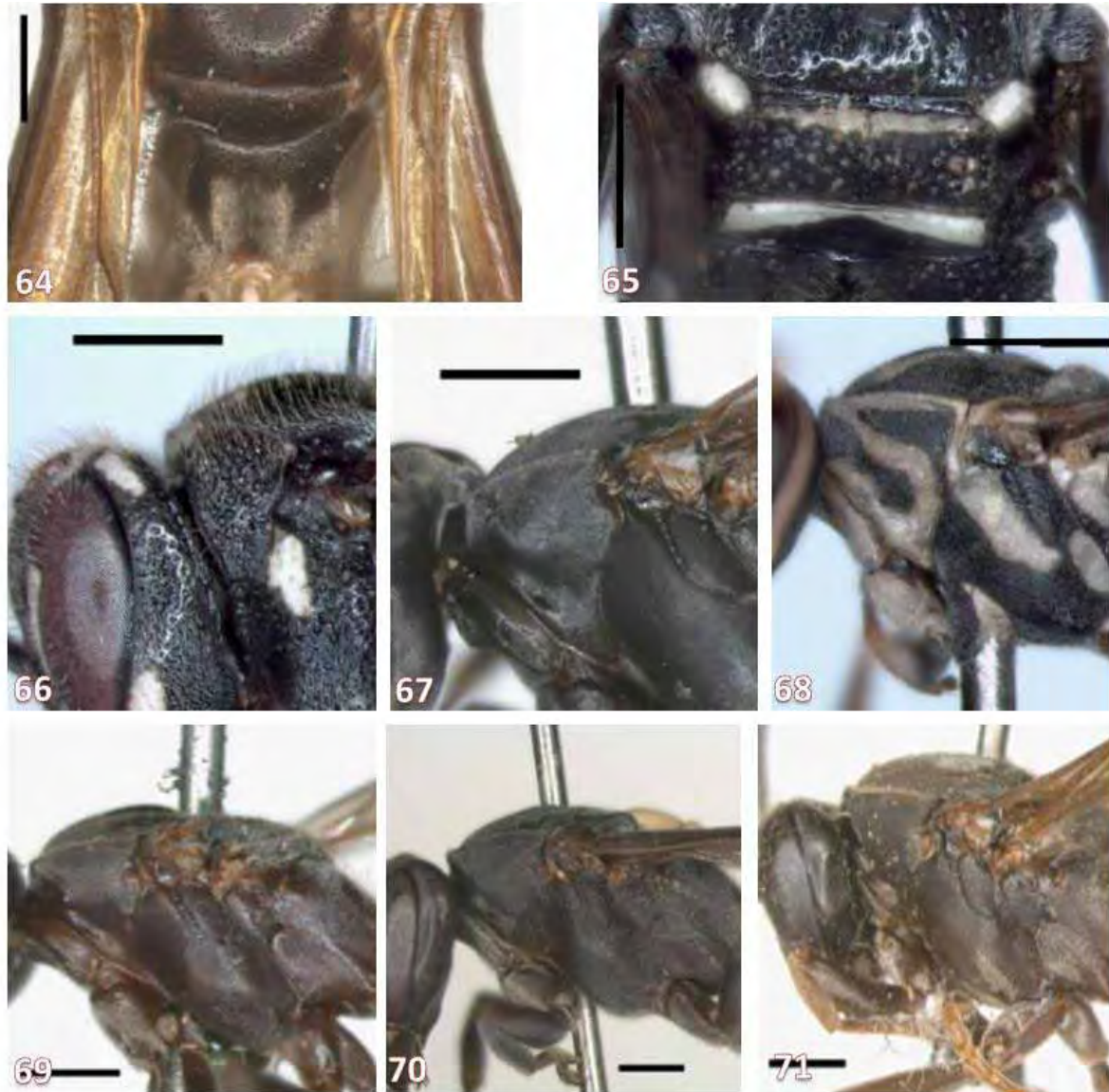
**Figuras 25-35:** Cabeça - vista frontal: 25: *Polybia (Trichinothorax) punctata*; 26: *Polybia (Pedothoeca) emaciata*; 27: *Polybia (Trichinothorax) ignobilis*; 28: *Polybia (Myrapetra) dimorpha*; 29: *Polybia (Polybia) liliacea*; 30: *Polybia (Pedothoeca) singularis*; 31: *Polybia (Polybia) liliacea*; 32: *Polybia (Myrapetra) dimorpha*; 33: *Polybia (Cylindroeca) dimidiata*; 34: *Polybia (Trichinothorax) sericea*; 35: *Polybia (Myrapetra) occidentalis*. Escala = 1mm.



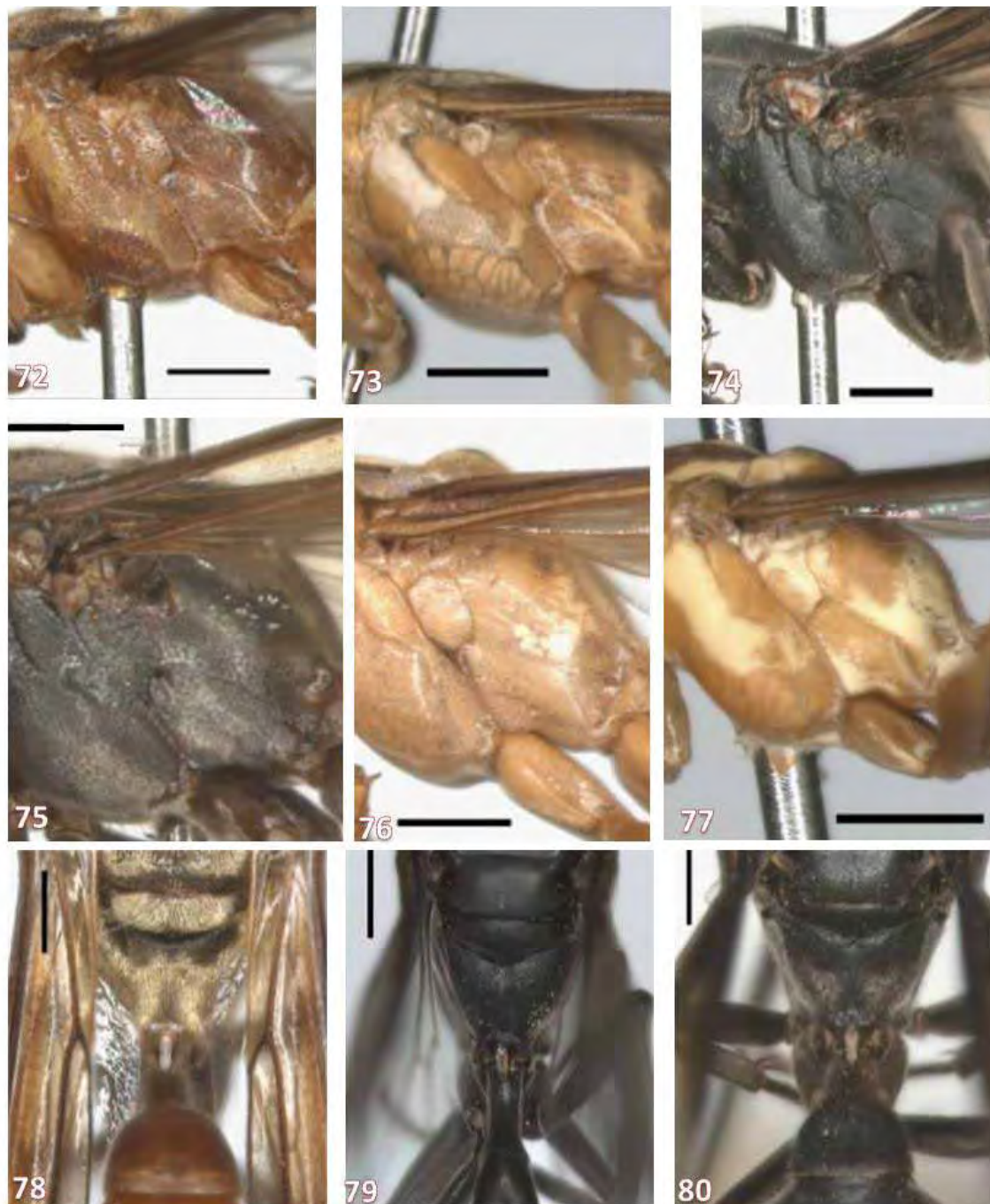
**Figuras 36-49:** Cabeça - vista lateral: 36: *Polybia (Trichinothorax) micans*; 37: *Polybia (Synoecoides) depressa*; 38: *Polybia (Myrapetra) fastidiosuscula*; 39: *Polybia (Synoecoides) depressa*; 40: *Epipona sp.*; 41: *Polybia (Myrapetra) erythrothorax*; 42: *Polybia (Trichinothorax) ignobilis*; 43: *Polybia (Cylindroeca) dimidiata*; 44: *Polybia (Trichinothorax) chrysothorax*; 45: *Polybia (Polybia) liliacea*; 46: *Polybia (Platypolybia) procellosa dubiata*; 47: *Polybia (Pedothoeca) singularis*; 48: *Polybia (Pedothoeca) emaciata*; 49: *Polybia (Formicicola) rejecta*. Escala = 1mm.



**Figuras 50-63:** Cabeça - vista frontal: 50: *Polybia (Myrapetra) bycittarella*; 51: *Polybia (Trichinothorax) velutina*; 52: *Polybia (Pedothoeca) singularis*; mesossoma - vista lateral: 53: *Polybia (Formicicola) rejecta*; 54, 56: *Polybia (Furnariana) furnaria*; 55, 61: *Polybia (Cylindroeca) dimidiata*; 57: *Polybia (Myrapetra) bistriata*; 58: *Epipona* sp.; 59: *Polybia (Alpha) quadricincta*; 60: *Polybia (Polybia) liliacea*; 62: *Polybia (Synoecoides) depressa*; 63: *Polybia (Myrapetra) aequatorialis*. Escala = 1mm.



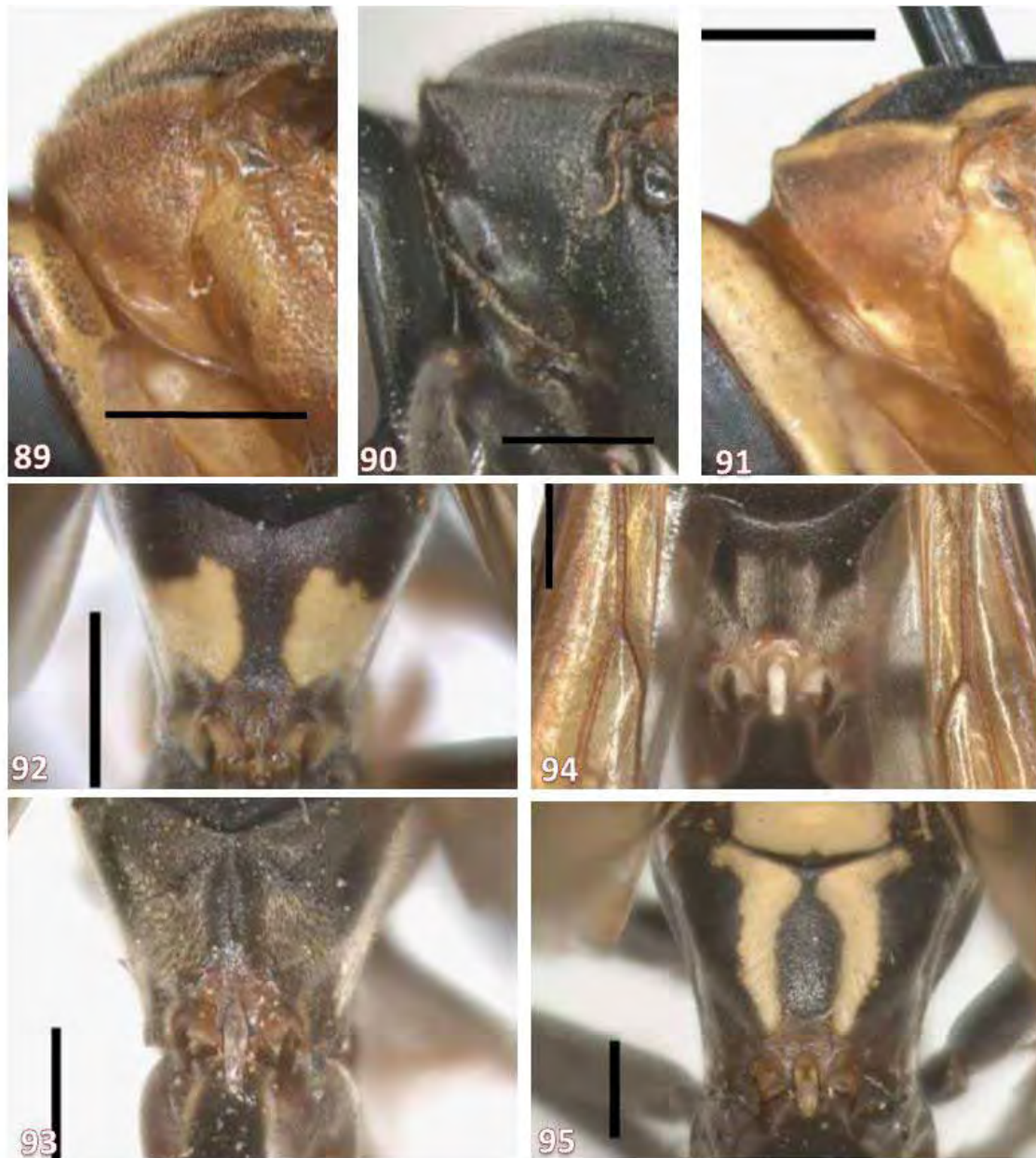
**Figuras 64-71:** Mesosoma - vista dorsal: 64: *Polybia (Trichinothorax) velutina*; 65: *Brachygastra lecheguana*; vista lateral: 65: *Brachygastra lecheguana*; 67: *Polybia (Myrapetra) scutellaris*; 68: *Protopolybia* sp.; 69: *Polybia (Platypolybia) procellosa dubiata*; 70: *Polybia (Apopolybia) jurinei*; 71: *Polybia (Trichinothorax) minarum*. Escala = 1mm.



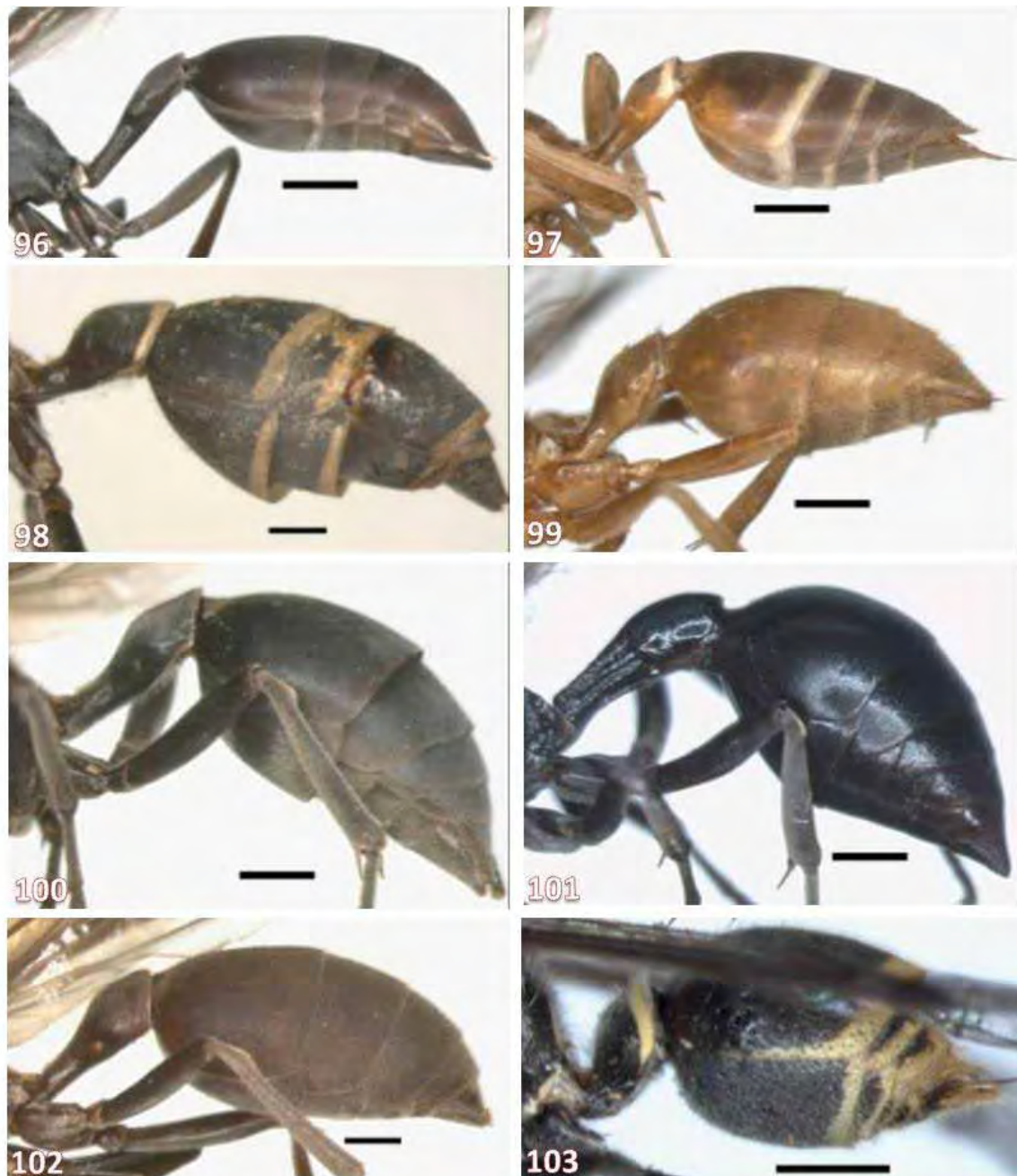
**Figuras 72-80:** Mesossoma - vista lateral: 72: *Polybia (Trichinothorax) procellosa*; 73: *Polybia (Platypolybia) incerta*; 74: *Polybia (Trichinothorax) ignobilis*; 75: *Polybia (Trichinothorax) punctata*; 76: *Polybia (Pedotheoeca) spinifex*; 77: *Polybia (Myrapetra) bistrinata*; mesossoma e tergo 1 - vista dorsal: 78: *Polybia (Myrapetra) diguetana*; 79: *Polybia (Trichinothorax) chrysothorax*; 80: *Polybia (Trichinothorax) ignobilis*. Escala = 1mm.



**Figuras 81-88:** Metanoto - vista dorsal: 81: *Polybia (Trichinothorax) micans*; 82: *Protopolybia* sp.; 83: *Polybia (Myrapetra) platycephala*; Mesosoma - vista dorsal: 84: *Polybia (Trichinothorax) punctata*; 85: *Polybia (Polybia) liliacea*; 86: *Polybia (Platypolybia) procellosa procellosa*; 87: *Brachygastra lecheguana*; 88: *Epipona* sp. Escala = 1mm.



**Figuras 89-95:** Pronoto - vista lateral: 89: *Polybia (Trichinothorax) gorytoides*; 90: *Polybia (Trichinothorax) ignobilis*; 91: *Polybia (Myrapetra) catilifex*; propódeo - vista dorsal: 92: *Polybia (Myrapetra) fastidiosuscula*; 93: *Polybia (Trichinothorax) minarum*; 94: *Polybia (Trichinothorax) velutina*; 95: *Polybia (Polybia) liliacea*. Escala = 1mm.



**Figuras 96-103:** Metassoma - vista lateral: 96: *Polybia (Myrapetra) aequatorialis*; 97: *Polybia (Platypolybia) procellosa procellosa*; 98: *Polybia (Polybia) liliacea*; 99: *Polybia (Trichinothorax) gorytoides*; 100: *Polybia (Trichinothorax) ignobilis*; 101: *Epipona* sp.; 102: *Polybia (Trichinothorax) punctata*; *Protonectarina sylveirae*. Escala = 1mm.

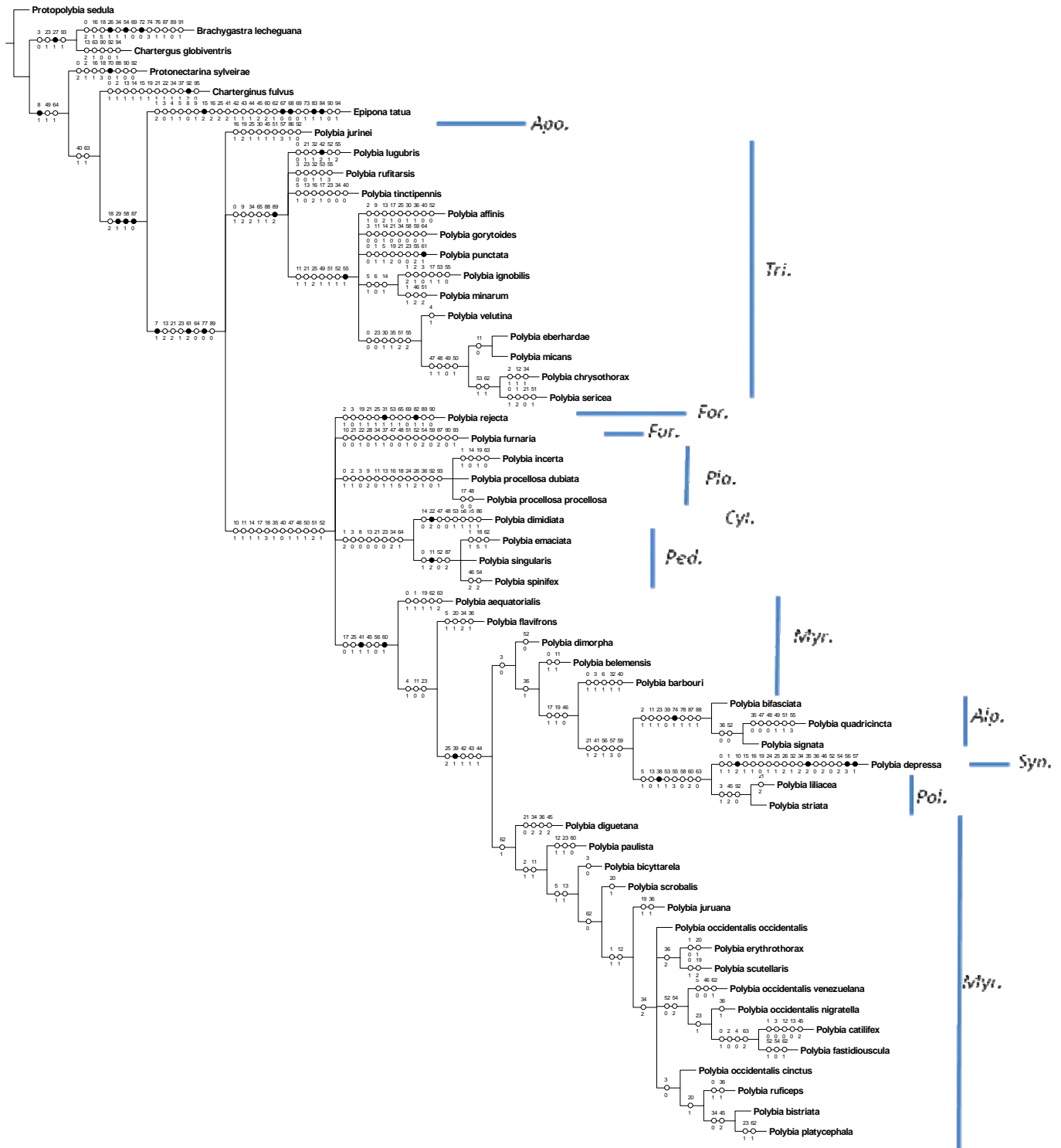
## Análise Cladística

A análise cladística realizada com o programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) resultou em 22 árvores mais parcimoniosas com 492 passos, índice de consistência 0,28 e índice de retenção 0,67. O cladograma de consenso estrito ( $L = 521$ ,  $IC = 0,26$  e  $IR = 0,64$ ) é mostrado na figura 104. Como esse cladograma apresenta mais ramos colapsados, apresentamos na figura 105 a árvore de consenso de maioria, em que a única diferença é a resolução da politomia basal. No programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) o número de cladogramas obtidos com pesagem implícita variou conforme variamos o valor de  $k$ . Entretanto o cladograma de consenso das árvores com pesagem implícita foi totalmente congruente com o consenso obtido pela busca heurística sem qualquer tipo de pesagem, assim optamos por mostrar apenas as árvores de consenso na busca sem qualquer tipo de pesagem. Para estudos taxonômicos não é necessário encontrar todas as árvores mais parcimoniosas. Se um número significativo das árvores mais curtas for encontrado, então o consenso será idêntico se considerarmos todas as árvores mais parcimoniosas possíveis (Farris *et al.*, 1996, Goloboff, 1999). Dessa forma, apresentamos somente os consensos da análise realizada no TNT.

Levando em conta somente os caracteres de morfologia externa de adultos, foi encontrada somente uma sinapomorfia inequívoca para o gênero *Polybia*, o estado “convexo” do caráter “margem do olho abaixo da emarginação”. Como dito anteriormente, o estado “dorsalmente plano em perfil” do caráter “clípeo” é sinapomórfico para *Polybia*.

O cladograma obtido sustenta o monofiletismo de *Polybia*. Quanto às relações internas, vistas na árvore de consenso de maioria, o subgênero *Apopolybia* é tido como grupo-irmão dos outros subgêneros de *Polybia*. O subgênero *Trichinothorax* aparece como grupo irmão de (*Cylindroeca*<sup>+</sup> + *Furnariana*<sup>+</sup>), sendo *Cylindroeca* grupo-irmão de *Pedothoeca*. Depois de

*Furnariana* temos *Formicicola* + *Platypolybia* em um clado irmão de *Myrapetra*<sup>+</sup>, sendo esse subgênero parafilético com a inclusão do clado *Alpha*<sup>+</sup> (*Synoecoides* + *Polybia s.s.*). Em relação aos subgêneros, em duas regiões do cladograma, observa-se a formação de duas politomias: (i) entre os clados *Apopolybia*, *Trichinothorax* e *Formicicola*<sup>+</sup> e (ii) incluindo *Formicicola*, *Furnariana*, *Cylindroeca*<sup>+</sup>, *Platypolybia* e *Myrapetra*<sup>+</sup>.



**Figura 104:** Árvore de consenso estricto (L=521, IC = 26, IR = 64) dos 22 cladogramas (L=492, IC = 28, IR = 67).

Linhas em azul indicam os subgêneros: *Apo.*: *Apopolybia*, *Tri.*: *Trichinothorax*, *For.*: *Formicicola*, *Fur.*: *Furnariana*, *Pla.*: *Platypolybia*, *Cyl.*: *Cylindroeca*, *Ped.*: *Pedothoeca*, *Myr.*: *Myrapetra*, *Alp.*: *Alpha*, *Syn.*: *Synoecoides* e *Pol.*: *Polybia s.s.* Bolas cheias indicam sinapomorfias inequívocas, bolas vazias indicam homoplasias.



**Figura 105.** Árvore de consenso de maioria dos 22 cladogramas obtidos.

# 5

## DISCUSSÃO

---

“A natureza não faz milagres; faz revelações”

Carlos Drummond de Andrade

### Monofiletismo de *Polybia* e suas relações com os grupos externos

Nos estudos filogenéticos que foram realizados para esclarecer as relações entre os gêneros de Polistinae, os gêneros aqui utilizados como grupo externo e o gênero *Polybia* são instáveis em relação a sua topologia. Wenzel (1993) utilizou caracteres exclusivamente comportamentais e o tipo de ninho (fragmocítaro) sustenta esse clado como monofilético. O clado composto por *Polybia* mais os grupos externos aqui usados também é interpretado como monofilético na análise combinada de caracteres morfológicos e comportamentais (Wenzel & Carpenter, 1994). Entretanto, é parafilético no trabalho de Carpenter (1991) apenas com caracteres morfológicos e em trabalhos com dados moleculares utilizando sequências microsatélites e COI, combinados com morfologia (Arévalo *et al.*, 2004).

Carpenter *et al.* (2000), em uma análise preliminar, obtiveram um cladograma de consenso estrito em que apenas o gênero *Protonectarina* é excluída de uma grande politomia com os subgêneros de *Polybia* e os outros gêneros do grupo externo. Porém, essa politomia é resolvida quando pesagem sucessiva foi aplicada. As relações entre os gêneros com indivíduos construtores de ninhos fragmocítaros obtidas por Carpenter *et al.* (2000) começa com uma tricotomia basal com *Protonectarina*, *Chartergus* + *Brachygastra* e *Epipona* + *Polybia*. Neste

estudo o cladograma obtido possui a seguinte topologia: *Protopolybia* + ((*Brachygastra* + *Chartergus*) + (*Protonectarina* + (*Charterginus* + (*Epipona* + *Polybia*))))). Dessa forma, os gêneros construtores de ninhos astelocítaros *Protopolybia* e *Charterginus* não formam um grupo monofilético, e sugere um evento convergente para o caráter “tipo de ninho”. De fato os gêneros construtores de ninhos astelocítaros não formam um clado monofilético (Wenzel e Carpenter, 1994), porém na hipótese de relacionamento filogenético favorecida neste estudo, o gênero *Charterginus* posiciona-se como mais derivado que naquele estudo.

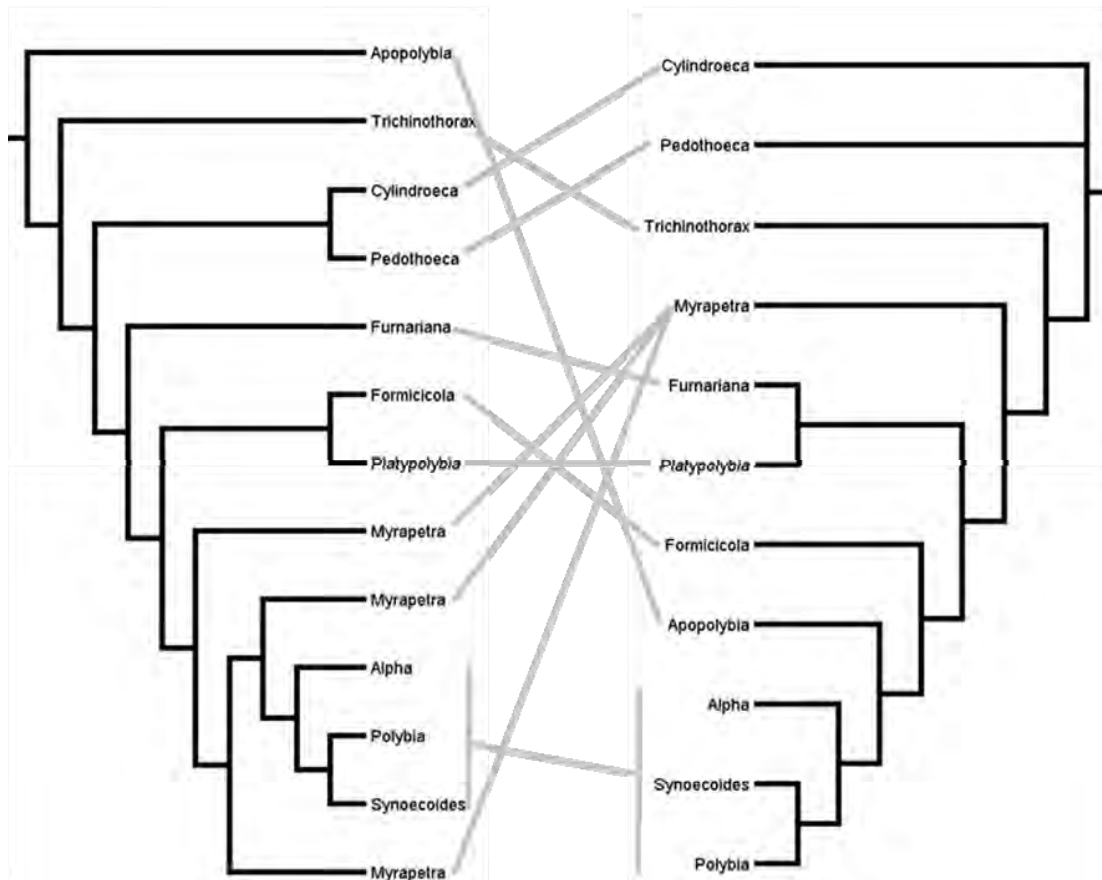
Carpenter *et al.*(2000) questionaram o monofiletismo de *Polybia*. Em um dos cladogramas daquele estudo, o gênero *Polybia* é parafilético com três dos quatro grupos externos posicionando-se com o grupo interno. Após realização de pesagem sucessiva o cladograma ficou mais bem resolvido excluindo a politomia de nove ramos. O monofiletismo de *Polybia* foi obtida com a sinonimização do gênero *Synoecoides*, que passou a ser subgênero de *Polybia*. A matriz utilizada por esses autores combinava caracteres de morfologia de larvas e adultos e arquitetura de ninho. No presente trabalho a matriz de Carpenter *et al.* (2000) foi combinada a novos caracteres de morfologia de adultos. No entanto, a sinapomorfia “clípeo dorsalmente plano em perfil” (figs. 36, 37) que sustentava o clado *Polybia* como monofilético, apesar de ter sido utilizada em nossa análise, não gerou o mesmo resultado, pois para algumas espécies do gênero não observamos esse estado “plano”, e sim o estado “convexo”. Além disso, uma sinapomorfia que sustenta o gênero, inclusive *Synoecoides*, como monofilético é a margem interna do olho composto (figs. 18, 19), que nos representantes de *Polybia* apresenta a região abaixo da emarginação, convexa (fig. 19).

### Relações internas de *Polybia*

Diferente do cladograma obtido por Carpenter *et al.* (2000) o cladograma de consenso estrito mostra uma tricotomia basal (fig. 106), com os subgêneros *Trichinothorax*, *Apopolybia* e o restante dos subgêneros em cada ramo da politomia. No consenso de maioria, o subgênero *Apopolybia* é tido como grupo irmão do restante.

Na hipótese filogenética obtida por Carpenter *et al.* (2000), a base do clado *Polybia* é tricotômica com os subgêneros *Cylindroeca*, *Pedothoeca* e os demais ocupando os ramos da politomia. Apesar da topologia (Fig. 104) diferir em nosso estudo, essa tricotomia basal foi resolvida, sendo *Cylindroeca* grupo-irmão de *Pedothoeca*, porém ocupando uma posição mais derivada em relação ao estudo de 2000. No presente análise foi obtida outra politomia, composta pelos subgêneros *Platypolybia*, *Formicicola*, *Furnariana*, *Cylindroeca* + *Pedothoeca* e *Myrapetra*<sup>+</sup>. Entretanto na maioria das árvores obtidas esses clados formam a seguinte topologia: ((*Cylindroeca* + *Pedothoeca*) + (*Furnariana* + ((*Formicicola* + *Platypolybia*) + (*Myrapetra*<sup>+</sup>))))), como pode ser visto na figura 105.

Carpenter *et al.* (2000) já havia verificado que o subgênero *Polybia s.s.* é grupo irmão de *Synoecoides*, o que possibilitou sua sinonimização. O clado composto por *Alpha*, *Polybia* e *Synoecoides* foi mantido e em nosso cladograma é um dos clados com o maior suporte (Bremer = 3). Entretanto, esse clado, que foi tido como grupo irmão de *Apopolybia* no trabalho de Carpenter *et al.* (2000) é incluído em *Myrapetra*, enquanto *Apopolybia* passa para a base do cladograma.



**Figura 106:** Comparação das relações entre os subgêneros de *Polybia*, modificado do consenso de maioria obtido na análise cladística do presente trabalho (esquerda) em comparação com o cladograma simplificado obtido por Carpenter *et al.* (2000) com pesagem sucessiva (direita).

***Polybia (Apopolybia)***

O subgênero *Apopolybia* é composto por apenas duas espécies, *Polybia jurinei* e *Polybia simillima*, o subgênero *Apopolybia* é colocado em uma posição mais derivada na filogenia proposta por Carpenter *et al.* (2000), como grupo irmão de *Alpha*<sup>+</sup>. Nossa análise contou com apenas uma das espécies desse subgênero, a espécie *Polybia jurinei*, que aparece como grupo-irmão do restante de *Polybia*. Como autapomorfia, podemos citar a grande quantidade de

pontuações em todas as regiões do corpo, com exceção do metassoma. Segundo Richards (1978) o que diferencia as duas espécies desse subgênero é a coloração do mesoescutelo e do metanoto, sendo amarela em *Polybia jurinei* e preta em *Polybia simmilima*.

### **O subgênero *Trichinothorax***

O clado *Trichinothorax* possui como sinapomorfia o caráter “pubescência da gena” (figs. 22, 23 e 24) que os representantes desse gênero apresentam somente até a região anterior ao estreitamento (fig. 24) (novo caráter).

O subgênero *Trichinothorax* é mantido como monofilético e sustentado por homoplasias. Segundo Carpenter *et al.* (2000), o monofiletismo desse subgênero é suportado pela mudança da concavidade no propódeo de profunda a um sulco fraco. Entretanto, esse caráter foi modificado nesse estudo, e a condição que se encontra nas espécies do subgênero *Trichinothorax* é a condição restrita ao centro do propódeo, podendo variar o início da concavidade, surgindo desde o metanoto (fig. 93) ou surgindo na região central do propódeo (fig. 94). No caso da espécie irmã das demais espécies do subgênero, *P. tinctipennis*, não há uma concavidade eminente. Porém na região próxima ao orifício do propódeo há uma pequena depressão. Além desse caráter, Carpenter *et al.* (2000) também citou a presença de pubescência no clipeo como um caráter chave para o subgênero. O que podemos ver é que em todos os representantes do gênero, a pubescência no clipeo de fato ocorre, na maioria dos casos reduzida a parte do clipeo (fig. 34) ou, em alguns casos presente em todo o clipeo (fig. 35), como é o caso de *P. lugubris*, *P. affinis*, *P. eberhardae*, *P. micans* e *P. chrysothorax*. Entretanto, a pubescência no clipeo não aparece em *P. tinctipennis*, espécie irmã dos demais táxons de *P. (Trichinothorax)*.

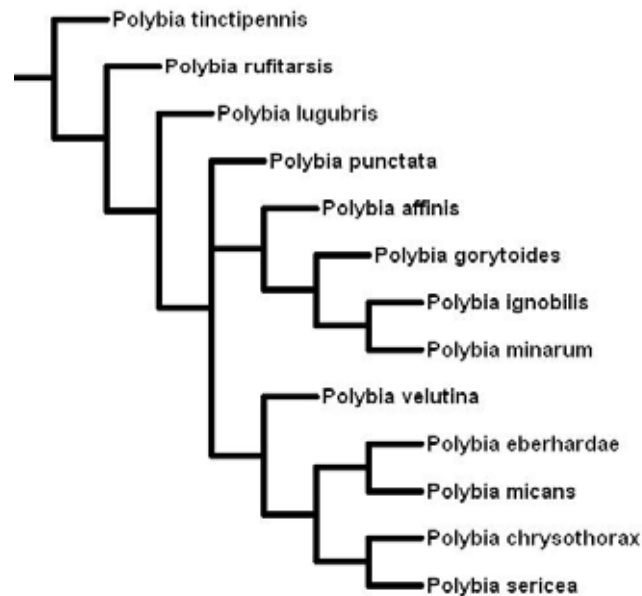
Outro caráter relevante na manutenção do monofiletismo de *Trichinothorax* é o caráter pubescência na gena. Nas espécies desse subgênero, a pubescência na gena ocorre somente até a região antes do estreitamento (região inferior da gena) (fig. 24). Apesar de sustentar o subgênero, este estado de caráter também ocorre em *Cylindroeca* e *Platypolybia*, sugerindo que tenha surgido pelo menos três vezes na evolução de *Polybia*.

*Polybia tinctipennis*, *P. rufitarsis* e *P. lugubris* são as espécies mais basais do subgênero. Richards (1978) distinguiu *P. tinctipennis* e *P. rufitarsis* pelas diferenças nas pontuações do clipeo, margem da gena e pecíolo, sendo que em *P. tinctipennis* as pontuações do clipeo são em mais numerosas, existe margem na gena e o pecíolo é mais distintamente peciolado. Richards (1978) também deu destaque às manchas marrons no clipeo de *P. rufitarsis*, ausentes em *P. tinctipennis*. Em nossa topologia, *P. tinctipennis* é tida como mais basal que *P. rufitarsis*, alguns caracteres justificam a separação dessas duas espécies em dois clados diferentes. A pubescência no clipeo é reduzida (fig. 34) ou presente (fig. 35) no clado *P. rufitarsis*<sup>+</sup>, assim como o sulco escrobal completo, que em *P. tinctipennis* é incompleto (fig. 69).

Numa posição mais derivada encontramos uma tricotomia com *P. punctata*, *P. affinis* + ((*P. gorytoides*) + (*P. ignobilis* + *P. minarum*)) e *P. velutina* + ((*P. eberhardae* + *P. micans*) + (*P. chrysothorax* + *P. sericea*)) ocupando os três ramos. Apesar de outras espécies do subgênero apresentarem pontuações na cabeça e mesossoma, *P. punctata* é a única espécie que apresenta pontuações no tergo 1 (fig. 102). Um caráter que chama atenção nesse clado é a pontuação no pronoto (figs. 89, 90 e 91) que aparece como pontuações rasas nas espécies mais basais, desaparecendo totalmente no clado *P. velutina*<sup>+</sup> e em *P. minarum* e ocorrendo reversão em *P. sericea*.

O clado *P. affinis*<sup>+</sup> é sustentado pelo caráter “concauidade do propódeo” (figs. 92, 93, 94 e 95), que nesse clado é presente na região central do propódeo, desde o metanoto (fig. 93), ocorrendo perda secundária em *P. ignobilis*. Richards (1978) coloca as espécies *Polybia gorytoides* e *Polybia rauli* no subgênero *Trichothorax* advertindo que são espécies que possuem peculiaridades. Em nossa análise, *P. gorytoides* está incluída em *Trichinothorax*, tendo como sinapomorfia com as outras espécies do clado *P. affinis*<sup>+</sup> a concauidade do propódeo.

Já no clado *P. velutina*<sup>+</sup> todas as espécies apresentam margem no mesoescuto, caráter usado por Richards (1978) para diagnosticar o subgênero *Apopolybia*, entretanto também usa como caráter chave para essas espécies de *Trichinothorax*. Além desse caráter, as espécies pertencentes a esse clado não apresentam pontuação na mesopleura (fig. 73), característica que aparece em todas as outras espécies do subgênero. Ainda nesse clado encontramos as espécies irmãs *P. micans* e *P. eberhardae*, que Cooper (1993) diferencia apenas por pelos curvos no mesoescuto de *P. eberhardae* e pelo espaço malar um pouco mais evidente em *P. micans*. *Polybia sericea* e *P. chrysothorax* são diferenciadas principalmente pelo espaço malar, presente em *P. sericea*, e pela pilosidade do mesoescuto, mais dourada em *P. chrysothorax*. Essas quatro espécies são agrupadas por não apresentarem pontuação na região do mesossoma.



**Figura 107:** Cladograma de consenso de maioria representando as relações internas do subgênero *Trichinothorax*.

### Os subgêneros *Formicicola*, *Furnariana*, *Platypolybia*, *Cylindroeca* e *Pedotheoeca*

Neste estudo, nove espécies representam esses cinco subgêneros. Diferentemente dos subgêneros maiores, esses subgêneros são bem estabelecidos. Como dito anteriormente, *Formicicola*, *Alpha*, *Furnariana*, *Cylindroeca* + *Pedotheoeca* e (“*Myrapetra*” + (*Alpha* + (*Synoecoides* + *Polybia*))) formam uma politomia. Apesar da politomia, esses subgêneros apresentam suas particularidades.

*P. (Formicicola) rejecta*, possui o orifício do propódeo estreito, como uma autapomorfia para subgênero. Essa espécie possui três *formas*, em nossa análise utilizamos apenas a *forma rejecta*. Estudos de revisão seriam necessários para rever o status dessas *formas*, podendo ser elevadas a nível específico.

O subgênero *Furnariana* está representado em nossa análise apenas por *Polybia furnaria*. Apesar de encontrar-se em uma politomia, essa espécie possui muitos caracteres diagnósticos,

como a ausência de fôvea pronotal, carena pronotal dorsal mais desenvolvida, pronoto em vista dorsal mais largo lateralmente que anteriormente e a construção de ninhos de barro. No trabalho de Carpenter *et al.* (2000), *Furnariana* posiciona-se como grupo irmão de (*Platypolybia*+(*Formicicola*+(*Alpha*+(*Apopolybia*+(*Synoecoides*+*Polybia*))))), diferindo da posição na topologia aqui obtida.

Segundo Carpenter *et al.* (2000) *Cylindroeca* e *Pedothoeca* formavam uma politomia basal no cladograma do gênero. Em nossa análise, *P. (Cylindroeca) dimidiata* posicionou-se como grupo irmão de *Pedothoeca* compartilhando alguns caracteres. Dentre eles estão a cutícula brilhante (figs. 26, 78), a região inferior da gena alargada, a pubescência do clipeo ausente, o espaço malar presente (fig. 52) (reduzido em *Polybia emaciata*) e a proeminência interantenal.

O gênero *Pedothoeca*, característico pela construção de ninhos com barro, está representado em nossa análise por três das quatro espécies. A dificuldade de obtenção de espécimes pode ser exemplificada com o caso da *Polybia (Pedothoeca) brunnea* (Curtis, 1844). Richards (1978) diz:

“This species has never been recognized and Ducke misidentified the two specimens in the BMHN collection as *Stelopolybia vicina* (...). The two females which were preserved from amongst many which came out of the nest, which used to be exhibited in BMNH public gallery, are the only specimens known”

Richards (1978) supõe que a área de ocorrência deveria ser a região Sul-Sudeste do Brasil. Entretanto, essa espécie nunca foi coletada desde 1843 e não há registros em nenhum dos museus visitados. Dessa forma, essa espécie pode ser considerada extinta da natureza, fazendo com que o subgênero *Pedothoeca* possua apenas três espécies viventes.

As espécies de *Pedothoeca*, além de possuírem como sinapomorfia a construção de ninhos com barro, possuem um caráter morfológico distinto de todas as outras espécies de *Polybia* que é a distância do clipeo ao início da antena, que nesse caso é longo (fig. 30). Em nossa análise, não foi possível estabelecer uma relação entre *P. emaciata*, *P. singularis* e *P. spinifex* e o valor de suporte é bem elevado para o subgênero (Bremer >3).

O subgênero *Platypolybia*, também com valor de suporte elevado, é bem sustentado por diversos caracteres. Um caráter chave, utilizado por Richards (1978) em sua chave, é o mesoescutelo plano.

#### **Os subgêneros *Alpha*, *Synoecoides* e *Polybia s.s.***

O clado composto por *Alpha*, *Synoecoides* e *Polybia s.s.* foi obtido em Carpenter *et al.* (2000) e aqui mantido com suporte elevado (Bremer = 3).

O subgênero *Alpha* apresenta a seguinte relação entre as espécies: *P. bifasciata* + (*P. quadricincta* + *P. signata*). As duas últimas espécies são agrupadas por apresentar as laterais do pronoto mais largas.

*P. (Synoecoides) depressa* é grupo irmão de *Polybia s.s.* O clado que reúne os dois gêneros também tem alto índice de Bremer (3). *P. depressa* é a espécie com maior número de autapomorfias, o que provavelmente fez com que *Synoecoides* fosse considerado um gênero distinto antes de Carpenter *et al.* (2000). *P. liliacea* e *P. striata* se diferenciam principalmente pelo pecíolo que em *P. striata* a parte posterior cresce abruptamente (fig. 98). Esse caráter foi usado por Richards (1978) na chave para diferenciar as duas espécies.

### “*Myrapetra*” como grupo parafilético

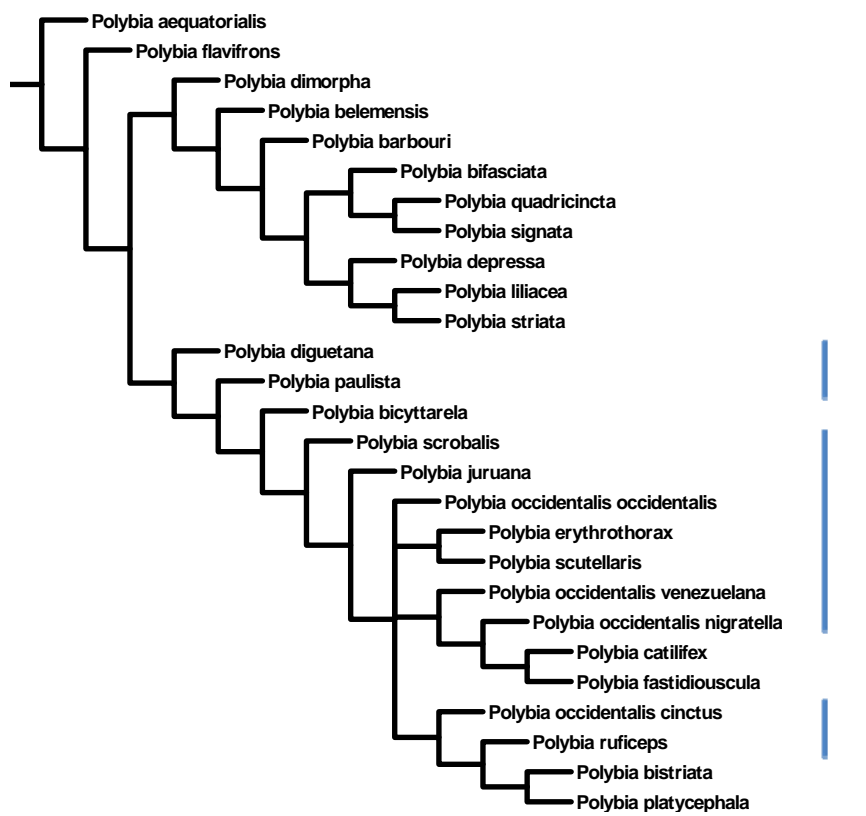
Segundo Richards (1978) o subgênero *Myrapetra* “inclui as espécies cuja separação é mais problemática”. Em uma análise citada por Carpenter *et al.* (2000) quando a matriz de caracteres comportamentais é analisada, obteve-se 1002 topologias igualmente parcimoniosas, diferindo muito quanto ao posicionamento de *Myrapetra*. Quando *Myrapetra* foi excluído da análise, o resultado foi de 186 cladogramas. Essa instabilidade ocorre devido ao grande número de polimorfismos existente nesse subgênero.

Da mesma forma, *Myrapetra* tem uma variação quanto ao seu posicionamento em nossa análise, sendo que as árvores obtidas não recuperam seu monofiletismo. Nesta análise, as espécies *P. aequatorialis* e *P. flavifrons* são as mais basais do clado que inclui todas as espécies do subgênero e se distingue delas por apresentarem pilosidade mais desenvolvida na mesopleura. Como grupo-irmão dessas duas espécies temos dois cladogramas dividindo os *Myrapetra*, o primeiro composto pelas espécies *P. dimorpha*, *P. belemensis* e *P. barbouri* mais os subgêneros *Alpha*, *Synoecoides* e *Polybia s.s* (fig. 108). Essas três espécies de *Myrapetra* são distintas dentro do subgênero apresentando um tamanho maior. *P. barbouri* é tida como grupo irmão de *Alpha*<sup>+</sup>, apresentando como sinapomorfia com o clado, a margem anterior do clipeo reta e a forma convexa do metanoto.

Excetuando-se as cinco espécies de *Myrapetra* citadas acima, as outras formam um único clado. Esse clado inclui todas as espécies do grupo *occidentalis* (*P. occidentalis* spp., *P. diguetana*, *P. paulista*, *P. scrobalis*, *P. juruana*, *P. ruficeps*, *P. platycephala*, *P. erythrothorax* e *P. scutellaris*) e quatro mais distintas que não são consideradas parte do grupo *P. bicyttarela* e *P. bistriata* que possuem a coloração castanha e duas mais distintas em uma posição mais derivada (*P. catillifex* e *P. fastidiosuscula*). Essas duas espécies foram consideradas espécies derivadas,

fazendo com que o grupo *occidentalis* também seja polifilético. No entanto, o grupo *occidentalis* não é só considerado parafiletico quanto às espécies desse grupo, mas também quanto às subespécies (fig 108).

Os caracteres de *Myrapetra* são todos homoplásticos, não apresentando nenhuma sinapomorfia inequívoca sustentando qualquer clado desse subgênero. Todos os ramos desse clado apresentam suporte de Bremer de 1 ou 2, entretanto o clado *P. aequatorialis*<sup>+</sup> apresenta suporte 3, dando maior suporte ao parafiletismo de *Myrapetra*.



**Figura 108.** Parte do cladograma mostrando o parafiletismo de *Polybia* (*Myrapetra*). Linhas grossas indicam o subgênero *Myrapetra*, linhas finas indicam o grupo *occidentalis*.

### Considerações Finais

- Apesar do monofiletismo de *Polybia* ter sido confirmado, nem todos os grupos são sustentados por sinapomorfias inequívocas.
- *Myrapetra* é o único subgênero cuja monofilia não foi atestada pelas análises. Assim como as espécies do grupo *occidentalis*.
- O subgênero *Synoecoides* se confirma como subgênero de *Polybia*, e possui várias autapomorfias que o distinguem das outras espécies do grupo. Sua relação mais próxima com *Polybia* s.s. também foi confirmada nesse trabalho.
- O subgênero *Trichinothorax*, apesar de muitos polimorfismos, é tido como monofilético possuindo a pubescência na gena como sinapomorfia.
- As relações entre os subgêneros de *Polybia* ainda se mostram pouco compreendidas (refletido pelas politomias do cladograma de consenso obtido), indicando a necessidade da inclusão de outros tipos de caracteres em análises futuras.

## 6

## LITERATURA CITADA

---

- AMORIM, D. S. 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 154p.
- ANDENA, S.R., NOLL, F.B., CARPENTER, J.M. 2007a. Phylogenetic analysis of the Neotropical social wasps of the genus *Angiopolybia* Araujo, 1946 (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Zootaxa**. 1427: 57-64.
- ANDENA, S.R., NOLL, F.B, CARPENTER, J.M & ZUCCHI, R. 2007b. Phylogenetic Analysis of the Neotropical *Pseudopolybia* de Saussure, 1863, with Description of the Male Genitalia of *Pseudopolybia vespiceps* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). **American Museum Novitates**. 3586. 11pp.
- ARAÚJO, R.L. 1946. *Angiopolybia* *Nom. N.*, para o conceito revalidado de “*Stelopolybia* Ducke, 1914” (Hym. Vespidae. Polybiinae). **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, 7, 165–170.
- ARÉVALO, E., ZHU, Y., CARPENTER, J.M., STRESSMANN, J.E. 2004. The phylogeny of the social wasp Subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial COI sequence, and morphological characters. **BMC Evolutionary Biology** 4:8.
- BEQUAERT, J. C. 1933. The nearctic social wasps of the subfamily Polybiinae (Hymenoptera, Vespidae). **Entomologica America** (N.S.) 13: 87-150, 3 pis.
- BINGHAM, C.T. 1897. **Fauna Br. India** Hymenoptera 1. Wasps and Bees. London

- BROTHERS, D. J., CARPENTER, J. M. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysoidea and Vespoidea (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 2, n.1, p. 227-304.
- CARPENTER, J. M. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.), **The Social Biology of Wasps**: 7-32. Ithaca, NY: Cornell Univ. Press.
- CARPENTER, J. M. and WENZEL, J. W. 1990. Synonymy of the genera *Protopolybia* and *Pseudochartergus* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae) **Cladistics** 9: 129-146.
- 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**. New Haven and London: Yale University Press. p. 139-155.
- CARPENTER, J. M. 1996. Phylogeny and biogeography of *Polistes*. In: TURILLAZZI, S., WEST-EBERHARD, M. J. (eds.). **Natural History and Evolution of Paper-Wasps**. Oxford: Oxford University Press. p. 18-57.
- CARPENTER, J. M., & DAY, M. C.. 1988. Nomenclatural notes on Polistinae (Hymenoptera: Vespidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 90: 323–328.
- CARPENTER, J.M. & MARQUES, O.M. 2001. **Contribuição ao estudo dos vespídeos sociais do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae)** [CD ROM]. Cruz das Almas – BA, Brasil. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia / Mestrado em Ciências Agrárias, Série Publicações Digitais, 2.
- CARPENTER, J. M., KOJIMA, J., WENZEL, J. W. 2000. *Polybia*, paraphyly and Polistinae phylogeny. **American Museum Novitates**, n. 3298, p. 1-24, 2000.
- CARPENTER, J. M., RASNITSYN, A. P. 1990. Mesozoic Vespidae. **Psyche**, v. 97, p. 1-20, 1990.

- CARPENTER, J. M., WENZEL, J. W., KOJIMA, J. 1996. Synonymy of the genus *Occipitalia* Richards, 1978, with *Clypearia* de Saussure, 1854 (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). **Journal of Hymenoptera Research** 5:1-36.
- COOPER, M. 1993. Two new species of *Polybia* (Hym., Vespidae) with notes on other members of the genus. *Entomologists' Monthly Magazine* 129: 31-38.
- DALLA TORRE, K. W. von. 1894. **Catalogus Hymmenopterorum** 9: Vespidae (Diploptera). Lipsiae.
- DALLA TORRE, K. W. VON. 1904. Hymenoptera, Vespidae. In Wuytsmann's **Genera Insectorum**, 19. Brussels.
- DAY, M. C. 1977. A new genus of Plumariidae from Southern Africa with notes on *Scolebythidae*. **Cimbebasia (A)**, v. 4, p.1 71-177, 1977.
- DIAS FILHO, M. M. 1975. Contribuição a morfologia de larvas de vespídeos sociais do Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 19: 1-36.
- DUCKE, A. 1905. Nouvelles contributions à la connaissance des vespides sociaux de l'Amérique du Sud. **Revista Brasileira de Entomologia** 19:1-36.
- FABRICIUS, J.C.F. 1804. **Systema Piezatorum**. 439pp. Brunsvigae.
- FARRIS, J., ALBERT, V., KÄLLERSJÖ, M., LIPSCOMB, D. & KLUGE, A. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. **Cladistics**. 12: 99-124.
- GOBBI, N., MACHADO, V.L.L. 1986. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomologica do Brasil**, v. 15, Suplemento, p. 118-24.
- GOLOBOFF, P.A. 1993. Nona, Version 2.0. Published by the author. INSUE, Fundacion y Instituto Miguel Lillo, Tucumán.

- GOLOBOFF, P. A. 1999. Analyzing Large Data Sets in Reasonable Times: solutions for Composite Optima. **Cladistics**. 15:415-428.
- GOLOBOFF, P.A., FARRIS J. S. and NIXON K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** 24:774-786.
- GUÉRIN-MENEVILLE, F.E. 1831/1838. Crustacees, Arachnides et Insects. In : L. I. Duperrey, Voyage autour du monde sur la Coquille (1822–25). **Zoologie** 2 (2), div. 1. Paris, 319 pp., 22 col. pls. (1831: pls. 8 and 9, with figures of Hymenoptera; 1838: text of vol. 2, pt. 2).
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana.
- JEANNE, R.L. 1991. The swarm-founding Polistinae. *In*. ROSS, K.G., MATTHEWS, R.W. (eds.) **The Social Biology of wasps**. Ithaca: Cornell University Press, p. 191-231.
- KOJIMA, J. 1998. Larvae of social wasps (Insecta: Hymenoptera; Vespidae). **Nat. Hist. Bull.** Ibaraki Univ. 2:7-227.
- KIRBY, W. & SPENCE, W. 1828. **An Introduction to Entomology: or elements of the natural history of insects**. London: Longmans Vol. 2 523 pp. [36]
- LATREILLE, P. A. 1802. **Historie naturelle, générale et particulière des Crustacées es des Insectes**. (Sonnini's suites à Buffon), Paris. 3 xxi + 468pp.
- LEPELETIER de St. Fargeau, A.L.M. 1836. **Histoire naturelle des insectes. Hyménoptères, 1**. Paris: Roret's Suites à Buffon.
- MASON, W.R.M., HUBER, J.T. e FERNÁNDEZ, F. 2006. El orden Hymenoptera. *In* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds.), **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. 1-6 Bogotá, D.C. Ed. Guadalupe.

- MARQUES, O.M. 1989. *Vespas Sociais (Hymenoptera-Vespidae) em Cruz das Almas – Bahia: Levantamento, hábitos de nidificação e alimentares.* Cruz das Almas – BA: Escola de Agronomia/UFBA. xiii + 67p. (Dissertação – Mestrado)
- MADDISON, D. R., AND MADDISON, W. P. 1999. **MacClade 4, test version 4.0 beta. Version 4.0 to be published by Sinauer, Sunderland, MA.**
- MICHENER, C. D. 1986. Family-group names among bees. **Journal of the Kansas Entomol. Society**, v. 59, p. 219-234.
- NIXON, K.C. 1999. Winclada, Version 1.0000. Published by the author. Ithaca, NY.
- NIXON, C.K. & CARPENTER, J.M. 1993. On Outgroups. **Cladistics**. 9:413-426.
- NOLL, F.B. & ZUCCHI, R.. 2000. Increasing caste differences related to life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic polistine wasps (Hymenoptera Vespidae Epiponini). **Ethology Ecology and Evolution** 12: 43-65.
- NOLL, F.B. & ZUCCHI, R. 2002. Castes and the influence of the colony cycle in swarm-founding polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **Insects Socioux** 49: 62-74.
- NOLL, F.B., WENZEL, J.W. & R. ZUCCHI. 2004. Evolution of caste in Neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **American Museum Novitates** 3467, 24p.
- NOLL, F.B. & WENZEL, J.W. 2008. Caste in the swarming wasps: ‘queenless’ societies in highly social insects. **Biological Journal of the Linnean Society**, 93, 509–522
- O’DONNELL S. & JEANNE, R.L. 2002. The nest as fortress: defensive behavior of *Polybia emaciata*, a mud-nesting eusocial wasp. **Journal of Insect Science**, 5 pp. 2:3
- PERTY, J.A.M. 1833. *Delectus animalium articulorum, quae itinere per Brasiliam – collegerunt Dr. J. B. de Spix et Dr. C. F. de Martius, fasc. 3.* München.

- PICKETT, K.M., CARPENTER, J.M., WHEELER, W.C. 2006. Systematics of *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae), with a Phylogenetic consideration of Hamilton's haplodiploidy hypothesis. **Ann. Zool. Fennici**. 43: 390-406.
- PICKETT, K.M. & WENZEL, J.W. 2007. Revision and Cladistic Analysis of the Nocturnal Social Wasp Genus, *Apoica* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). **American Museum Novitates**. 3562. 30pp.
- PINNA, M.C.C. de. 1991. Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm. **Cladistics** (7) 4. p.367-394.
- RICHARDS, O. W. 1978. **The social wasps of the Americas (excluding the Vespinae)**. London, British Museum (Natural History), 580p.
- RICHARDS, O. W. & RICHARDS, M. J. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Trans. Entomol. Soc. London** 102: 1–170.
- SAUSSURE, H. de, 1853-1858. **Monographie des Guêpes Sociales ou de la Tribu des Vespiens**. Paris: Masson; and Genève: J. Cherbuliez. [1-96, 1853; 97-256, 1854].
- SAUSSURE, H. de 1863. Mélanges Hyménoptérologiques. II. Vespides. **Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève** 17: 171–244.
- SCOTLAND R.W., PENNINGTON, T. 2000. **Homology and Systematics: Coding Characters for Phylogenetic Analysis** (Systematics Association Special Volume, 58). Taylor and Francis, London, 232 p.
- SCHUH R.T. 2000. **Biological Systematics: Principles and Applications**. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY.
- SILVA, A.G.A., GONÇALVES, C.R., GALVÃO, D.M., GONÇALVES, A.J.L., GOMES, J., SILVA, M. do N., SIMONI, L. **Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do**

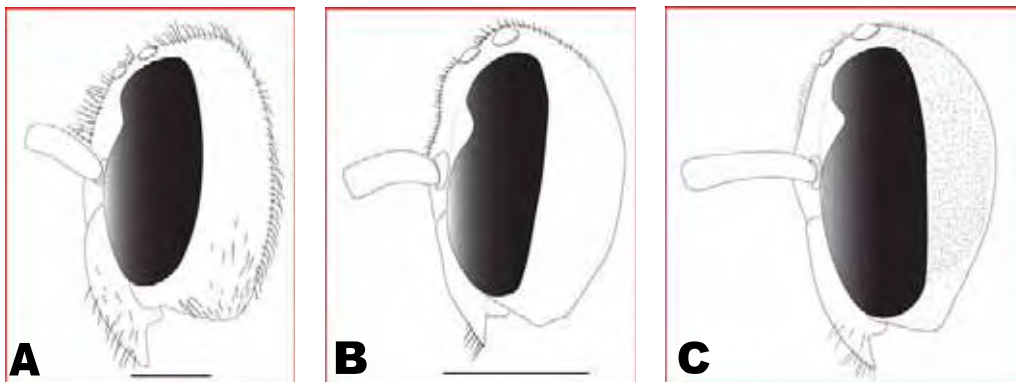
- Brasil – seus parasitos e predadores.** Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura, Depto. De Defesa e Inspeção Agropecuária. pt2, t1.
- SWOFFORD, D. L. 1998. **Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and other Methods).** Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- WENZEL, J. W. 1993. Application of biogenetic law to behavioral ontogeny: a test using nest architecture in paper wasps. **Journal of Evolutionary Biology** 6:229-247.
- WENZEL, J.W. 1998. A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). **American Museum Novitates** 3224: 39 pp.
- WENZEL, J. W., CARPENTER, J. M. 1994. Comparing methods: Adaptive traits and tests of adaptation. *In* P. Eggleton and R. I. Vane-Wright (eds.), **Phylogenetics and ecology**: 79-101. London: Academic Press.
- WEST-EBERHARD, M. J., CARPENTER, J. M., HANSON, P. 1995. The Vespid wasps (Vespidae). *In* P. Hanson and I. Guald (eds.), **The Hymenoptera of Costa Rica**: 561 – 587. London: The Natural History Museum.
- WHITE, A. 1841. Description of a South American wasp which collects honey. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 7: 315–322.
- WILSON, E.O. 1971. **The Insect Societies.** Belknap press. Harvard University. 548pp.

# APÊNDICE 1

---

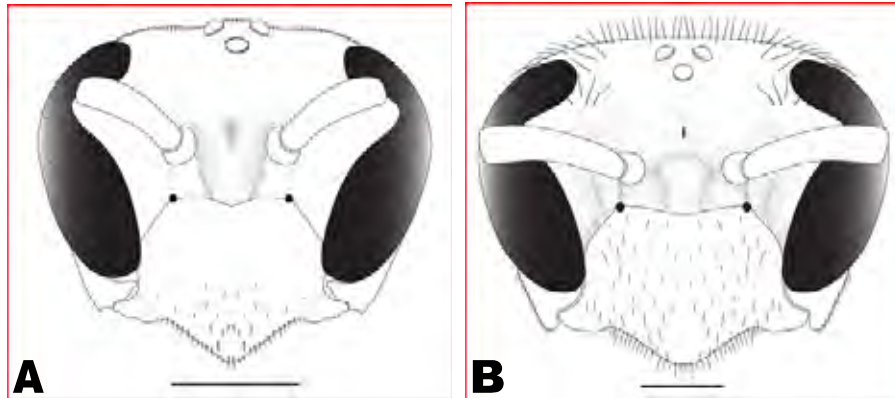
## Chave ilustrada para identificação dos subgêneros de *Polybia* Lepeletier, 1836

1. - Região inferior da gena alargada (fig. 1A, 1B), cutícula brilhante.....2  
- Região inferior da gena estreita (fig. 1C), cutícula opaca.....3



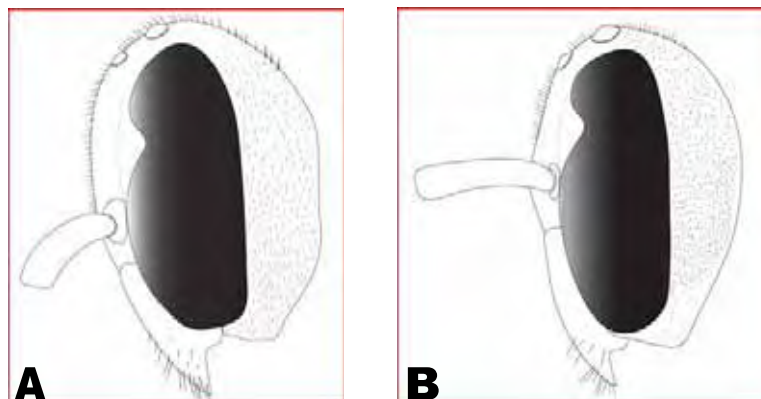
**Figura 1.** vista lateral da cabeça A: *Polybia (Trichinothorax) chrysothorax*, B: *Polybia (Cylindroeca) dimidiata*, C: *Polybia (Pedothoeca) emaciata*.

2. - Vespas grandes, pilosidade muito desenvolvida, metassoma com muitos pelos, cor preta, abdômem castanho, gena mais alargada na região inferior (fig.1A), ápice do clipeo mais arredondado (Fig. 2B) ninhos de papel .....*P. (Cylindroeca)*  
- Vespas menores, amarelas, com listras negras no mesoescuto, gena mais alargada na região central (fig. 1B), ápice do clipeo mais pontiagudo (fig. 2A), ninhos de barro .....*P. (Pedothoeca)*



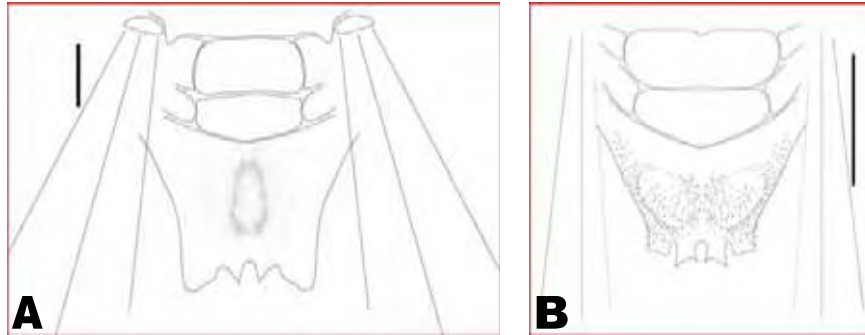
**Figura 2.** Vista frontal da cabeça, A: *Polybia (pedothoeca) singularis*, B: *Polybia (Cylindroeca) dimidiata*.

3. - Pubescência da gena completa (fig. 3A).....4  
 - Pubescência da gena ausente na região do estreitamento (fig. 3B), pilosidade no mesossoma bem desenvolvida.....*P. (Trichinothorax)*



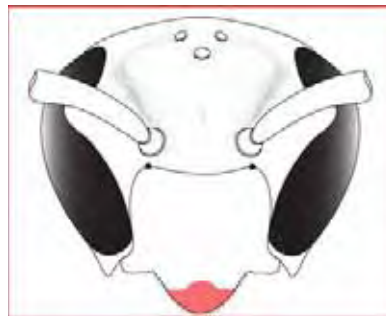
**Figura 3.** Vista lateral da cabeça. A: *Polybia (Furnariana) furnaria*, B: *Polybia (Trichinothorax) crhysothorax*.

4. - Propódeo com uma distinta, larga e profunda concavidade (fig. 4A), vespas pretas, algumas com marcas amarelas, escuto quase plano inicialmente, sem pelos ou pubescência.....5  
 - Propódeo sem concavidade (fig. 4B).....6



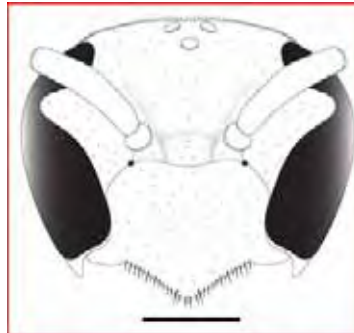
**Figura 4.** Mesossoma posterior em vista dorsal. A: *Polybia (Polybia) liliacea*, B: *Polybia (Myrapetra) ruficeps*.

5. - Clípeo truncado (fig. 5), vespas inteiramente pretas, ponta do clípeo vermelha.....*P. (Synoecoides)*
- Clípeo pontiagudo (fig. 2A). Pretos com listras amarelas longitudinais no mesoescuto, manchas amarelas no mesossoma e metassoma, cabeça inteiramente preta.....*P. (Polybia)*



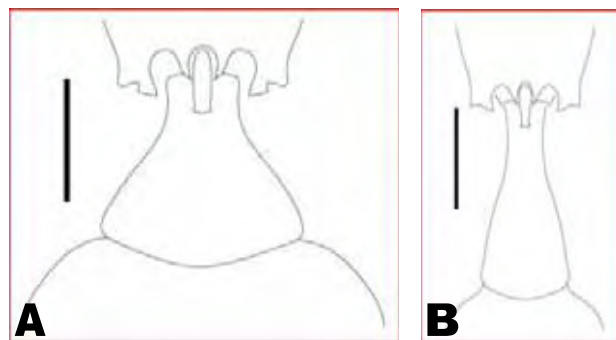
**Figura 5.** Vista frontal da cabeça de *Polybia (Synoecoides) depressa*.

6. - Pontuações na cabeça e mesossoma presentes (fig. 6).....*P. (Apopolybia)*
- Pontuações ausentes (figs. 2 e 4).....7



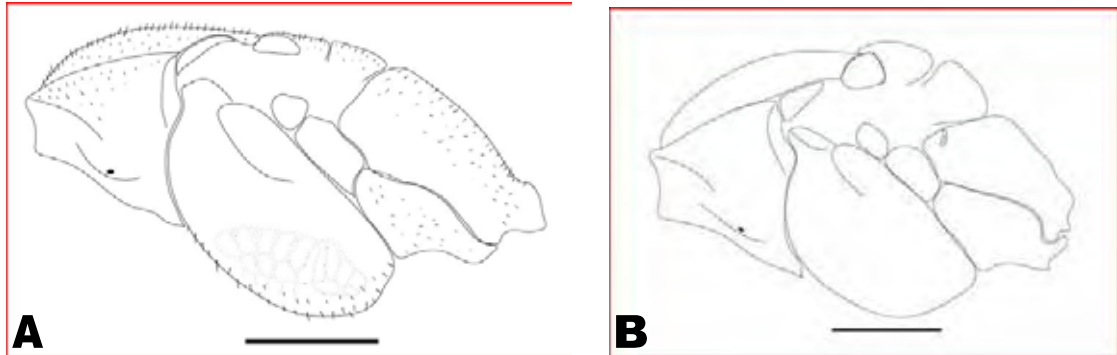
**Figura 6.** Cabeça, vista frontal. *Polybia (Apopolybia) jurinei*.

- 7. - Propódeo com uma cavidade posterior rasa, primeiro segmento metassomal, curto, não peciolado (fig. 7A) ..... *P. (Alpha)*
- Cavidade no propódeo ausente, primeiro segmento metassomal, distintamente peciolado, mais longo (fig. 7B).....8



**Figura 7.** Metassoma. A: *Polybia (Alpha) quadricincta*, B. *Polybia (Myrapetra) platycephala*.

- 8. - Escutelo e metanoto planos em perfil (fig. 8A).....*P. (Platypolybia)*
- Escutelo e metanoto convexos (fig. 8B).....9



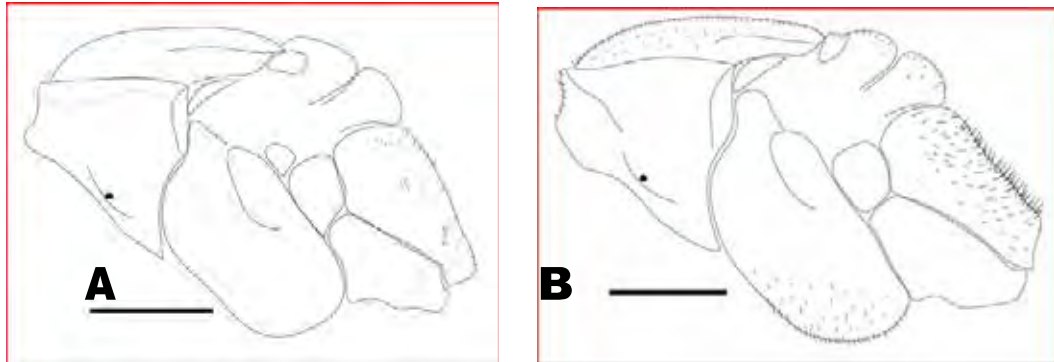
**Figura 8.** Mesossoma, vista lateral. A: *Polybia (Alpha) bifasciata*, B: *Polybia (Platypolybia) incerta*.

9. - Pronoto em vista dorsal sinuoso, laterais mais largas que anterior, mesoescuto deltóide (fig. 9A), fôvea pronotal ausente, mesoescuto deltóide, ninhos de barro... *P. (Furnariana)*  
 - Mesoescuto obtuso (fig. 9 B e C) fôvea pronotal presente..... 10



**Figura 9.** Vista dorsal do pronoto e mesoescuto. A: *Polybia (Formicicola) rejecta*, B: *Polybia (Myrapetra) erythrothorax* e C: *Polybia (Furnariana) furnaria*.

10. - Pilosidade do mesoescuto apressa ou não desenvolvida, propódeo com poucos pêlos(fig. 10A)..... *P. (Myrapetra)*  
 - Pilosidade no mesoescuto desenvolvida, propódeo densamente piloso (fig. 10B), carenas do pronoto bem desenvolvidas e facilmente visíveis dorsalmente (fig. 9A).....*P. (Formicicola)*



**Figura 10.** Mesossoma, vista lateral. A: *Polybia (Myrapetra) occidentalis occidentalis*, B: *Polybia (Formicicola) rejecta*.

# APÊNDICE 2

---

## Lista dos espécimes analisados

### *Polybia (Alpha) bifasciata*

Serra da Neblina / (230m) Rio Tucano / AM – Brasil – 4.XII.65 / E. Dente (MZSP)

DEPTO ZOOL/UF-PARANÁ//REPRESA R. GRANDE/GB – 7-10-1967//BRASIL-F. OLIVEIRA (DZUP)

### *Polybia (Alpha) signata*

Serra da Neblina / (230m) Rio Tucano / AM – Brasil – 4.XII.65 / E. Dente (MZSP)

### *Polybia (Alpha) quadricincta*

OIAPOQUE – AMAPÁ/ BRASIL V-1959/ M. ALVARENGA (DZUP)

S. NAVIO-AP/ BRASIL X-1957/ K. LENKO leg. (DZUP)

### *Polybia (Apopolybia) jurinei*

BRASIL: GO: Campinaçu / Serra da Mesa, 13°52'S / 48°23'W, 18ii-2iii 1996 / Silvestre; Brandão & / Yamamoto col. (MZSP)

### *Polybia (Cylindroeca) dimidiata*

Colina / Rabelo / 9 – VII – 53 (MZSP)

### *Polybia (Formicicola) rejecta*

Univ. Rural. / Dois Irmãos Pe. / Brasil – 22.I.1965 / G. Cisneiros col. (MZSP)

### *Polybia (Furnariana) furnaria*

Polybia / furnaria R. v. Iheg // 1. 571 / Santrém / Est. Pará (MZSP)

### *Polybia (Myrapetra) aequatorialis tristis*

COSTA RICA Cartago- / San Jose, 26 Km SE / Empalme 2600m / XII / 1998, col. Hanson (AMNH)

COSTA RICA, Cartago- / San Jose, 15 Km SE / Epalme, 2600m / XII/1988, Col. Hanson // Polybia / aequatorialis / tristis Beq. / det. J.M. Carpenter (AMNH)

### *Polybia (Myrapetra) barbouri*

COSTA RICA: HEREDIA/ ESTACION BIOL LA SELVA 10°25'N, 84°0'W; 80M/ 8.VI.1996, GAR MELO (DZUP)

### *Polybia (Myrapetra) belemensis*

PA Acará / 7.XII.1997 // Brasil Pará / W França // MPEG HYM 11050138 – 11050153

***Polybia (Myrapetra) bicytarella***

BRASIL: AM / Rio Carabinani / Terra Firme / em vôo // 02°00'38.2''S / 61°32'21.2''W / 18-28 out 2004 / L. Aquino leg. // *Polybia bicytarella* / Silveira det.

***Polybia (Myrapetra) bistrinata***

Manaus / Amazonas, Brasil / IX, 1962 / K. Lenko – col. (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) catillifex***

BRAZIL: Bahia / 10Km N Ubaituba / 14°15'S 39°19'W / 135m, 31 July 1997 / J.M. Carpenter / Nest 970731-1 (MZSP)

0200 // Est. da colonia / Aripuanã Y.T. / Km 23/01/76 / Col.-L.P. Albuquerque / e L. Antony // *Polybia catillifex* / Silveira (det.)

DPTO ZOOL/UF-PARANA//CONC. DA BARRA-ES/BRASIL 17-9-1969/C.T.&C. ELIAS leg. (DZUP)

***Polybia (Myrapetra) diguetana***

Zarateras / México / 933 (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) dimorpha***

Brasil: Amazonas / Manaus, R. Duque / 28.iv a 02.V.1988 / Isca de Fruta // Y. Camara / J.F. Vidal // *Polybia dimorpha* / Silveira (det.) (INPA)

BRASIL: Amazonas / Rio Jau, Meriti / Mun. Novo Airão // 04-10.vi.1994 / J.A. Rafael (INPA)

***Polybia (Myrapetra) erythrothorax***

Brasil, Nova Mutum-MT / 7-13.vii.2007 / Noll, Mateus, Gelin & Pereira cols. (DZSJRP)

***Polybia (Myrapetra) fastidiosuscula***

Brasil, Rondônia / Guajará Mirim / 10°48'S 65°22'W // 12-14/X/2001 / Oliveira, Morato e / Cunha leg. // *P. fastidiosuscula* / Gelin (det.) (INPA)

Serra Caraça – 1880m / MG – Brasil – XI – 961 / Kloss, Lenko / Martins & Silva col. (MZSP)

Serra do Caraça / Sta. Barbara – MG / Brasil 23-25-XI-960 / Araujo e Martins (MZSP)

ARAXÁ – MG/ BRASIL 22-III-65/C. ELIAS leg. (DZUP)

BARBACENA-MG/BRASIL 14-16/II/62/ M. ALVARENGA leg. (DZUP)

SANTA TERESA-ES/ BRASIL 6-6-64/C. ELIAS leg. (DZUP)

POÇOS DE CALDAS/ MG-BRASIL XI-64/ CLAUDIONOR ELIAS (DZUP)

***Polybia (Myrapetra) flavifrons***

CURITIBA-PR/BRASIL – XI-59/ P. D. HURD leg. (DZUP)

CURITIBA-PR/BRASIL16-11-66/C. EXT. D. Z. U. F. P. (DZUP)

***Polybia (Myrapetra) juruana***

Benjamin Constant / Amazonas, Brasil / 18 -28 . IX . 1962 / k. Lenko – col. (MZSP)

Brasil, Am, Benjamin Constant, / Posto avançado da Univerisdade / do Amazonas, 7-21.xi.2001  
/ Coletto-Silva & Nunes-Silva / (coletores) / Rede Entomológica (INPA)

Brasil Pará / Rio Trombetas / 15-III-1986 / L. Aquino (INPA)

***Polybia (Myrapetra) occidentalis cincta***

Alter do Ohão, PA / Brasil IX – 1969 / Exp. Perm. Amaz. (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) occidentalis nigratella***

Guatemala / GUATEMALA / IV . 1966 / Plaumann col. (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) occidentalis occidentalis***

BRASIL: ES: Baixo / Guandu, vi.1971 (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) occidentalis venezuelana***

Surumu, Roraima / IX. 1966 / M. Alvarenga & / F.M. Oliveura col. (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) paulista***

Barueri / SP, Brasil / 3.II.1968 / K. Lenko col. (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) platycephala***

Utiriti / Rio Papagaio, Mt / 27.X.1966 / Lenko & Pereira // *Polybia / platycephala / sylvestris*  
Rich. / ♀ paratype (MZSP)

BRASIL: Amazonas / 26 Km NE Manaus / Reserva Ducke / 24 –xi – 1988 // J.A. Rafael / Arm.  
Suspensa / 30m // *Polybia / platycephala / Silveira (det.)* (INPA)

***Polybia (Myrapetra) ruficeps***

Limociro, MT, 10 / Km S I. de Taimã / 8/viii/1980 / C.F.Martins col. (MZSP)

17.374 // MG Piraporá / 1912 (E. Gante) // *Polybia ruficeps / spp. Schrodt. / xanthops* Rich. / ♀  
paratype (MZSP)

***Polybia (Myrapetra) scrobalis***

ACRE – FEIJÓ / XII – 1956 / Wernner col. (MZSP)

OIAPOQUE – AMAPÁ/ BRASIL V-1959/ M. ALVARENGA (DZUP)

***Polybia (Myrapetra) scutellaris***

BRASIL: SP: Jarinu, 27. / v. 1995 / margem córrego / C. Campaner col. (MZSP)

***Polybia (Pedothoeca) emaciata***

Utiriti / Rio Papagaio, Mt / 27.X.1966 / Lenko & Pereira // KL. 162 (MZSP)

CRISTALANDIA-GO/BRASIL 24-VI-1964/S. LAROCA, leg. (DZUP)

***Polybia (Pedothoeca) singularis***

Brasil – Presidente Figueiredo – AM / 27/IX/2005 / Noll & Mateus col. (DZSJR)

***Polybia (Pedothoeca) spinifex***

Brasil AM. Novo Aripuanã /05°15'53''S 60°07'08''W / Reserva Soka 28.iv-06.v/1999 / cols. Ferreira R.L., Rocha R.A., Vidal J. e Leite R.S. / Malaise-Mata (INPA)

***Polybia (Platypolybia) incerta***

San Alejandro / Peru 300m. // Weyrauch / nest 702 // *Polybia incerta* Ducke / det. J.M. Carpenter (MZSP)

***Polybia(Platypolybia) procellosa dubiata***

Pachitea / (Peru) (AMNH)

BRASIL: Amazonas / Reserva Ducke / 23-I-1978 / L.P. Albuquerque // *Polybia / procellosa /dubiata / Silveira (det.) (INPA)*

***Polybia (Platypolybia) procellosa procellosa***

ECUADOR: Prov. Napo / Tena / 16 December 1990 / Carpenter & Wenzel / *Polybia procellosa* Zavattari / det. J.M. Carpenter (AMNH)

***Polybia (Polybia) liliacea***

Barra do Tapirapés / Mato Grosso Brasil / 25 – 27 . I . 1984 / B. Malkin col. (MZSP)

VILHENA RONDONIA/BRASIL XI-1960/ M. ALVARENGA leg. (DZUP)

MARABÁ PARÁ/BRASIL V-1959/M. ALVARENGA (DZUP)

***Polybia (Polybia) striata***

Forte Príncipe da / Beira Rondônia / 19. XI.-3.XII.1967 / G.R. Kloss col. (MZSP)

CHAPADA DE GUIMARÃES/ MT-BRASIL 30-I-65/SEBASTIÃO LAROCA leg. (DZUP)

JACAREACANGA/ PARÁ BRASIL X-1959/ M. ALVARENGA leg. (DZUP)

***Polybia (Synoecoides) depressa***

Brasil, Am. Pq. N. Jaú / Rio urini, Democracia / 014354S, 615432W / 20-24.vi.1996 // A.L. Henriques, J. Vidal e F.I. Oliveira / Arm. Malaise // 0019519 // *Synoecoides / depressus / Silveira (det.) (INPA)*

BARURI-AM/RIO PURUS/BRASIL 15/10/1991/G.A.R. MELO// *Synoecoides depressus* Ducke del. J.M.C. CARPENTER (DZUP)

***Polybia (Trichinothorax) affinis***

Brasil / Estado do / Amazonas // P. affinis / Buysson // Jeffé / 26.9.1904 // MPEG HYM / 11059948

***Polybia (Trichinothorax) eberhardae***

Brasil-PA-Melgaço / Caxiuanã-ECFPn / 17.XI.1998 / O. Oliveira, J. Pena col. // Percurso 6 / Arauá / Ninho / 17.XI.1998 // Hymenoptera: Apócrita / Vespóidea: Vespidae / Polistinae: Polybiini / *Polybia micans* / Ducke, 1904 // *Polybia micans* / Ducke, 1904 / Det. C.K. Starr, 2000 / Incorp.: 25/II/2002 // MPEG HYM 11056338 (*sic.*)

***Polybia (Trichinothorax) flavitincta***

16.979 / Yungas de la Paz / (Bolívia) // *Polybia* / sericeae / Dualic xxx 19xx // *Polybia* / flavitincta Fox / protathy.tNR // *Polybia* / flavitincta Fox // MPEG HYM / 11059769

***Polybia (Trichinothorax) lugubris***

Jaguará S. Paulo / 9-XII-1962 / J. B. Cardoso // *Polybia* / lugubris / Sss. // MPEG HYM / 11059778

SANTA TERESA-ES/ BRASIL 6-6-64/C. ELIAS leg. (DZUP)

***Polybia (Trichinothorax) rufitarsis***

Brasil / Estado do / Pará // Obidos / 17.11.1904 // MPEG HYM / 11056426

BRASIL: AM / R. Ducke / 13-x-1981 / J.A. Rafael // *Polybia* / rufitarsis / Silveira (det.) (INPA)

Brasil: Roraima / Rio Uraricoara / Ilha de Maracá // 21-30.xi.1987 // J.A. Rafael e / equipe // *Polybia rufitarsis* / Silveira (det.) (INPA)

***Polybia (Trichinothorax) tinctipennis***

Brasil Pará / Serra Norte / Caldeirão / 26 a 29.I.1985 // Armadilha / 20m / Suspensa // MPEG HYM 11001121

BRASIL: Pará / Tucuruí – Vila Brava / 19-vi-1980 / eq Nunes de Mello / *Polybia* / tinctipennis / Silveira (det.) (INPA)

SANTA TERESA-ES/ BRASIL 6-6-64/C. ELIAS leg. (DZUP)

***Polybia (Trichinothorax) chrysothorax***

Est Goyas / Campinas / R. Spitz col. (MZSP)

***Polybia (Trichinothorax) gorytoides sculpturata***

Belém, PA / VII – 1964 / E. Dente leg. (MZSP)

MANAUS-AM/BRASIL 05-09-1991/G.A.R. MELO (DZUP)

***Polybia (Trichinothorax) ignobilis***

Surumu, Roraima / IX. 1966 / M. Alvarenga & / F.M. Oliveura col. (MZSP)

BR-S. P. R. Paraná / PORTO CABRAL / 1-25.IV.1944 / Trav. Fo. & Correa / & E. Dente (MZSP)

***Polybia (Trichinothorax) micans***

Brasil, Amazonas / Manicoré, Cachoeira / 05 °29'44''S 60 °49'21'' W / Malaise de Solo // Floresta úmida / ix.2004, Silva e / Pena leg. // P. (*Trichinothorax*) *micans*/ Gelin det. (INPA)

BRASIL: Pará, S. Norte. / Carajás, vii – viii, 985 / UNICAMP – Ecol. Campo I / Brandão & Benson col. // N3 – em Uratea / porx. Burit. 163 / + ninho 2 m alt. (MZSP)

JACAREACANGA/ PARÁ BRASIL X-1959/ M. ALVARENGA leg. (DZUP)

***Polybia (Trichinothorax) minarum***

Mury, Nova Friburgo / Rio de Janeiro Br. / XII.1975 / Gred. & Guimaraes col. (MZSP)

***Polybia (Trichinothorax) punctata***

Serra caraça – 1880m / MG – Brasil – XI . 961 / Klose, Lenko, / Martins & Silva col. (MZSP)

BLUMENAU-SC/BRASIL IV 1965/ C. N. GOTTERJÉ leg. (DZUP)

***Polybia (Trichinothorax) sericea***

BC1-R14, Ribeirão / Castanheira – MT, Br. / 12°49'S 51°46'W / 21/VIII/1997, F.B. Noll leg. (MZSP)

BRASIL: GO: Niquelândia / 24 ix-6 x 1995, 14 °01'S / 48 °18'W Silvestre, Dietz / & Brandão – cerrado (MZSP)

# APÊNDICE 3

---

## Parâmetros dos algoritmos utilizados nas análises no programa TNT 1.1.

TNT - max. ram = 500.00 Mbytes

Random seed is 0

Space for 10000 trees in memory

Ratchet settings:

- \* 200 iterations
- \* 20 substitutions (no more than 20 tree-rearrangements  
accepted in perturbation phase)
- \* equally weighted cycle: yes
- \* Probability of up-weighting: 4
- \* Probability of down-weighting: 4
- \* Autoconstrained cycles: 0
- \* Stopping when 99% of perturbation phase completed

Settings for tree-drifting:

- \* 200 iterations
- \* 20 substitutions (no more than 20 tree-rearrangements  
accepted in perturbation phase)
- \* Max. absolute fit diff.: 1
- \* Max. relative fit diff.: 0.20
- \* Rejection factor for suboptimal trees: 3.00
- \* Autoconstrained cycles: 0
- \* Stopping when 99% of perturbation phase completed

Tree-fusing settings:

- \* Not accepting exchanges of equal score
- \* Using 5 rounds of fusing
- \* Starting from best tree
- \* Keeping all the trees
- \* Accepting all exchanges that improve initial score (not repeating)
- \* Swapping trees with TBR after fusion

| Repl. | Algor. | Tree    | Score | Best Score | Time    | Rearrang. |
|-------|--------|---------|-------|------------|---------|-----------|
| 1     | TBR    | 9 of 10 | ----- | 496        | 0:00:00 | 1,923,645 |

Completed 1 random addition sequences.

Total rearrangements examined: 1,923,645.

Best score hit 1 times out of 1 (some replications overflowed).

Best score (TBR): 496. 10 trees retained.

| Iter. | Algor. | Tree    | Score | Best Score | Time    | Rearrang.  |
|-------|--------|---------|-------|------------|---------|------------|
| 199   | RAT    | 0 of 22 | 492   | 492        | 0:00:01 | 22,771,952 |

200 ratchet iterations completed.

Total rearrangements examined: 22,771,952.

Saved 22 trees of score 492.

| Iter. | Algor. | Tree    | Score | Best Score | Time    | Rearrang.  |
|-------|--------|---------|-------|------------|---------|------------|
| 199   | DRIFT  | 0 of 22 | 492   | 492        | 0:00:01 | 24,699,245 |

200 drift cycles completed.

Total rearrangements examined: 24,699,245.

Saved 22 trees of score 492.

| Repl. Algor. | Tree | Score | Best Score | Time | Rearrang. |
|--------------|------|-------|------------|------|-----------|
|--------------|------|-------|------------|------|-----------|

|          |          |       |     |         |           |
|----------|----------|-------|-----|---------|-----------|
| --- SECT | 21 of 22 | ----- | 492 | 0:00:00 | 5,077,199 |
|----------|----------|-------|-----|---------|-----------|

Total rearrangements examined: 5,077,199.

Sectorial search (RSS), best score: 492.

| Repl. Algor. | Tree | Score | Best Score | Time | Rearrang. |
|--------------|------|-------|------------|------|-----------|
|--------------|------|-------|------------|------|-----------|

|          |         |       |     |         |     |
|----------|---------|-------|-----|---------|-----|
| --- FUSE | 0 of 22 | ----- | 492 | 0:00:00 | 480 |
|----------|---------|-------|-----|---------|-----|

5 rounds of fusing completed.

Total rearrangements examined: 480.

22 trees retained, best score 492.

Tree file: Polybia2009b\Polybia2009b.tre

22 trees saved to Polybia2009b\Polybia2009b.tre