



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI



IAN PATRICK VILHENA DOS SANTOS

**MORFOLOGIA COMPARADA DAS MANDÍBULAS DAS FÊMEAS DE
VESPAS DA FAMÍLIA SPHECIDAE (HYMENOPTERA; APOIDEA)**

Belém,
2016

IAN PATRICK VILHENA DOS SANTOS

**MORFOLOGIA COMPARADA DAS MANDÍBULAS DAS FÊMEAS DE
VESPAS DA FAMÍLIA SPHECIDAE (HYMENOPTERA; APOIDEA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Área de concentração: Evolução.

Linha de Pesquisa: Sistemática e taxonomia.

Orientador: Dr. Orlando Tobias Silveira

Belém,
2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S237m Santos, Ian Patrick Vilhena dos
Morfologia comparada das mandíbulas das fêmeas de vespas da família Sphecidae (Hymenoptera; Apoidea) / Ian Patrick Vilhena dos Santos. — 2016.
ix, 52 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Orlando Tobias Silveira Dissertação
(Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em
Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém,
2016.

1. Esfecídeos. 2. Vespas apóideas. 3. Aparelho bucal. 4. Otimização.
I. Título.

CDD 576.8

FOLHA DE APROVAÇÃO

IAN PATRICK VILHENA DOS SANTOS

MORFOLOGIA COMPARADA DAS MANDÍBULAS DAS FÊMEAS DE VESPAS DA FAMÍLIA SPHECIDAE (HYMENOPTERA; APOIDEA)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia, sendo a COMISSÃO JULGADORA composta pelos seguintes membros:

DR. ORLANDO TOBIAS SILVEIRA

(UFPA)(Presidente)

DR. CARLOS EDUARDO SARMIENTO MONROY

(Universidad Nacional de Colombia)

DR. SANDOR CHRISTIANO BUYS

(FIOCRUZ)

DR. ROBERTA DE MELO VALENTE

(UFPA)

DR. JOSÉ ANTONIO MARIN FERNANDES

(UFPA)

DR. FERNANDO DA SILVA CARVALHO FILHO

(MPEG)

Aprovada em: 06 de maio de 2016

Local de defesa: Museu Paraense Emílio Goeldi

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer à Capes pelo apoio financeiro durante o desenvolvimento do trabalho.

Ao programa de pós-graduação em zoologia da Universidade Federal do Pará em convênio com o Museu Paraense Emílio Goeldi pelo curso de mestrado ofertado.

Ao Dr. Orlando Tobias Silveira pela dedicação, paciência e pela confiança depositada em mim.

Ao Dr. James Carpenter pelo empréstimo de parte do material analisado.

Aos professores da pós-graduação em zoologia pelos ensinamentos.

Aos amigos de laboratório e do curso que, de alguma forma, contribuíram com este estudo.

À Rayane Sales, por ser minha maior companheira, pelo carinho e por sempre me dar forças nos momentos de cansaço.

À minha família, especialmente minha Mãe, que sempre me incentivou a estudar e me deu condições pra que eu chegasse até aqui.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	viii
RESUMO	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUÇÃO	3
1.1. HYMENOPTERA.....	3
1.2. APOIDEA.....	3
1.3. VESPAS APÓIDEAS	4
1.4. HÁBITOS/BIOLOGIA	5
2. JUSTIFICATIVA	5
3. OBJETIVOS	6
3.1. GERAL.....	6
3.2. ESPECÍFICOS	6
4. MATERIAL E MÉTODOS	6
4.1. TÁXONS DE ESTUDO.....	6
4.2. REVISÃO DE DADOS DE COMPORTAMENTO E NIDIFICAÇÃO.....	9
4.3. DISSECÇÃO DAS MANDÍBULAS	9
4.4. ESTUDO DE MORFOLÓGICO DAS MANDÍBULAS	10
4.4.1. Nomenclatura.....	10
4.4.2. Análises morfométricas	10
4.5. AVALIAÇÃO DA CONGRUÊNCIA DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS	11
4.6. ESTUDO DA ASSOCIAÇÃO ENTRE FORMA E FUNÇÃO	12
4.6.1. Cladograma utilizado.....	12
4.6.2. Otimização dos caracteres morfológicos e biológicos na árvore de referência	13
4.6.3. Estudo de associação entre caracteres morfológicos e comportamentais	14
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	14
5.1. DESCRIÇÃO GERAL DA MANDÍBULA DAS VESPAS APÓIDEAS.....	14
5.2. VARIAÇÃO NAS PROPORÇÕES GERAIS DAS MANDÍBULAS	18
5.3. VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DAS MANDÍBULAS DAS VESPAS APÓIDEAS.....	21
5.3.1. Variação morfológica da mandíbula entre os táxons de Sphecidae.....	21
5.3.2. Variação morfológica da mandíbula nos grupos externos	25
5.3.3. Lista de caracteres e matriz de caracteres morfológicos e biológicos	26
5.3.4. Evolução dos caracteres das mandíbulas	34
5.3.5. Avaliação de níveis de homoplasia em respeito à filogenia adotada.....	42
5.3.6. Avaliação do nível de congruência “interna” dos caracteres morfológicos mandibulares	43

5.4. ASSOCIAÇÃO ENTRE A FORMA DA MANDÍBULA E ASPECTOS BIOLÓGICOS	45
6. REFERÊNCIAS	50

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Resumo de filogenias de Apoidea em trabalhos anteriores. A) Alexander 1992b; B) Prentice, 1998; C) Melo, 1999; D) Ohl & Bleidorn, 2006. Adaptado de Debevec et al., 2012.	4
FIGURA 2. Uma das árvores de Apoidea, baseada em dados moleculares, obtidas no estudo de Debevec (2012), mostrando o posicionamento incerto de Heterogynaidae (Setas). Modificado.	9
FIGURA 3. A-B: Visões externa e mesial, respectivamente, da mandíbula de um polistíneo indicando a delimitação das regiões. Adaptado de Silveira & Santos Jr., 2011.	10
FIGURA 4. a) Comprimento da mandíbula; b) Medida da largura.	11
FIGURA 5: Altura da mesopleura medida a partir da articulação da mesocoxa até a entrada espiracular.	11
Figura 6. Cladograma construído baseado nas hipóteses filogenéticas previamente publicadas.	13
Figura 7. Mandíbula esquerda de <i>Chalybion spinolae</i> em vista externa. A-B: margens anteriores mesial e externa, respectivamente; C-D: margens posteriores mesial e externa, respectivamente. Escala: 1mm.	15
Figura 8. Mandíbula direita de <i>Penepodium luteipenne</i> . A) Face anterior; B) Face posterior; C) Face mesial; D) Face externa. Escala: 1mm.	16
Figura 9. Mandíbula direita de <i>Eremnophila binodis</i> em vista frontal. D1: Dente apical; D2-D4: Dentes marginais. Escala: 1mm.	16
Figura 10. Mandíbula direita de <i>Ammophila gracilis</i> em vista posterior. Setas: crista do côndilo. Escala: 1mm.	17
Figura 11. Mandíbula direita em vista frontal. A) <i>Sphex nitidiventris</i> ; B) <i>Chlorion hemiprasinum</i> ; C) <i>Trigonopsis cooperi</i> . Escalas: 1mm.	18
Figura 12. Regressão linear da altura da mesopleura pelo comprimento da mandíbula. Ambas as variáveis log-transformadas. $a = 0.95$, $b = -0.11$, $r = 0.83$	19
Figura 13. Regressão linear da largura em função do comprimento da mandíbula. Ambas as variáveis log-transformadas. $a = 0.61$, $b = -0.44$, $r = 0.64$	20
Figura 14. Mandíbulas direitas em vista externa. A) <i>Eremnophila opulenta</i> ; B) <i>Trigonopsis cooperi</i> . Escalas: 1mm.	20
Figura 15. Mapeamento dos caracteres mandibulares e transições dos seus estados na árvore de referência. A = Fig. 16.	35
Figura 16. Mapeamento dos caracteres mandibulares e transições dos seus estados na árvore de referência. A = Fig. 15.	36

Figura 17. Reconstrução dos estados do caráter 2 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.....	37
Figura 18. Reconstrução dos estados do caráter 4 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.....	38
Figura 19. Reconstrução dos estados do caráter 11 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.....	39
Figura 20. Reconstrução dos estados do caráter 15 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.....	40
Figura 21. Reconstrução dos estados do caráter 17 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.....	41
Figura 22. Reconstrução dos estados do caráter 19 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.....	41
Figura 23. Reconstrução dos estados do caráter 42 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.....	42
Figura 24. Frequência dos índices de consistência dos caracteres morfológicos das mandíbulas.....	43
Figura 25. Consenso das 27.300 árvores obtidas a partir dos 44 caracteres morfológicos das mandíbulas.	44
Figura 26. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.	46
Figura 27. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.	47
Figura 28. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.	48
Figura 29. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.	49

RESUMO

As vespas apóideas, representadas por Sphecidae; Crabronidae; Heterogynaidae e Ampulicidae, são um grupo de insetos que apresentam uma grande diversidade morfológica e comportamental. Juntamente com as abelhas, compõem a superfamília Apoidea, um dos clados que constitui Aculeata. Apesar da diversidade das vespas apóideas, a morfologia da mandíbula é muito negligenciada, apenas aspectos superficiais são levados em consideração em estudos morfológicos. Portanto, a inclusão dessa estrutura como objeto de estudo a fim de aprimorar o conhecimento sobre este grupo de vespas é extremamente importante, especialmente com respeito à família Sphecidae. Sendo assim objetivo deste estudo foi analisar as mandíbulas da fêmea em vespas esfecídeas descrevendo as variações morfológicas de cada grupo, levando em consideração a sistemática e o conhecimento filogenético sobre os táxons. Além disso, pretendeu-se estudar possíveis associações entre os padrões de variação morfológica das mandíbulas e a biologia das vespas, bem como produzir uma lista de caracteres provenientes dos elementos estruturais mandibulares que possam ser utilizados em estudos futuros. Somente alguns gêneros de cada subfamília de Sphecidae foram analisados neste trabalho, visando amostrar os grupos de forma a representar da melhor maneira possível a variação de forma e hábitos dentro da família. Além disso, as famílias Crabronidae e Ampulicidae foram incluídas aqui como grupos externos. Um total de 23 gêneros foram considerados na análise, dos quais 15 pertencem à família Sphecidae e o restante aos outgroups. Os espécimes analisados são provenientes da coleção de invertebrados do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e foram também realizados empréstimos de material do Museu Americano de História Natural (AMNH). Um levantamento sobre a biologia, o comportamento e a utilização da mandíbula em cada gênero/espécie foi realizado através de consultas na literatura previamente publicada estas informações foram incluídas nas análises para estudo de possíveis relações entre os diferentes estilos de vida e utilização da mandíbula. As mandíbulas foram destacadas da cabeça das vespas, descritas, medidas e ilustradas. Um cladograma dos táxons amostrados foi montada baseada nas hipóteses filogenéticas já publicadas. Os caracteres mandibulares e biológicos foram otimizados neste cladograma, utilizando o critério de parcimônia, para realizar a reconstrução dos estados ancestrais. Desta forma foi possível verificar a existência de algumas associações entre a morfologia da mandíbula e o comportamento das vespas esfecídeas.

Palavras-chave: Esfecídeos; Vespas apóideas; Aparelho bucal; Otimização

ABSTRACT

The apoid wasps, represented by Sphecidae; Crabronidae; Heterogynaidae and Ampulicidae are a group of insects that have a large morphological and behavioral diversity. Along with the bees, comprising the superfamily Apoidea, one of the clades that constitute Aculeata. Despite the diversity of apoid wasps, the morphology of the jaw is very neglected, only superficial aspects are taken into consideration in morphological studies. Therefore, the inclusion of this structure as an object of study in order to improve knowledge about this group of wasps is extremely important, especially with respect to Sphecidae family. Therefore, the aim of this study was to analyze the female's jaws in the sphecid wasps describing the morphological variations of each group, taking into consideration the systematic and phylogenetic knowledge of the taxa. Moreover, it was intended to study possible associations between morphological variation patterns of the jaws and the wasps' biology, as well as producing a list of characters from the mandibular structural elements that can be used in future studies. Only a few genera of each Sphecidae's subfamily were analyzed in this work, aiming to sample groups in a way that represent the variation of form and habits within the family in the best possible manner. Moreover, Crabronidae and Ampulicidae families were included here as external groups. A total of 23 genera were considered in the analysis, of which 15 belongs to the family Sphecidae and the remaining belonging to the outgroups. The samples analyzed are from the collection of the Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) and it was also borrowed material from the American Museum of Natural History (AMNH). A survey on the biology, behavior and the use of the jaw in each genus/species was done through consultations on previously published literature, such information was included in the analysis for the study of possible relationships between different lifestyles and use of the jaw. The mandibles were detached from the head of the wasps, described, measured and illustrated. A cladogram of taxa sampled was assembled based on phylogenetic hypotheses already published. The mandibular and biological characters have been optimized on this cladogram, using the criteria of parsimony, to carry out the reconstruction of ancestral states. In this way it was possible to verify the existence of some associations between the morphology of the jaw and the behavior of sphecid wasps.

Keywords: Sphecid wasps; Apoid wasps; Mouthparts; Optimization

1. INTRODUÇÃO

1.1. HYMENOPTERA

Hymenoptera constitui uma das maiores ordens de insetos juntamente com Coleoptera, Lepidoptera e Diptera e existem por volta de 100.000 espécies conhecidas e descritas (Triplehorn & Johnson, 2011). Com exceção das abelhas e formigas, o termo vespa aplica-se comumente a insetos desta ordem e as espécies com maiores dimensões são popularmente chamadas de “marimbondos” ou “cabas” (Carpenter & Marques, 2001). Este grupo contém muitos representantes que desempenham um papel importante atuando como parasitoides ou predadores de pragas de insetos além de incluir os polinizadores mais importantes de plantas, as abelhas (Triplehorn & Johnson, 2011). Algumas espécies podem atuar inclusive como detritívoros ou necrófagos, auxiliando no processo de decomposição de organismos (O’Donnell, 1995). Existem abelhas, por exemplo, que possuem mandíbulas modificadas para a coleta e consumo de diversos tipos de carniça (Camargo & Roubik 1991). Portanto, os insetos desta ordem são componentes vitais no funcionamento de praticamente todos os ecossistemas terrestres (LaSalle & Gauld, 1993).

1.2. APOIDEA

Apoidea é uma das três superfamílias que compõem o clado Aculeata juntamente com Chrysidoidea e Vespoidea, sendo este último considerado, em alguns trabalhos, o grupo irmão daquela superfamília (Brothers & Carpenter, 1993). Os aculeados são caracterizados pela fêmea possuir o ovipositor modificado em um ferrão utilizado para injetar veneno em suas presas ou em potenciais agressores e predadores (Kasparyan, 1980). Os apóideos possuem mais de 26.000 espécies descritas e são constituídos pelas abelhas e pelas vespas apóideas sendo informalmente denominados respectivamente apiformes e esfeciformes (Melo, 1999). As vespas da superfamília são divididas atualmente em quatro famílias: Heterogynaidae, Ampulicidae, Sphecidae (s.str.) e Crabronidae (Melo, 1990; Ohl & Bleidorn, 2006). Enquanto a monofilia de Apoidea não está em dúvida, as relações entre as famílias de vespas e abelhas nunca foram definitivamente solucionadas. A monofilia de Crabronidae e a posição exata das abelhas ainda não foi claramente solucionada (Fig. 1) e o posicionamento de Heterogynaidae é particularmente problemático. (Debevec *et al.*, 2012) (Fig. 2).

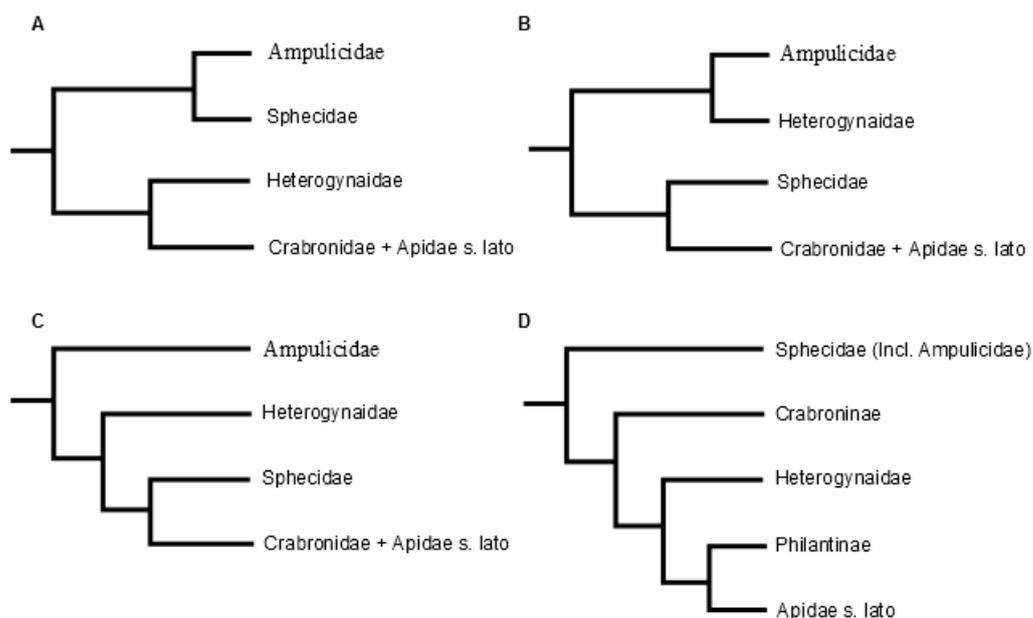


FIGURA 1. Resumo de filogenias de Apoidea em trabalhos anteriores. A) Alexander 1992b; B) Prentice, 1998; C) Melo, 1999; D) Ohl & Bleidorn, 2006. Adaptado de Debevec et al., 2012.

1.3. VESPAS APÓIDEAS

Alguns estudos admitem a divisão dos “esfeciformes” em pelo menos três famílias: Ampulicidae, Sphecidae e Crabronidae que juntos somam, somente na região neotropical, mais de 2.500 espécies (Melo, 1999). Entretanto, vários estudos baseados tanto em dados morfológicos quanto dados moleculares sugerem ainda que Crabronidae seria, na verdade, parafilético em relação às abelhas (Figuras 2 e 3). (Alexander, 1992b; Melo, 1999; Ohl & Bleidorn 2006).

A família Sphecidae é reconhecida pela presença de três (raramente duas) células submarginais na asa anterior, mesotíbia usualmente apresentando dois esporões apicais e o primeiro esterno metassomal formando um pecíolo cilíndrico. Os adultos tem dimensões variadas, podendo ser de tamanho médio a grande, alcançando até 52 mm em algumas espécies tropicais (Finnamore & Michener, 1993). A família possui somente cerca de 200 espécies conhecidas na região neotropical, mas apresenta ampla distribuição em todo o globo (Amarante, 2002). Três subfamílias são admitidas como compondo a família: Ammophilinae, Sceliphrinae e Sphecinae. (Finnamore & Michener, 1993).

Outras famílias importantes de vespas apóideas, tratadas neste estudo como grupos externos, são Crabronidae e Ampulicidae. A primeira pode ser caracterizada pela presença de uma a três células submarginais, podendo ser possível mesmo a ausência delas, mesotíbia com apenas um esporão apical, metassoma sésil ou com pecíolo formado de esterno e tergo, além de outros

caracteres morfológicos. É a maior família dentre as vespas esfeciformes e é bastante diversificada, apresentando quase 6.000 espécies distribuídas no mundo (Finnamore & Michener, 1993), incluindo as subfamílias consideradas por Melo (1999). Na região neotropical são encontradas por volta de 1.800 espécies (Amarante, 2002). Os crabronídeos estão distribuídos em cinco subfamílias: Astatinae, Bembicinae, Crabroninae, Pemphredoninae e Philanthinae (Melo, 1999).

As vespas da família Ampulicidae, conhecidas por caçarem baratas, são constituídas por um pequeno grupo de gêneros com cerca de 200 espécies (Pulawski, 2014) que podem ser reconhecidos pelo corpo geralmente alongado, propódeo frequentemente com projeções póstero-laterais em forma de dentes, margem interna dos olhos inteira, ocelos normais e antenas inseridas próximo da base do clípeo. São amplamente distribuídas pelo mundo, principalmente na região tropical (Bohart & Menke, 1976). Apenas duas subfamílias fazem parte deste clado: Ampulicinae e Dolichurinae (Finnamore & Michener, 1993; Ohl & Spahn, 2010).

1.4. HÁBITOS/BIOLOGIA

Tanto Sphecidae quanto Crabronidae possuem uma grande variedade de hábitos de nidificação assim como de presas utilizadas como recurso alimentar de sua prole. As fêmeas de Sceliphrinae, por exemplo, costumam construir seus ninhos utilizando barro, tal como algumas subfamílias de crabronídeos. Além disso, as duas famílias apresentam táxons que utilizam cavidades preexistentes, ou são fossoriais e escavam o solo para a construção de compartimentos onde ocorre o desenvolvimento dos imaturos. As vespas com comportamento parasitoide capturam uma extensa diversidade de outros artrópodes para o provisionamento de seus ninhos. São incluídas como presas aranhas, ortópteros, lepidópteros, dípteros, hemípteros, colêmbolos, coleópteros e até mesmo outros himenópteros. A mandíbula é amplamente utilizada tanto na captura e transporte das presas quanto na coleta de material para a confecção dos ninhos, bem como na própria construção destes (Finnamore & Michener, 1993; Bohart & Menke, 1976).

2. JUSTIFICATIVA

Em Apoidea a morfologia da mandíbula é muito negligenciada, especialmente considerando-se as vespas. Geralmente, quando levados em consideração, apenas aspectos superficiais, como o número de dentes e tamanho da mandíbula, são abordados nos estudos morfológicos. Michener & Fraser (1978) realizaram um estudo comparativo das mandíbulas de abelhas no qual uma grande diversidade morfológica foi investigada e descrita fornecendo um importante panorama a respeito da morfologia e as relações taxonômicas entre as famílias de

abelhas examinadas por ele. Portanto, é evidente a importância da inclusão dessa estrutura como um relevante objeto de estudo a fim de aprimorar o conhecimento sobre o relacionamento entre os clados da superfamília, particularmente entre as vespas.

3. OBJETIVOS

3.1. GERAL

Analisar as mandíbulas da fêmea em vespas esfecídeas descrevendo as variações morfológicas de cada grupo bem como seu funcionamento, levando em consideração a sistemática e o conhecimento filogenético sobre o grupo.

3.2. ESPECÍFICOS

- Realizar uma descrição detalhada da forma da mandíbula e seus componentes estruturais e, a partir disso, realizar inferências sobre seu funcionamento, além de confrontar as diferenças entre os táxons.
- Reconhecer e estudar possíveis associações entre os padrões de variação morfológica das mandíbulas e a biologia das vespas esfecídeas num contexto filogenético;
- Produzir uma lista de caracteres, provenientes das mandíbulas, que possam ser utilizados em estudos futuros.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. TÁXONS DE ESTUDO

Somente alguns gêneros de cada subfamília de Sphecidae foram analisados neste estudo, visando amostrar os grupos de forma a representar da melhor maneira possível a variação e o contraste de formas e hábitos existentes no grupo das vespas apóideas. Além disso, as famílias Crabronidae e Ampulicidae foram incluídas aqui como grupos externos. Os grupos foram escolhidos de maneira que, mesmo com o número reduzido de táxons, ainda seja possível observar a diversidade de forma das mandíbulas dos diferentes gêneros.

Um total de 23 gêneros foram considerados na análise, dos quais 15 pertencem à família Sphecidae e o restante aos grupos externos (ver tabela 1).

Tabela 1. Lista das 59 espécies amostradas das famílias Sphecidae, Crabronidae e Ampulicidae.

ESPÉCIE	AUTOR	FAMÍLIA	SUBFAMÍLIA	TRIBO
<i>Ammophila gracilis</i>	Lepeletier, 1845	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Ammophila campestris</i>	Latreille, 1809	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Ammophila erminea</i>	Kohl, 1901	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Podalonia dispar</i>	(Taschenberg, 1869)	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Podalonia tydei</i>	(Le Guillou, 1841)	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Eremnophila auromaculata</i>	(Pérez, 1891)	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Eremnophila binodis</i>	(Fabricius, 1798)	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Eremnophila eximia</i>	(Lepeletier, 1845)	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Eremnophila opulenta</i>	(Guérin-Méneville, 1838)	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Eremnophila willinki</i>	(Menke, 1964b)	Sphecidae	Ammophilinae	Ammophilini
<i>Chlorion hemiprasinum</i>	(Sichel, 1863)	Sphecidae	Chloriontinae	-
<i>Chlorion hirtum</i>	(Kohl, 1885)	Sphecidae	Chloriontinae	-
<i>Chlorion lobatum</i>	(Fabricius, 1775)	Sphecidae	Chloriontinae	-
<i>Chalybion</i> sp	-	Sphecidae	Sceliphrinae	Sceliphrimi
<i>Sceliphron asiaticum</i>	(Linnaeus, 1758)	Sphecidae	Sceliphrinae	Sceliphrimi
<i>Sceliphron fistularium</i>	(Dahlbom, 1843)	Sphecidae	Sceliphrinae	Sceliphrimi
<i>Sceliphron destillatorium</i>	(Illiger, 1807)	Sphecidae	Sceliphrinae	Sceliphrimi
<i>Sceliphron laetum</i>	(F. Smith, 1856)	Sphecidae	Sceliphrinae	Sceliphrimi
<i>Penepodium foeniforme</i>	(Perty, 1833)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Penepodium goryanum</i>	(Lepeletier, 1845)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Penepodium luteipenne</i>	(Fabricius, 1804)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Penepodium mocsaryi</i>	(Kohl, 1902)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Penepodium princeps</i>	(Kohl, 1902)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Penepodium romandinum</i>	(Saussure, 1867)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Podium denticulatum</i>	F. Smith, 1856	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Podium fumigatum</i>	(Perty, 1833)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Podium rufipes</i>	Fabricius, 1804	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Trigonopsis cooperi</i>	Vardy, 1978	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Trigonopsis intermedia</i>	Saussure, 1867	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Trigonopsis rufiventris</i>	(Fabricius, 1804)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Trigonopsis violascens</i>	(Dalla Torre, 1897)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Dynatus nigripes</i>	(Westwood, 1832)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Chalybion bengalense</i>	(Dahlbom, 1845)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Chalybion spinolae</i>	(Lepeletier, 1845)	Sphecidae	Sceliphrinae	Podiini
<i>Isodontia costipennis</i>	(Spinola, 1851b)	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Isodontia cyanipennis</i>	(Fabricius, 1793)	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Isodontia dolosa</i>	(Kohl, 1895)	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Palmodes strigulosus</i>	(A. Costa, 1861)	Sphecidae	Sphecinae	Prionychini
<i>Prionyx fervens</i>	(Linnaeus, 1758)	Sphecidae	Sphecinae	Prionychini
<i>Prionyx</i> sp	-	Sphecidae	Sphecinae	Prionychini
<i>Sphex brasilianus</i>	Saussure, 1867	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex caliginosus</i>	Erichson, 1848	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex ichneumonaeus</i>	(Linnaeus, 1758)	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex latreillei</i>	Lepeletier, 1831	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini

<i>Sphex latro</i>	Erichson, 1848	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex melanopus</i>	Dahlbom, 1843	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex nitidiventris</i>	Spinola, 1851	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex servillei</i>	Lepeletier, 1845	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex</i> sp1	-	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Sphex</i> sp2	-	Sphecidae	Sphecinae	Sphecini
<i>Bicyrtes</i> sp	-	Crabronidae	Bembicinae	Bembicini
<i>Cerceris</i> sp	-	Crabronidae	Philanthinae	Cercerini
<i>Microbembex</i> sp	-	Crabronidae	Bembicinae	Bembicini
<i>Rubrica</i> sp	-	Crabronidae	Bembicinae	Bembicini
<i>Stictia</i> sp	-	Crabronidae	Bembicinae	Bembicini
<i>Tachysphex</i> sp	-	Crabronidae	Crabroninae	Larrini
<i>Tachytes</i> sp	-	Crabronidae	Crabroninae	Larrini
<i>Ampulex surinamensis</i>	Saussure, 1867	Ampulicidae	Ampulicinae	-
<i>Ampulex</i> sp	-	Ampulicidae	Ampulicinae	-

As abelhas não foram representadas neste estudo por serem um grupo altamente diversificado e devido a sua notável diferenciação morfológica em relação às vespas, por tanto, provavelmente teriam pouco a informar sobre os estados ancestrais em Crabronidae. Este último, por sua vez, sendo um componente do outgroup, não necessita aparecer na análise como monofilético. Além do mais, a inclusão das abelhas demandaria uma amostragem consideravelmente grande, dado a dimensão do grupo, tornando o estudo demasiadamente extenso, ao passo que a inferência dos estados nos ancestrais dentro de Sphecidae não dependem diretamente da adição das informações morfológicas dos apiformes.

Os espécimes analisados são provenientes da coleção de invertebrados do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e foram também realizados empréstimos de material do Museu Americano de História Natural (AMNH). Os exemplares foram identificados através da chave disponível no trabalho de Menke & Fernandez (1996) e também por comparação com os espécimes da coleção.

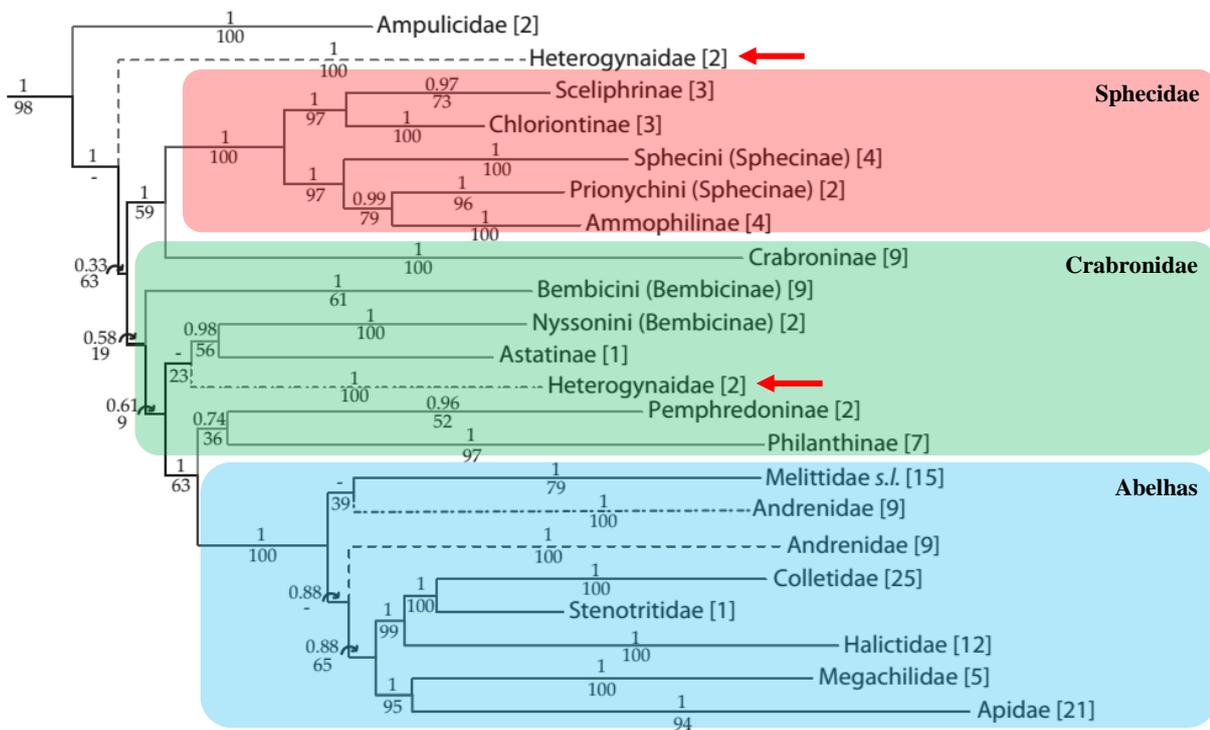


FIGURA 2. Uma das árvores de Apoidea, baseada em dados moleculares, obtidas no estudo de Debevec (2012), mostrando o posicionamento incerto de Heterogynaidae (Setas). Modificado.

4.2. REVISÃO DE DADOS DE COMPORTAMENTO E NIDIFICAÇÃO

Um levantamento sobre a biologia, o comportamento e a utilização da mandíbula em cada gênero/espécie foi realizado através de consultas na literatura publicada em relação a esses aspectos, especialmente o trabalho de Bohart & Menke (1976) e outros estudos (Kimsey, 1978; Pimenta & Martins, 1999; Ribeiro & Garófalo, 2010; Buys, 2012). Além disso, vídeos das vespas executando suas atividades no ambiente foram obtidos na web e analisados com respeito aos hábitos (<http://www.rkwalton.com/wasps.php>). Isto permitiu que estas informações fossem incluídas nas análises para estudo de possíveis relações entre os diferentes estilos de vida e utilização da mandíbula, considerando a variação morfológica e a hipótese das relações filogenéticas adotada aqui.

4.3. DISSECÇÃO DAS MANDÍBULAS

Foi aplicada, com um pincel, uma pequena quantidade de KOH a 10% (hidróxido de potássio) sobre o aparelho bucal. Foi permitido então que a solução agisse por um período de dois dias até que a musculatura tivesse sido degradada e as mandíbulas pudessem ser destacadas da

cápsula cefálica. Posteriormente as peças foram lavadas com água até que o hidróxido tivesse sido completamente removido.

As mandíbulas dissecadas foram observadas sob estéreomicroscópio Leica MZ16 e desenhadas utilizando-se a câmara clara, em seguida as ilustrações foram vetorizadas através do software Inkscape versão 0.48. Foram realizadas também fotografias com a câmera Leica DFC 420 acoplada ao estéreomicroscópio e com o software Leica Application Suite 4.6.1. O ajuste do foco das fotos foi feito no software Helicon Focus 6.0.18 e as imagens editadas no Gimp versão 2.8.14.

4.4. ESTUDO DE MORFOLÓGICO DAS MANDÍBULAS

4.4.1. Nomenclatura

Com a intenção de facilitar a comparação entre os diferentes táxons e referenciar topologicamente as diversas estruturas, foram atribuídos nomes para áreas distintas levando-se em consideração a orientação da mandíbula e as peculiaridades morfológicas das vespas apóideas. Silveira & Santos Jr. (2011) realizaram uma análise semelhante em Polistinae, uma subfamília de vespas sociais, na qual foram delimitadas e nomeadas algumas regiões como a área externa basal, margem basal, margem anterior, entre outros elementos de forma (Fig. 3). A utilização de uma nomenclatura similar é uma tentativa de padronizar os termos para estudos futuros em Hymenoptera.

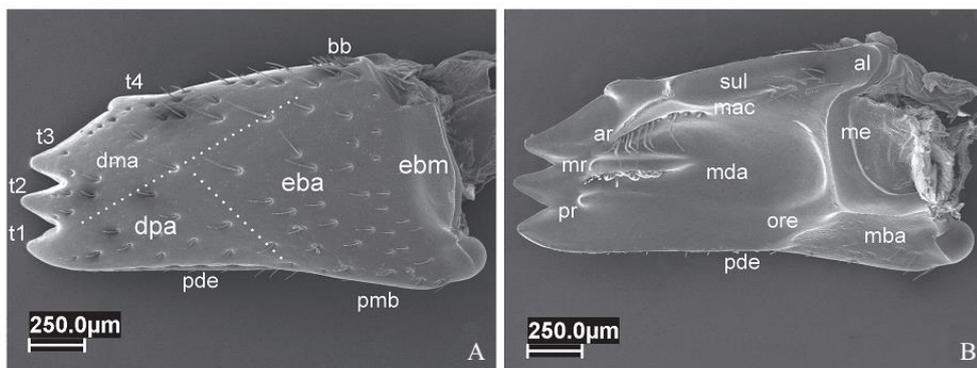


FIGURA 3. A-B: Visões externa e mesial, respectivamente, da mandíbula de um polistíneo indicando a delimitação das regiões. Adaptado de Silveira & Santos Jr., 2011.

4.4.2. Análises morfométricas

Alguns conjuntos de medidas foram tomadas sob estéreomicroscópio com ocular micrométrica. O comprimento da mandíbula foi medido do côndilo posterior ao ápice do dente 1 e a largura foi medida em sua base (Fig. 4).

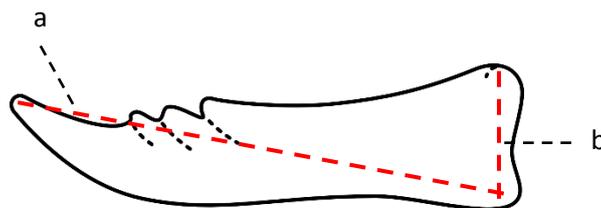


FIGURA 4. a) Comprimento da mandíbula; b) Medida da largura.

Medidas da altura da mesopleura (Fig. 5) foram tomadas a fim de controlar o efeito do tamanho das vespas permitindo a comparação das mandíbulas entre indivíduos de diferentes dimensões. Silveira & Silveira (1994) demonstraram que a altura da mesopleura é quase isométrica com o tamanho do corpo e possui uma grande correlação. Desta forma, ela é preferida aqui em detrimento de outras medidas que, embora possuam alometria com respeito às dimensões corporais, são usualmente utilizadas em estudos de vespas, como o comprimento da asa anterior.

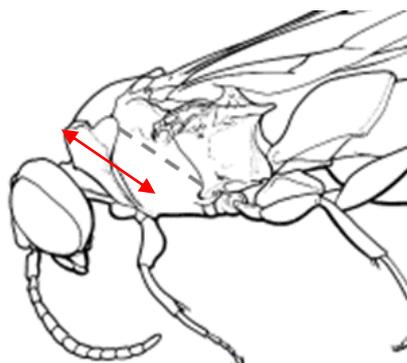


FIGURA 5: Altura da mesopleura medida a partir da articulação da mesocoxa até a entrada espiracular.

Os valores foram log-transformadas para a conversão de tendências exponenciais em lineares e assim permitir a avaliação da alometria entre duas variáveis de medidas.

4.5. AVALIAÇÃO DA CONGRUÊNCIA DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

Para avaliar a congruência dos caracteres mandibulares comparando com a filogenia do grupo, foi realizada uma análise com o programa TNT (Goloboff *et al*, 2003). Usando análise tradicional, foram adotados os seguintes parâmetros: na busca pela árvore inicial o “random seed” foi configurado em 5, com 100 replicações, salvando 300 árvores por replicação, e o algoritmo de rearranjo foi o TBR (Tree Bisection

and Reconnection). A partir dessa análise foram retidas 706 árvores igualmente parcimoniosas com 150 passos.

4.6. ESTUDO DA ASSOCIAÇÃO ENTRE FORMA E FUNÇÃO

4.6.1. Cladograma utilizado

A árvore obtida no trabalho de Debevec (2012) foi utilizada para a execução da otimização dos caracteres. A fim de reduzir os terminais a um número suficiente para representar a variação observada dentro do grupo estudado, esta árvore foi podada com o software *Mesquite*.

A hipótese filogenética adotada neste estudo (Fig. 6) foi obtida através da reunião de filogenias propostas por outros autores. Informações sobre as relações dentro de Sphecinae e a posição de Chloriontinae foram consideradas de acordo com o trabalho de Ohl (1996a). Para a resolução dentro de Sceliphrinae foi seguido Ohl (1996b). O relacionamento entre os gêneros de Ammophilinae é baseado na filogenia de Ohl (2011). Para os grupos externos foi seguida a configuração de Melo (1999) para as subfamílias de Crabronidae e Bohart & Menke (1976) para a alocação de Ampulicidae (=Ampulicinae).

A fim de reduzir o número de politomias, os grupos de espécies dos gêneros *Sceliphron*, *Penepodium*, *Trigonopsis*, *Podium* e *Eremnophila*, foram considerados monofiléticos, muito embora a monofilia destes grupos não tenha sido testada satisfatoriamente com exceção dos grupos de *Podium* os quais Ohl (1996b) sugere ser um agrupamento natural.

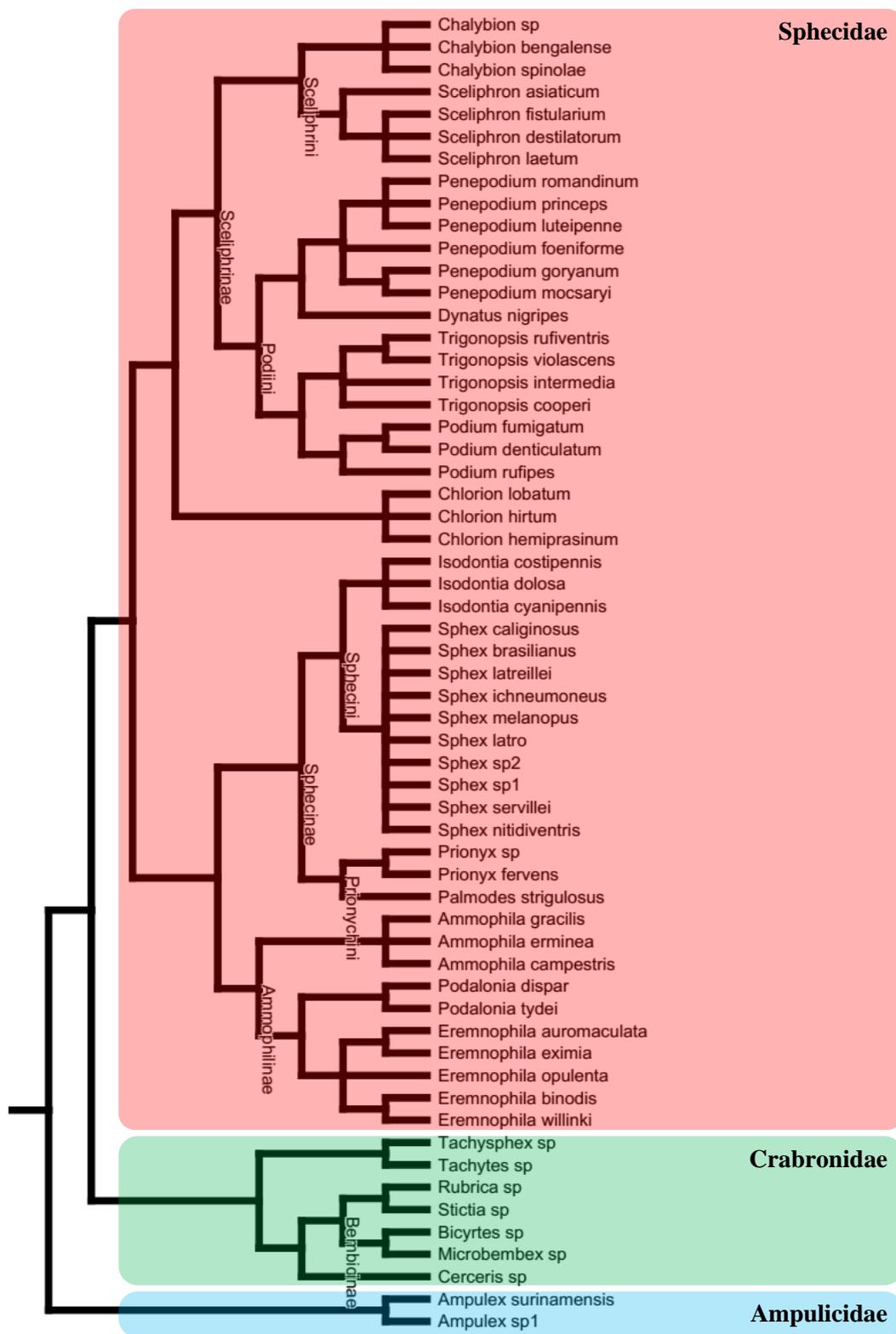


Figura 6. Cladograma construído baseado nas hipóteses filogenéticas previamente publicadas.

4.6.2. Otimização dos caracteres morfológicos e biológicos na árvore de referência

Uma matriz de dados, provenientes do estudo das mandíbulas, foi construída (Tabela 2) para a realização da inferência sobre a distribuição dos estados de caráter nos ancestrais, através da

otimização no cladograma, seguindo o critério de parcimônia para a escolha da hipótese que melhor explique o padrão observado nos terminais. Os dados reunidos através do levantamento bibliográfico e observações sobre hábitos das vespas, a utilização da mandíbula em diferentes atividades como na coleta de material para a nidificação, a própria forma de construção dos ninhos, os tipos de presas utilizadas para o provisionamento e outras questões comportamentais, também foram otimizados no cladograma.

4.6.3. Estudo de associação entre caracteres morfológicos e comportamentais

Após o processo de otimização de cada caráter no cladograma, foi utilizada a ferramenta "Tree Mirror Window" do software Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison 2009) com a qual é possível gerar um espelhamento da árvore adotada, mostrando a evolução de dois conjuntos de caracteres nos ancestrais da hipótese filogenética. Isto permitiu executar uma comparação visual dos padrões evolutivos dos caracteres para avaliar a existência de associação entre a morfologia da mandíbula e a biologia das vespas em um contexto filogenético.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. DESCRIÇÃO GERAL DA MANDÍBULA DAS VESPAS APÓIDEAS

A nomenclatura das áreas e estruturas da mandíbula foi atribuída considerando-se os aspectos topológicos e a orientação geral da mandíbula na cabeça da vespa. Assim, foi admitida a posição vertical da mandíbula num inseto ortognato, daí decorrendo a escolha dos critérios posicionais adicionados aos nomes das áreas e componentes estruturais.

Existem quatro faces ou superfícies mandibulares, as quais são delimitadas por quatro margens, duas mesiais e duas externas. Eventualmente as margens podem ser sutis, interrompidas ou mesmo completamente ausentes em determinado ponto ao longo de sua extensão (Fig. 7).

Margens Mandibulares. A **margem mesial anterior** se estende da margem basal não articulada da mandíbula até o seu ápice, em uma posição anterior, e algumas vezes são portadoras de dentes subapicais (Fig. 7A). Em alguns grupos, existe ainda um tipo de denticulo ou projeção basal na margem, que pode ser menos ou mais pronunciada. A **margem mesial posterior** usualmente também se estende da margem basal não articulada da mandíbula até seu ápice, porém em uma posição posterior (Fig. 7C).

A **margem externa anterior** se estende de um ponto ao lado do acetábulo da mandíbula até a região subapical da mandíbula. Não raramente, ela é fracamente definida em sua porção mais distal, ou mesmo ausente (Fig. 7B). A **margem externa posterior** se estende de um ponto situado ao lado do côndilo mandibular até o ápice da mandíbula, muito embora ela possa ser ausente basal ou distalmente em alguns grupos (Fig. 7D).

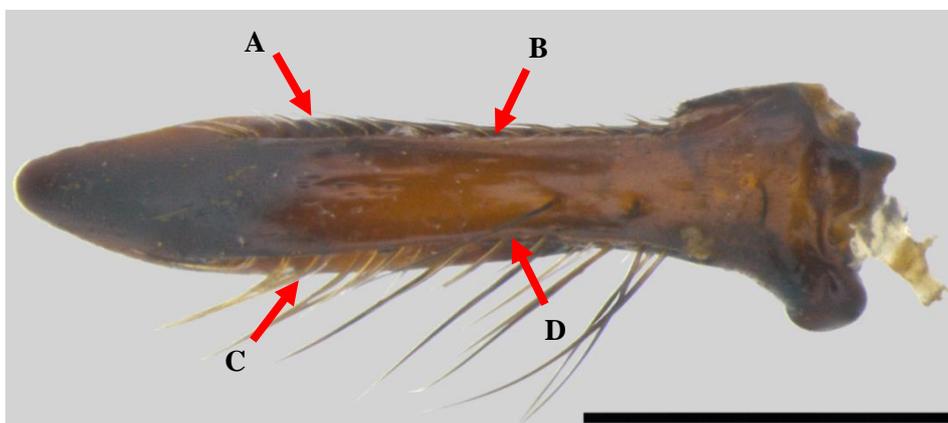


Figura 7. Mandíbula esquerda de *Chalybion spinolae* em vista externa. A-B: margens anteriores mesial e externa, respectivamente; C-D: margens posteriores mesial e externa, respectivamente. Escala: 1mm

Faces ou Superfícies Mandibulares. A **face frontal** é delimitada pelas margens externa anterior e mesial anterior. Sua porção basal pode apresentar uma cobertura de cerdas curtas e apressas densa ou esparsamente distribuídas. É comum a presença de sulcos, que são portadores de cerdas curtas e longas, ao longo da face (Fig. 8A).

A **face posterior** é demarcada pelas margens externa posterior e mesial posterior. Sua porção basal também apresenta uma cobertura de cerdas curtas e apressas, que podem ser esparsas ou densamente distribuídas. Eventualmente, algumas cerdas longas também são encontradas nessa região destacando-se em meio à pilosidade compacta (Fig. 8B).

A **face mesial** é a que fica voltada para dentro (em situação oposta à outra mandíbula). Ela é delimitada pelas margens mesiais anterior e posterior. Sua base usualmente apresenta algum grau de elevação, tornando-a mais robusta nesta região do que na porção distal da mandíbula. No entanto, alguns grupos não apresentam tal elevação. Além disso, sua superfície basal pode conter algumas poucas cerdas curtas, um tufo de cerdas longas ao lado de uma projeção basal, ou ainda ser glabra. As porções mediana e distal podem apresentar carenas longitudinais, oblíquas (na porção distal de algumas espécies), ou ainda uma superfície lisa (Fig. 8C).

A **face externa** encontra-se entre as margens externas anterior e posterior. A superfície de sua região basal pode ser plana ou levemente deprimida, com uma cobertura de cerdas curtas densa ou esparsamente distribuídas e, em certas espécies, algumas cerdas longas. A superfície das porções

mediana e distal, recorrentemente, apresentam irregularidades como estrias longitudinais ou fósulas, podendo ainda não possuir qualquer tipo de relevo (Fig. 8D).

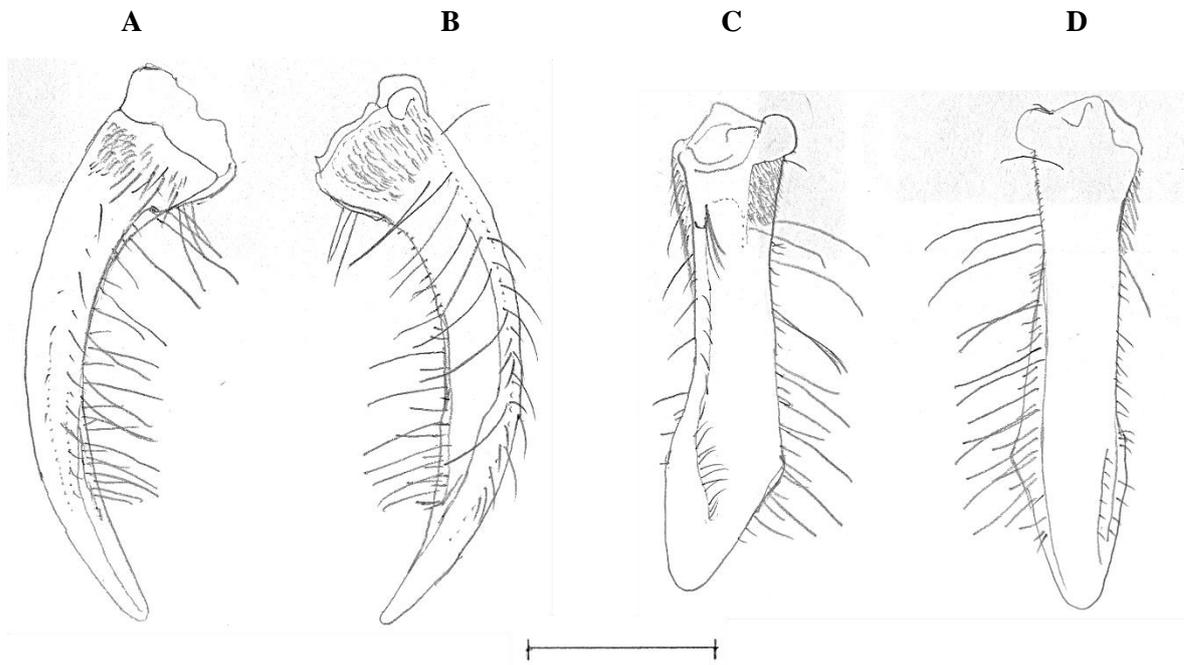


Figura 8. Mandíbula direita de *Penepodium luteipenne*. A) Face anterior; B) Face posterior; C) Face mesial; D) Face externa. Escala: 1mm

Dentes. Os dentes estão presentes na porção distal da mandíbula, dos quais um é apical e o restante é marginal subapical (Fig. 9). O **dente apical** (ou **D1**) é geralmente maior do que os demais, a proporção entre seu comprimento e a largura varia entre as condições tão larga quanto longa até três vezes e meia mais longo do que largo.

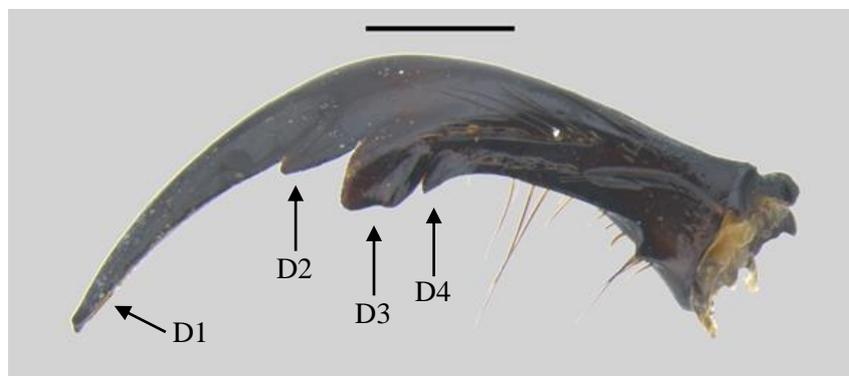


Figura 9. Mandíbula direita de *Eremnophila binodis* em vista frontal. D1: Dente apical; D2-D4: Dentes marginais. Escala: 1mm

Existem até três dentes marginais subapicais aqui denominados de **dentes 2 (D2)**, 3 (**D3**) e 4 (**D4**). O D2 é usualmente pouco desenvolvido e assemelha-se a uma margem sinuosa quase indistinguível do dente apical, embora seja bem desenvolvido em algumas espécies. O D3 é quase sempre maior que os adjacentes e seu contorno é diversificado, podendo ser amplamente arredondado, angulado ou mesmo truncado. O D4 também é frequentemente reduzido, no entanto é sempre perceptivelmente separado do D3.

Dado que, entre os esfecídeos, o D2 é na maioria dos casos pouco desenvolvido e o D3 bem desenvolvido e com um contorno distinto, em algumas espécies que possuem apenas um dente marginal como *Sceliphron asiaticum*, *Chlorion lobatum*, *Isodontia costipennis* e *Chalybion spinolae*, o dente foi interpretado como sendo o D3, pois ele se assemelha morfológicamente àqueles encontrados em espécies com mais de um dente marginal como *Chlorion hemiprasinum* (Fig. 11b).

Crista do côndilo. O côndilo, posicionado posteriormente na base mandibular, habitualmente está associado a uma carena ou crista geralmente bem pronunciada, que raramente se estende além da região basal da mandíbula. Essa estrutura é denominada aqui como *crista do côndilo* (baseado no estudo de Michener & Fraser, 1978). Na maioria dos esfecídeos, esta crista é oblíqua e toca a porção basal da margem mesial posterior, em alguns casos ela é fundida à margem externa posterior ou mesmo reduzida ou ausente (Fig. 10).

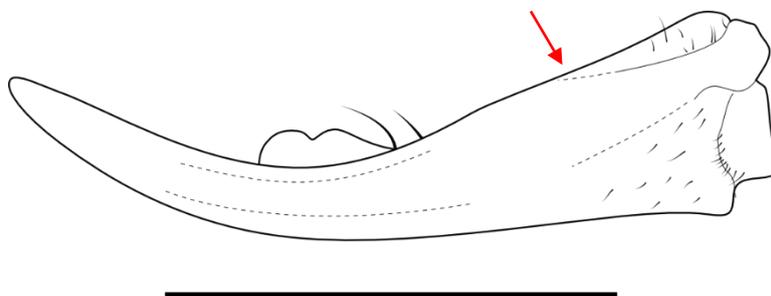


Figura 10. Mandíbula direita de *Ammophila gracilis* em vista posterior. Seta: crista do côndilo. Escala: 1mm.

Curvatura Mandibular. Em vista frontal a curvatura da mandíbula é, em grande parte dos clados, usualmente moderadamente acentuada. Em *Sphex*, *Eremnophila* e algumas espécies de outros gêneros ela é extremamente curvada. Apenas uma espécie examinada, *Trigonopsis cooperi*, possui mandíbulas quase retas (Fig. 11).



Figura 11. Mandíbula direita em vista frontal. A) *Sphex nitidiventris*; B) *Chlorion hemiprasinum*; C) *Trigonopsis cooperi*. Escalas: 1mm.

5.2. VARIAÇÃO NAS PROPORÇÕES GERAIS DAS MANDÍBULAS

De acordo com a regressão linear das medidas log-transformadas da altura da mesopleura e do comprimento da mandíbula, as variáveis apresentam uma correlação positiva relativamente forte ($r = 0,83$) (Fig. 12) e o comprimento da mandíbula é quase isométrico com o tamanho da vespa ($a = 0,95$), muito embora haja um certo desvio mais facilmente perceptível quando se compara espécies em pontos mais distantes no espectro de tamanhos das espécies. Portanto, em geral, vespas consideradas pequenas possuem mandíbulas proporcionalmente quase tão grandes quanto as vespas maiores.

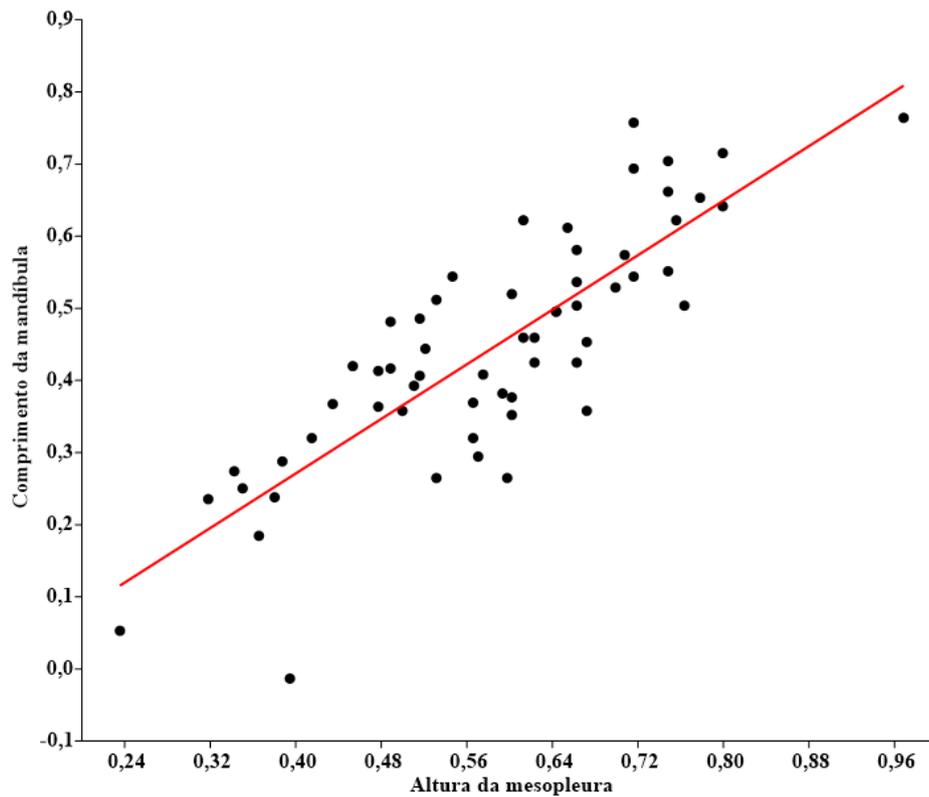


Figura 12. Regressão linear da altura da mesopleura pelo comprimento da mandíbula. Ambas as variáveis log-transformadas. $a = 0.95$, $b = -0.11$, $r = 0.83$.

Por outro lado, as variáveis, também log-transformadas, do comprimento e largura mandibulares apresentam uma correlação consideravelmente mais fraca ($r = 0,64$). A variação de largura da mandíbula não acompanha a variação de comprimento de forma tão regular ou altamente dependente. (Fig. 13). Assim, espécies com mandíbulas muito compridas podem tê-las delgadas como em *Trigonopsis intermedia*, ou um pouco mais robustas como em *Eremnophila opulenta* (Fig. 14), as mandíbulas menores seguem o mesmo princípio. Entretanto, a relação entre as variáveis também apresenta uma forte alometria negativa ($a = 0,61$), indicando que, em geral, espécies nas duas extremidades do gradiente de tamanho tendem a ter formas bem diferentes quanto ao caráter robusto ou delgado, decorrentes de variação de tamanho.

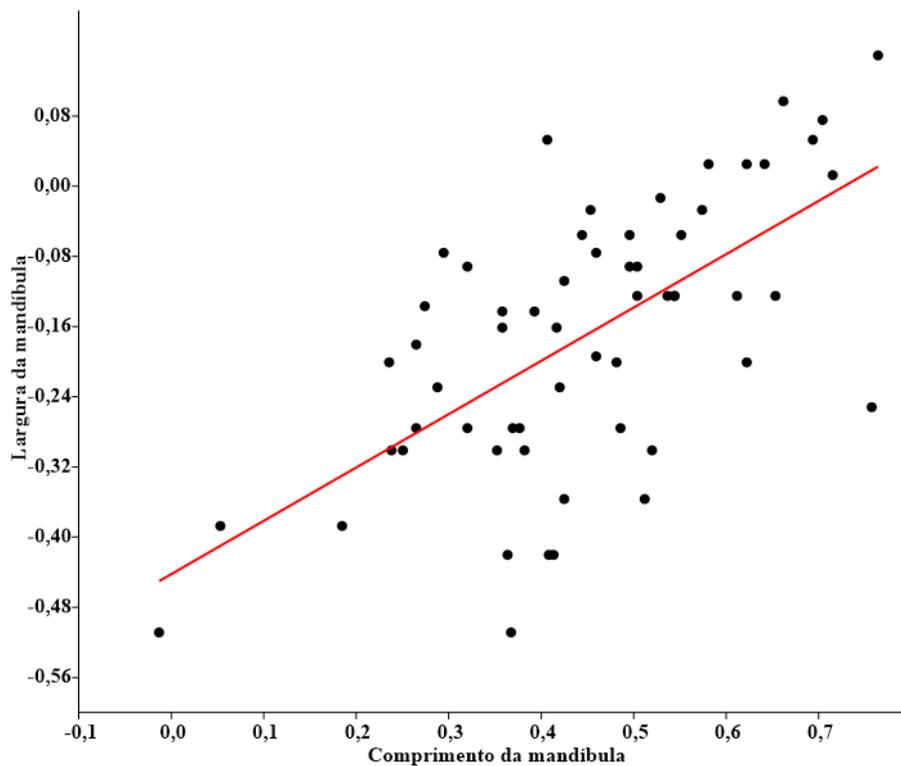


Figura 13. Regressão linear da largura em função do comprimento da mandíbula. Ambas as variáveis log-transformadas. $a = 0.61$, $b = -0.44$, $r = 0.64$.

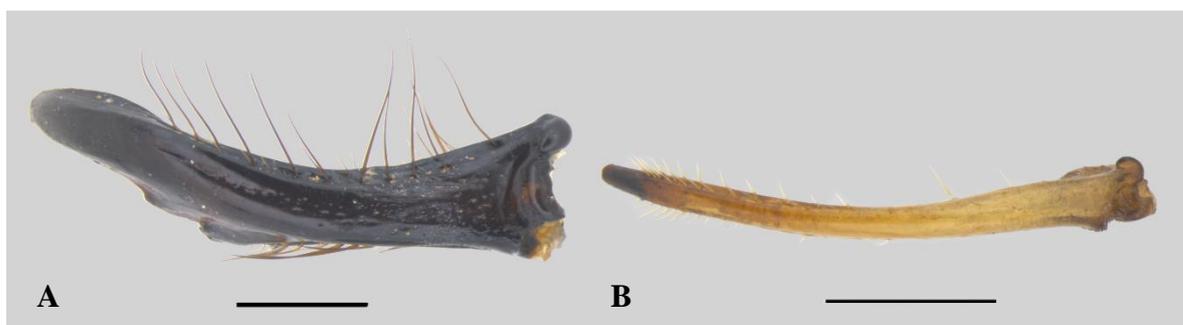


Figura 14. Mandíbulas direitas em vista externa. A) *Eremnophila opulenta*; B) *Trigonopsis cooperi*. Escalas: 1mm.

Sceliphrinae. Na tribo Sceliphriini a maioria das mandíbulas é curta, apenas *Sceliphron destilatorium* apresenta uma dimensão ligeiramente maior. Quanto à proporção entre o comprimento e a largura mandibulares, as espécies do gênero *Chalybion* possuem robustez mediana, enquanto que em *Sceliphron* elas são relativamente delgadas, exceto *S. asiaticum* que possui mandíbulas com proporções semelhantes às de *Chalybion*.

Entre as espécies de Podiini a variação nas proporções é um pouco maior em comparação com o que foi descrito acima. Entre as espécies de *Penepodium* e em *Dynatus nigripes* as mandíbulas tem, usualmente, tamanho e proporções medianas, embora as mandíbulas sejam um pouco mais curtas em *P. princeps* e mais delgadas em *P. romandinum*. Nas espécies dos gêneros *Trigonopsis* e *Podium* as mandíbulas são sempre extremamente delgadas, já o comprimento é variável. Em *T. intermedia* e *T. cooperi* as mandíbulas são consideravelmente grandes, enquanto nas outras duas espécies elas são medianas. *Podium denticulatum* foi a única espécie do gênero que apresentou mandíbulas mais alongadas, as demais possuem mandíbulas de tamanho mediano.

Chloriontinae. No gênero *Chlorion* apenas uma espécie apresenta mandíbulas longas, *C. lobatum*, nas demais espécies elas não são tão longas. Quanto à robustez mandibular, somente em *C. hemiprasinum* é mediana, enquanto que nas outras duas espécies elas são delgadas.

Sphecinae. Na tribo Sphecini existem essencialmente duas categorias de tamanhos e proporções mandibulares: muito curtas e robustas, como nas espécies de *Isodontia*; e medianas, como entre as espécies de *Sphex*, as quais possuem mandíbulas que não são nem tão longas, quanto em algumas espécies de *Trigonopsis*, e nem tão robustas quanto em *Isodontia*. Apenas em *S. ichneumoneus* elas são comparativamente mais curtas e robustas e, em *S. latro*, ligeiramente mais delgadas.

Em Prionychini, tanto nas espécies de *Prionyx* como *Palmodes strigulosus* as medidas e proporções das mandíbulas das vespas são medianas como em grande parte da subfamília.

Ammophilinae. As espécies da subfamília Ammophilinae apresentam pouca variação nas dimensões e proporções das mandíbulas, em *Ammophila*, por exemplo, elas não são tão grandes em relação ao corpo e nem tão longas em relação à sua largura. Já dentre as espécies de *Podalonia* e *Eremnophila* elas são bem longas, contudo, a razão entre o comprimento e a largura da mandíbula é como em *Ammophila*.

5.3. VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DAS MANDÍBULAS DAS VESPAS APÓIDEAS

5.3.1. Variação morfológica da mandíbula entre os táxons de Sphecidae

Sceliphrinae. A subfamília Sceliphrinae é notável pela simplificação da forma mandibular, apenas algumas espécies examinadas possuem dentes marginais (*Chalybion* sp., *C. bengalense* e *Sceliphron asiaticum*). A dimensão da mandíbula em relação ao tamanho do corpo varia dentro deste clado. Na maioria das espécies ela é moderadamente curvada em vista frontal, exceto em *C. spinolae* e *S. destillatorium*, os quais possuem a curvatura mandibular extremamente acentuada, já em *Trigonopsis cooperi* elas são apenas sutilmente curvadas. Outro aspecto amplamente distribuído na subfamília é a região mesial distal lisa, sem qualquer tipo de relevo, embora esta não seja a única

condição deste caráter existente no grupo. Em geral, com apenas algumas exceções, a região mesial basal é estreita como na maioria dos outros grupos da família e também bastante elevada. Em *Chalybion* o sulco mesial anterior se estende até o dente marginal (ou onde este estaria), enquanto no restante da subfamília o sulco se estende até próximo do ápice da mandíbula. Quanto a distribuição das cerdas ao longo do sulco mesial anterior, *Sceliphron* diferencia-se do restante do clado pela ausência de cerdas na porção distal do sulco ao passo que nos outros gêneros o sulco é completamente repleto de cerdas. A região mesial mediana pode ser pouco ampla como em Sceliphriini ou estreita como em grande parte de Podiini.

Sceliphriini. Nas espécies da tribo Sceliphriini a região mesial distal é usualmente lisa, sem esculturação, e as mandíbulas são proporcionalmente pequenas, sendo que *Chalybion* apresenta as mandíbulas com a menor dimensão, além disso, neste gênero, a crista do côndilo é longitudinal e fundida à margem externa posterior. Diferentemente do restante da subfamília, a região mesial basal das mandíbulas deste grupo é larga. A crista do côndilo é longitudinal e fundida à margem externa posterior. *C. spinolae* foi a única espécie do gênero em que foi constatada a presença da curva na porção distal do sulco mesial anterior além de cerdas curtas e longas em toda sua extensão.

Nos representantes do gênero *Sceliphron* foram observados outros dois estados da crista do côndilo, em *S. asiaticum* e *S. fistularium* elas são oblíquas e tocam a base da margem mesial posterior, enquanto que em *S. destilatorium* e *S. laetum* são muito reduzidas ou ausentes. A região mesial basal é estreita e bem elevada, como em grande parte de Sceliphriinae. Em todo o gênero foi detectada a presença de uma curva distal no sulco mesial anterior, condição esta que é a menos comum dentro da subfamília, além da existência apenas de cerdas curtas.

Podiini. Em Podiini a maior parte das espécies possuem mandíbulas de tamanho mediano, muito embora haja alguma variação dentro do grupo, e geralmente o sulco mesial anterior contém cerdas curtas e médias. Existe ainda uma pequena projeção ou dentículo basal na margem mesial anterior em todos os gêneros que compõem a tribo. A crista do côndilo pode ser longitudinal e fundida à margem externa posterior como em *Penepodium* e *Dynatus*, ou ausente como em *Trigonopsis* e *Podium*.

As mandíbulas das espécies de *Penepodium* são morfologicamente semelhantes à maioria daquelas dos membros de Sceliphriinae. Somente *P. princeps* diferencia-se discretamente por possuir mandíbulas relativamente mais curtas considerando-se o tamanho de seu corpo. Além disso *P. luteipenne* é o único em que a curva do sulco mesial anterior está presente.

Em relação à morfologia das mandíbulas dos outros componentes da subfamília, a única espécie de *Dynatus* estudada também não apresentou grandes diferenças. Entretanto, a região mesial basal mandibular de *D. nigripes* é larga e a região mesial mediana é um pouco ampla. O sulco mesial anterior é coberto por cerdas curtas e longas.

Uma característica singular encontrada em *Trigonopsis* é a presença de um entalhe na porção distal da margem mesial anterior, *T. cooperi* é a única espécie em que este caráter não está presente e sua margem é contínua. Além disso, em todo o gênero, a região mesial basal da mandíbula não apresenta elevação. Há uma certa variação quanto à dimensão das mandíbulas deste grupo. Em *T. rufiventris* e *T. violascens* elas tem tamanho mediano, enquanto nas demais espécies são longas em relação à medida da mesopleura.

As mandíbulas do gênero *Podium* tem tamanho mediano, como observado em grande parte da tribo, exceto *P. denticulatum* a qual apresenta mandíbulas relativamente grandes. Outra característica comum a todo grupo é a região mesial basal pouco elevada. Em um quadro geral, apesar de algumas particularidades, as espécies deste gênero possuem mandíbulas muito similares às daquelas de *Trigonopsis*.

Chloriontinae. As mandíbulas de Chloriontinae são morfologicamente mais semelhantes às demais subfamílias do que às aquelas tipicamente simplificadas encontradas em Sceliphrinae. A margem anterior mesial pode apresentar dois dentes como em *Chlorion lobatum* e *C. hemiprasinum*, ou apenas um dente como em *C. hirtum*. A curvatura mandibular é extremamente acentuada apenas em *C. hirtum* e moderadamente curvada nas demais. Apenas *C. hemiprasinum* não possui a projeção basal na margem mesial anterior. A crista do côndilo é oblíqua e toca a base da margem posterior mesial em todas as espécies observadas deste gênero e a região mesial basal é estreita e elevada, tal como em *Sceliphron* e *Penepodium*. O sulco mesial anterior se estende até a região próxima aos dentes marginais e não possui curva em sua porção distal, além disso é repleto de cerdas curtas e longas em toda sua extensão. A região mesial mediana da mandíbula apresenta uma carena longitudinal e é pouco ampla, com exceção de *C. lobatum* a qual possui esta região estreita.

Sphecinae. As espécies da subfamília Sphecinae possuem de um a três dentes marginais subapicais e, em vista frontal, a mandíbula é moderada ou extremamente curvada. A crista do côndilo é, em grande parte deste clado, oblíqua e toca a base da margem mesial posterior. A região mesial basal é sempre bem elevada e usualmente larga. O sulco mesial anterior normalmente se estende até a porção distal, próxima aos dentes marginais, e é repleto de cerdas curtas e longas com exceção de algumas espécies. A superfície da região mesial mediana é habitualmente lisa.

O gênero *Isodontia* possui algumas características peculiares, a crista do côndilo, por exemplo, é fundida à margem externa posterior, esta condição só foi observada neste grupo. Outro aspecto particular deste gênero é o contorno bilobado de seu único dente marginal (D3) observado nas mandíbulas de *I. dolosa* e *I. cyanipennis*. Entretanto, o contorno do D3 de *I. costipennis* é estreitamente arredondado como em grande parte da subfamília.

Em *Sphex* as mandíbulas apresentam um perfil frontal extremamente curvado e a margem mesial anterior possui três dentes marginais. *S. servillei* foi a única espécie examinada em que a crista do côndilo se estende até a porção mais distal da mandíbula, esta condição foi observada apenas nesta espécie dentre todas as outras estudadas aqui. Nos demais integrantes de *Sphex* a crista do côndilo é oblíqua como no restante dos esfecíneos. A região mesial basal é essencialmente larga, *Sphex* sp1 é a única espécie em que esta região é relativamente estreita. O sulco mesial anterior se estende até a porção distal da mandíbula, próximo dos dentes marginais III e IV, e é invariavelmente dotado de uma pequena curva localizada em sua porção distal. Somente *S. brasiliensis* apresenta apenas cerdas curtas no sulco, diferentemente da condição mais comum encontrada na subfamília.

Prionychini. A tribo Prionychini apresenta as mandíbulas semelhantes ao que foi observado dentro de Sphecinae em geral. Entretanto, algumas diferenças podem ser constatadas entre os dois gêneros analisados.

Prionyx apresenta mandíbulas com três dentes marginais subapicais e o sulco mesial anterior não apresenta a curva em sua porção distal como em *Sphex*.

Por outro lado, *Palmodes strigulosus*, a única espécie examinada deste gênero, possui apenas dois dentes na margem mesial anterior da mandíbula e uma pequena projeção basal. O sulco mesial anterior possui região distal curvada.

Ammophilinae. A morfologia das mandíbulas dos membros da subfamília Ammophilinae é relativamente homogênea e não se diferencia muito da forma geral observada em Sphecidae, entretanto existem algumas variações importantes entre os gêneros estudados.

A curvatura da mandíbula em vista frontal é moderada ou extremamente acentuada, a margem mesial anterior é portadora de três dentes subapicais e pode apresentar também uma projeção basal.

A crista do côndilo é oblíqua e toca a porção basal da margem mesial posterior. A região mesial basal é bem elevada, como em sphecinae, porém estreita. O sulco mesial anterior é

desprovido de curva distal, repleto de cerdas e se estende da base da mandíbula até perto dos dentes, exceto em *Podalonia tydei* cujo sulco é restrito a porção mediana. *Eremnophila auromaculata* foi o único representante de Ammophilinae em que o sulco mesial anterior possui apenas cerdas curtas, enquanto que nas outras espécies elas são curtas e longas.

Em *Ammophila* a mandíbula apresenta a curvatura moderadamente acentuada em vista frontal, margem mesial anterior sem projeção basal e região mesial mediana pouco ampla.

As duas espécies de *Podalonia* também possuem mandíbulas moderadamente curvadas, no entanto, diferentemente de *Ammophila*, a margem mesial anterior é dotada de uma pequena projeção basal. Além disso a região mesial mediana é pouco ampla.

A curvatura das mandíbulas em *Eremnophila* é extremamente acentuada, tal como observado em *Sphex*, apenas *E. willinki* possui as mandíbulas moderadamente curvadas. *E. binodis* é a única espécie, dentre as estudadas, em que a projeção basal da margem mesial anterior não existe. Em todas as espécies o contorno do D3 é truncado e a região mesial mediana é bem ampla.

5.3.2. Variação morfológica da mandíbula nos grupos externos

Crabronidae. Embora a amostragem da família Crabronidae tenha sido consideravelmente reduzida foi possível observar uma diversidade razoável de forma das mandíbulas entre as subfamílias. Por outro lado, algumas características comuns a grande parte das espécies examinadas podem ser destacadas, como a crista do côndilo fundida à margem externa posterior. A região mesial basal bastante elevada também é um traço compartilhado entre as espécies observadas. Na maioria dos gêneros o sulco mesial anterior se estende até a porção distal, próximo dos dentes marginais, e é repleto de cerdas curtas e longas, além disso não há curva na porção distal do sulco das mandíbulas de nenhuma das espécies estudadas. A região mesial mediana é sempre pouco ampla e a superfície da face externa da mandíbula é normalmente lisa.

Crabroninae. Os dois gêneros investigados da subfamília Crabroninae apresentam mandíbulas sem dentes marginais e moderadamente curvadas em vista frontal. A região mesial basal é estreita e, em *Tachytes* sp., o sulco mesial anterior se estende até próximo do ápice da mandíbula.

Bembicinae. Na subfamília Bembicinae as mandíbulas são sutilmente curvadas, exceto em *Bicyrtes* sp. a qual possui curvatura mandibular moderadamente acentuada. Os dentes marginais estão presentes em três dos quatro gêneros investigados, apenas *Microbembex* sp. é portadora de mandíbulas simplificadas. A região mesial basal é estreita em *Stictia* sp. e larga nas demais

espécies. O sulco mesial anterior abriga cerdas curtas e longas e se estende até perto do ápice mandibular somente em *Microbembex* sp., enquanto nas demais espécies o sulco não ultrapassa os dentes marginais.

Philantinae. A única espécie investigada da subfamília Philanthinae, *Cerceris* sp., possui mandíbulas simplificadas e moderadamente curvadas, bem como a região mesial basal relativamente estreita. Entretanto sua forma geral não se diferencia muito das mandíbulas das demais subfamílias.

Ampulicidae. As mandíbulas encontradas nas espécies de Ampulicidae possuem características estruturais peculiares, notavelmente diferenciadas em relação às outras vespas apóideas. Por tanto, os detalhes da morfologia da mandíbula deste grupo não foram levados em consideração por conta da dificuldade de estabelecer homologias entre as estruturas mandibulares das outras famílias de forma relativamente confiável. Contudo, aspectos sobre a forma geral são passíveis de comparação com os demais grupos. Por exemplo, os representantes do gênero *Ampulex* apresentam mandíbulas sem dentes marginais, e, em *Ampulex surinamensis*, a curvatura da mandíbula é apenas moderadamente acentuada, enquanto que em *Ampulex* sp. é fortemente acentuada. Quanto às dimensões mandibulares, em *A. surinamensis* elas são grandes, relativamente longas e delgadas, ao passo que em *Ampulex* sp. elas são bem curtas e não muito mais longa do que ampla.

5.3.3. Lista de caracteres e matriz de caracteres morfológicos e biológicos

1. Curvatura da Mandíbula em Vista Frontal

(0) Quase reta ou muito sutilmente curvada; (1) Moderadamente curvada;

(2) Extremamente curvada

2. Aspecto Geral da Porção distal da Mandíbula

(0) Simplificada, com apenas o dente apical e sem dentes marginais; (1) Com 1 a 3 dentes marginais subapicais

3. Indentação ou Recorte na Região Subapical da Margem Mesial Anterior

(0) Ausente; (1) Presente

A presença deste caráter é uma autapomorfia de *Trigonopsis* e acredita-se estar relacionado aos dentes da margem livre do clípeo. O alinhamento desta emarginação com os dentes presentes no clípeo permitiria a vespa agarrar o palpo de suas presas.

4. Formato do D1

(0) Tão largo quanto longo; (1) De 1,5 a 2 vezes mais longo do que largo; (2) De 2,5 a 3,5 vezes mais longo do que largo

As medidas do D1 foram determinadas de acordo com a posição do dente adjacente, portanto nas mandíbulas que não apresentam dentes marginais este caráter aparece na matriz como não aplicável, embora todas as mandíbulas possuam o D1.

5. Formato do D2

(0) Reduzido e confundindo-se com o D1; (1) Reduzido e visivelmente separado do D1; (2) Bem desenvolvido e visivelmente separado do D1

Frequentemente o D2 apresenta-se extremamente reduzido, apenas como uma sinuosidade na base do D1, ou ainda, quase imperceptível em algumas espécies.

6. Simetria do D2

(0) Simétrico; (1) Assimétrico

Mesmo no Dente mais reduzido é possível determinar sua simetria baseada em seu contorno. Os Dentes menores são essencialmente simétricos, enquanto que os mais desenvolvidos podem apresentar certo grau de assimetria que, algumas vezes, é bem acentuada.

7. Formato do D3

(0) Tão largo quanto longo; (1) Menos de 2 vezes mais largo do que longo; (2) 2 ou mais vezes mais largo do que longo

8. Contorno do Ápice do D3

(0) Amplamente arredondado, quase circular; (1) Estreitamente arredondado ou ligeiramente angulado; (2) Truncado

O D3 foi o dente o que mais apresentou variação de sua forma, especialmente de seu contorno. Embora sua morfologia seja notavelmente diversificada algumas dessas formas, particularmente as

semelhantes, foram agrupadas em um único estado afim de diminuir a perda de informações por conta do excesso de estados.

9. Formato do D4

(0) Tão largo quanto longo; (1) Menos de 2 vezes mais largo do que longo; (2) 2 ou mais vezes mais largo do que longo

Essencialmente o D4 possui dimensões menores se comparado aos outros Dentes. Seu aspecto mais variável é a proporção entre seu comprimento e sua largura.

10. Margem Mesial Anterior

(0) Completa, bem definida, sem interrupções; (1) Brevemente interrompida na base; (2) Ausente apenas na base

É a margem que forma o contorno dos Dentes, por isso é sempre bem definida em sua porção mais distal.

11. Presença de Um Dentículo ou Projeção na Base da Margem Mesial Anterior

(0) Ausente; (1) Presente

12. Margem Mesial Posterior

(0) Bem definida na porção mediana; (1) Basalmente ausente, bem definida no restante; (2) Brevemente interrompida basalmente; (3) Bem definida apenas basalmente; 4) Bem definida e projetada em forma de quilha

13. Margem Externa Anterior

(0) Fracamente definida; (1) Bem definida apenas basalmente (algumas vezes na porção mediana também); (2) Bem definida em toda sua extensão

14. Margem Externa Posterior

(0) Bem definida apenas na porção mediana; (1) Bem definida apenas basalmente; (2) Bem definida apenas distalmente; (3) Completa, bem definida em toda sua extensão

15. Largura da Região Mesial Basal

(0) Estreita; (1) Larga

16. Elevação da Região Mesial Basal

(0) Não elevada; (1) Pouco elevada; (2) Bem elevada

A elevação nessa região possivelmente tem grande impacto sobre a movimentação da mandíbula, pois sua margem basal serve de sítio de fixação para a musculatura responsável pela sua flexão.

17. Pilosidade da Região Mesial Basal

(0) Sem cerdas ou com poucas cerdas curtas; (1) Com um tufo de cerdas ao lado da projeção basal

Os caracteres relacionados com a pilosidade são particularmente problemáticos, pois algumas vezes as cerdas podem se soltar, especialmente as cerdas mais longas, tanto por conta do estado de conservação dos exemplares ou por conta da própria manipulação das mandíbulas. Isto pode levar a uma determinação equivocada dos estados dos caracteres.

18. Extensão do Sulco Mesial Anterior

(0) Restrito à porção mediana; (1) Se estende até a porção distal, próximo dos dentes 3 e 4 (ou onde estes estariam); (2) Se estende até perto do ápice da mandíbula (porção subapical)

19. Pilosidade do Sulco Mesial Anterior

(0) Apenas cerdas curtas; (1) Cerdas curtas e longas; (2) Apenas cerdas longas; (3) Cerdas curtas e médias

20. Distribuição das Cerdas do Sulco Mesial Anterior

(0) Ausente apenas na porção distal; (1) Distribuídas ao longo do sulco

21. Curva do Sulco Mesial Anterior em Sua Porção Distal

(0) Ausente; (1) Presente

22. Contorno da Região Externa Basal

(0) Sem estreitamento; (1) Com um estreitamento na porção mais próxima da região mediana da mandíbula; (2) Sem estreitamento

23. Superfície da Região Externa Basal

(0) Plana, sem depressão; (1) Levemente deprimida

24. Escultura da Superfície da Região Mesial Mediana

(0) Simples, lisa, sem carenas ou sulcos; (1) Com uma carena longitudinal relativamente próxima da margem; (2) Com uma carena mediana longitudinal bifurcada perto dos dentes

25. Largura da Região Mesial Mediana

(0) Estreita; (1) Pouco ampla; (2) Bem ampla

26. Escultura da Superfície da Região Mesial Distal

(0) Simples, lisa, sem carenas ou sulcos; (1) Com uma carena longitudinal sutil, que se estende da "altura" do D2 até metade do D1; (2) Com uma carena com sua extremidade basal tocando a M.M.P; (3) Com uma carena oblíqua com sua extremidade basal tocando a M.M.P. e se estende até o ápice do sulco

27. Pilosidade da Região Externa Basal

(0) Ausente; (1) Cerdas curtas e espaçadas; (2) Cerdas curtas e cobrindo densamente a região basal; (3) Cerdas curtas com algumas longas cobrindo densamente a região basal; (4) Cerdas curtas e espaçadas com algumas longas

28. Distribuição das Cerdas na Região Externa Basal

(0) Espaçadas; (1) Densamente distribuídas

29. Escultura da Superfície da Região Externa Mediana

(0) Simples, lisa; (1) Com covinhas; (2) Com estrias longitudinais

30. Escultura da Superfície da Região Externa Distal

(0) Simples, lisa; (1) Com algumas covinhas; (2) Com estrias longitudinais sutis; (3) Com uma crista longitudinal que se expande distalmente; (4) Com uma depressão posterior

31. Extensão do Sulco Frontal Interno

(0) Ausente; (1) Se estende da base até a região distal; (2) Presente apenas na região distal

32. Pilosidade do Sulco Frontal Interno

(0) Curtas; (1) Longas; (2) Curtas e longas

33. Extensão do Sulco Frontal Mediano

(0) Ausente; (1) Se estende da base ao ápice da mandíbula; (2) Presente somente na porção mediana da mandíbula

34. Pilosidade do Sulco Frontal Mediano

(0) Ausente, Glabro; (1) Com uma fileira de cerdas curtas; (2) Com uma fileira de cerdas curtas e longas; (3) Com duas fileiras de cerdas longas

35. Extensão do Sulco Frontal Externo

(0) Ausente; (1) Se estende até a porção distal; (2) Presente apenas na porção distal

36. Pilosidade do Sulco Frontal Externo

(0) Curtas; (1) Longas; (2) Curtas e longas

37. Crista do Côndilo

(0) Reduzida ou ausente; (1) Oblíqua e tocando a M.M.P. na base; 2) Longitudinal, fundida com a M.E.P.; (3) Fundida com a M.E.P.; (4) Se estende até a porção mais distal

38. Pilosidade da Região Basal Frontal

(0) Ausente; (1) Pouquíssimas cerdas curtas e espaçadas; (2) Cerdas curtas e cobrindo densamente a base

39. Pilosidade da Região Basal Posterior

(0) Cerdas curtas e espaçadas cobrindo a base; (1) Cerdas curtas e cobrindo a base; (2) Cerdas curtas e algumas longas

40. Pilosidade das Regiões Mediana e Distal da Face Posterior

(0) Apenas cerdas curtas e espaçadas; (1) Apenas cerdas longas; (2) Cerdas curtas e longas

41. Distribuição das Cerdas nas Regiões Mediana e Distal da Face Posterior

(0) Se estendem até a porção mediana; (1) Se estendem até a porção distal

42. Dimensão da Mandíbula em Relação à Mesopleura

(0) Muito pequena; (1) Pequena; (2) Grande; (3) Muito grande

A proporção entre o comprimento da mandíbula e a altura da mesopleura fornece uma ideia do tamanho da mandíbula em relação ao tamanho do corpo da vespa.

43. Robustez da Mandíbula

(0) Muito delgada; (1) Delgada; (2) Robusta; (3) Muito robusta

A proporção entre o comprimento da mandíbula e a largura de sua base foi utilizada pra determinar o quanto a mandíbula é robusta.

44. Comprimento em Relação à Cabeça

(0) Muito curta; (1) Curta; (2) Longa; (3) Muito longa

A proporção entre o comprimento da mandíbula e a distância entre os pontos de articulação foi tomada para determinar o quanto a mandíbula é longa em relação à cabeça da vespa.

45. Tipo de Presa

(0) Debilitadas ou mortas; (1) Ortóptera; (2) Baratas; (3) Percevejos; (4) Besouros; (5) Imaturos de Lepidóptera; (6) Aranhas; (7) Moscas

46. Transporte da Presa

(0) Arrastada; (1) Voo e arrastada; (2) Voo

47. Contenção da Presa

(0) Com as mandíbulas; (1) Com as mandíbulas e pernas; (2) Com as pernas

48. Tipo de Ninho

(0) Cavidade preexistente; (1) Escavado no solo; (2) Feito com barro

49. Escavação com auxílio da Mandíbula

(0) Não; (1) Sim

50. Adição de Água

(0) Não; (1) Sim

51. Partição do Ninho

(0) Feita com material vegetal; (1) Feita com barro; (2) Feita com barro e madeira

52. Selagem do Ninho

(0) Feita com material vegetal; (1) Feita com solo; (2) Feita com solo e detritos; (3) Feita com barro; (4) Barro e madeira; (5) Barro e resina

53. Amputação dos Apêndices da Presa

(0) Não; (1) Sim

Tabela 2. Matriz de caracteres das mandíbulas e biológicos das vespas das famílias Sphecidae, Crabronidae e Ampulicidae

Epécies/Caracteres	1 - 10	11 - 20	21 - 30	31 - 40	41 - 53
<i>Ammophila campestris</i>	1102000122	0210102011	1010110102	01100-1222	1112511100-20
<i>Ammophila erminea</i>	1102000102	0210102011	1010010101	01100-1122	1112511100-20
<i>Ammophila gracilis</i>	1101101002	0012102011	1010110101	00100-1101	1111511100-20
<i>Chalybion bengalense</i>	11013-2031	0423212011	1010010210	01100-1222	10106--0-1130
<i>Chalybion</i> sp	11013-2032	0003212011	1010110211	10110-1112	10116--0-1130
<i>Chalybion spinolae</i>	200-3-3-31	0211212011	1110010212	02100-1222	10106--0-1130
<i>Chlorion hemiprasinum</i>	1101000022	0212102011	1011110102	00100-1001	11111010-0-10
<i>Chlorion hirtum</i>	21023-2030	1210102111	1011110202	01120-1222	1102101100-10
<i>Chlorion lobatum</i>	1102002330	1212102111	1001310211	01100-1022	1203101100-10
<i>Dynatus nigripes</i>	100-3-3-30	1103212021	10112000-0	020-0-0-10	11112-00-0-30
<i>Eremnophila auromaculata</i>	2101000201	1410102010	1020010101	01120-1202	1112500100-20
<i>Eremnophila binodis</i>	2102110202	0402102011	1020110100	02110-1111	0202500100-20
<i>Eremnophila eximia</i>	2102110201	1410102011	1020110101	02120-1212	1213500100-20
<i>Eremnophila opulenta</i>	2101110200	1410102011	1020110101	02120-1212	1213500100-20
<i>Eremnophila willinki</i>	1102112222	1410102011	10200100-1	01120-1222	1111500100-20
<i>Isodontia costipennis</i>	11003-0131	0312302003	1010011110	02100-1022	10201010-0001
<i>Isodontia cyanipennis</i>	11003-2332	0423302003	1012001101	020-230-21	10201010-000-
<i>Isodontia dolosa</i>	11003-2332	0423312003	1012001100	020-230-21	10201010-000-
<i>Palmodes strigulosus</i>	1100202030	1412112111	1110010201	02120-2022	1111101100-10
<i>Penepodium foeniforme</i>	100-3-3-30	1123202023	10003100-0	020-0-0-11	1111221?-0-30
<i>Penepodium goryanum</i>	100-3-3-30	1120202023	1000300110	020-0-0-11	11112210-1-50
<i>Penepodium luteipenne</i>	100-3-3-30	1113202023	1100310210	120-0-0-12	1111221111-30
<i>Penepodium mocsaryi</i>	100-3-3-30	1110202023	1001300210	020-0-0-11	11112210-1-30
<i>Penepodium princeps</i>	100-3-3-30	1123202023	1001300210	020-120-12	10112211---30
<i>Penepodium romandinum</i>	100-3-3-30	1123202023	1001300100	020-120-12	11012211---30
<i>Podalonia dispar</i>	110200?100	1210102111	1010110200	01100-1222	12125011-0-20
<i>Podalonia tydei</i>	110200?100	1210102101	1010110200	01120-1222	12035011-0-20
<i>Podium denticulatum</i>	100-3-3-30	1102001123	1000000200	01100-1012	12022200-0240
<i>Podium fumigatum</i>	100-3-3-30	1102001123	1000000200	01100-1012	11022200-0240
<i>Podium rufipes</i>	100-3-3-30	1100001123	1000000100	01100-0-12	11022200-0-50
<i>Prionyx fervens</i>	2101001102	0410112011	1020110211	02120-1211	1112101100-10
<i>Prionyx</i> sp	1101002122	0410112010	?010010210	01110-1111	0111101100-10
<i>Sceliphron asiaticum</i>	11013-2032	0022102020	0110010210	3120112011	00116212-0130
<i>Sceliphron destilatorum</i>	200-3-3-31	0222002020	011000021?	310?????11	01026212-0130
<i>Sceliphron fistularium</i>	100-3-3-32	0022102020	0110010210	3120110-11	00016212-0130
<i>Sceliphron laetum</i>	100-3-3-31	022200212?	?11000021?	310-0-1211	00016212-0130

<i>Sphex brasilianus</i>	2101000102	0410112010	1120110212	02120-1211	1112111110-10
<i>Sphex caliginosus</i>	2102000122	0411112011	1120110211	02120-1212	1113111110-10
<i>Sphex ichneumoneus</i>	2101001102	0412112011	1120110211	02120-1211	0021111110-10
<i>Sphex latreillei</i>	2102010122	0410112011	1120110211	22120-1212	1113111110-10
<i>Sphex latro</i>	2102000122	0410112011	1120110211	02120-1212	1103111110-10
<i>Sphex melanopus</i>	2101000120	0411112011	1120110212	02120-1212	1113111110-10
<i>Sphex nitidiventris</i>	2102000102	0412112011	1120110211	02120-1211	0113111110-10
<i>Sphex servillei</i>	2101000120	0413412011	1120110212	02120-1212	1113111110-10
<i>Sphex</i> sp1	2101000120	0300102011	1120110210	02120-1211	0112111110-10
<i>Sphex</i> sp2	2101001120	0410112011	1110110212	02120-1211	0112111110-10
<i>Trigonopsis cooperi</i>	000-3-3-30	1000000021	1001000210	02200-2011	12012212-1130
<i>Trigonopsis intermedia</i>	101-3-3-30	1000000023	1001000110	02220-2212	12022212-1130
<i>Trigonopsis rufiventris</i>	101-3-3-30	1020000023	1000000210	00200-0-11	11022212-1130
<i>Trigonopsis violascens</i>	101-3-3-30	1010000020	1000000110	01200-0-11	11012212-1130
<i>Bicyrtes</i> sp	1101101130	0001212011	1010010100	02100-0-11	11213221-0-10
<i>Cerceris</i> sp	100-3-3-32	0210202011	1010110100	410-200-11	11204211-0-10
<i>Microbembex</i> sp	000-3-3-30	0403212023	1010010110	020-0-0-11	0111022100-10
<i>Rubrica</i> sp	0100102130	0201212011	1010010100	020-0-0-10	0120722110-10
<i>Stictia</i> sp	0101102110	0401202011	1010010100	020-0-0-10	0111722100-10
<i>Tachysphex</i> sp	100-3-3-31	0411202011	1010010100	410-0-1201	0110111100-10
<i>Tachytes</i> sp	100-3-3-31	0413202021	1010010112	020-0-1222	11111211-0-10
<i>Ampulex</i> sp	200-3-3-3?	???????????	??0???????	???????????	?1102000-0-21
<i>Ampulex surinamensis</i>	100-3-3-3?	???????????	??0???????	???????????	?2022000-0-21

5.3.4. Evolução dos caracteres das mandíbulas

Através da otimização dos caracteres, sobre a filogenia tomada como referência, é possível observar a hipótese do plano de base dos diferentes táxons amostrados da família Sphecidae, bem como a evolução dos caracteres ao longo da árvore (Fig. 15, 16). A presença de um conjunto de caracteres, no ancestral de um determinado táxon, caracteriza a forma básica dos membros que o compõe, dando uma ideia geral sobre o compartilhamento dos aspectos morfológicos por eles herdados.

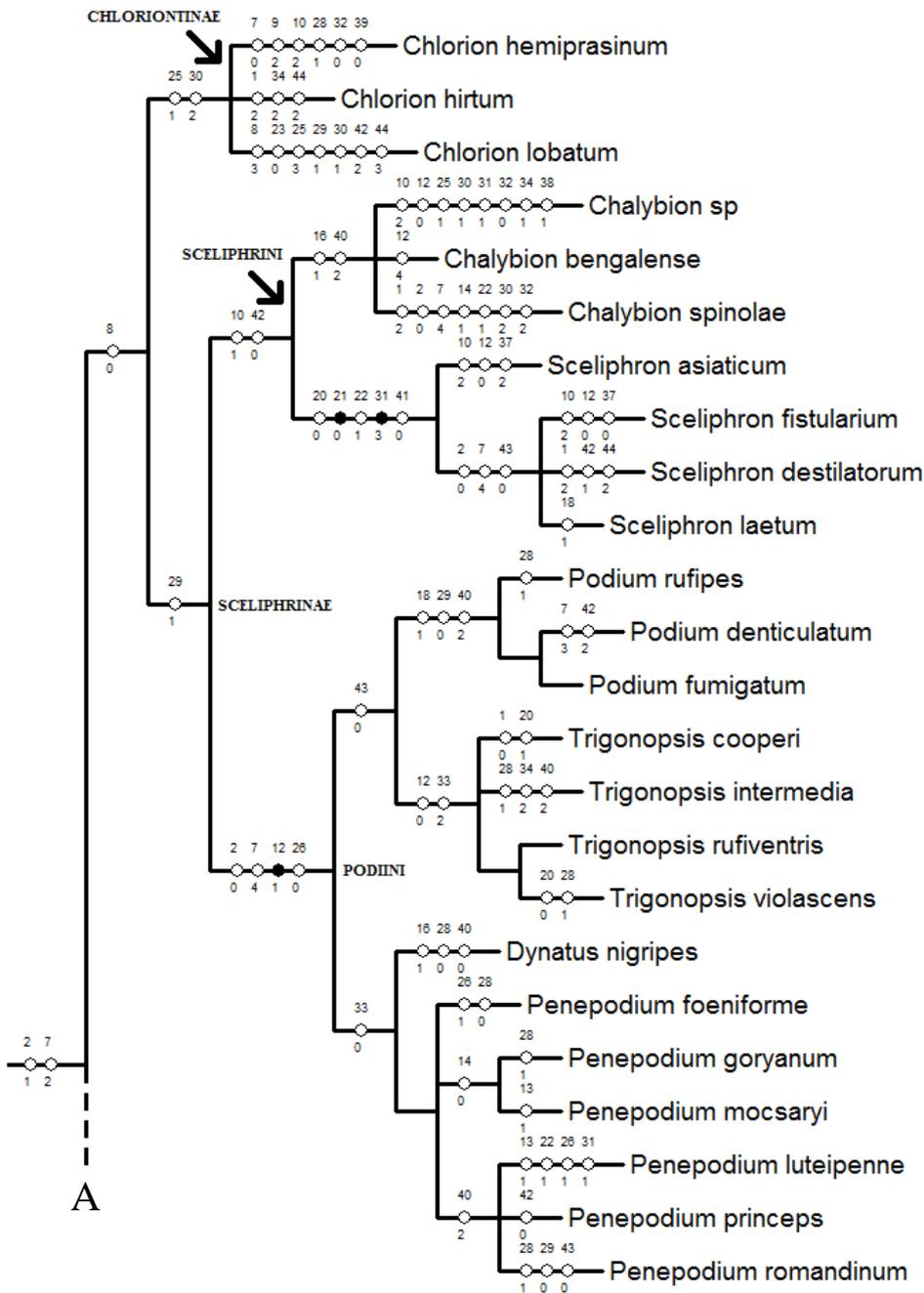


Figura 15. Mapeamento dos caracteres mandibulares e transições dos seus estados na árvore de referência. A = Fig. 16.

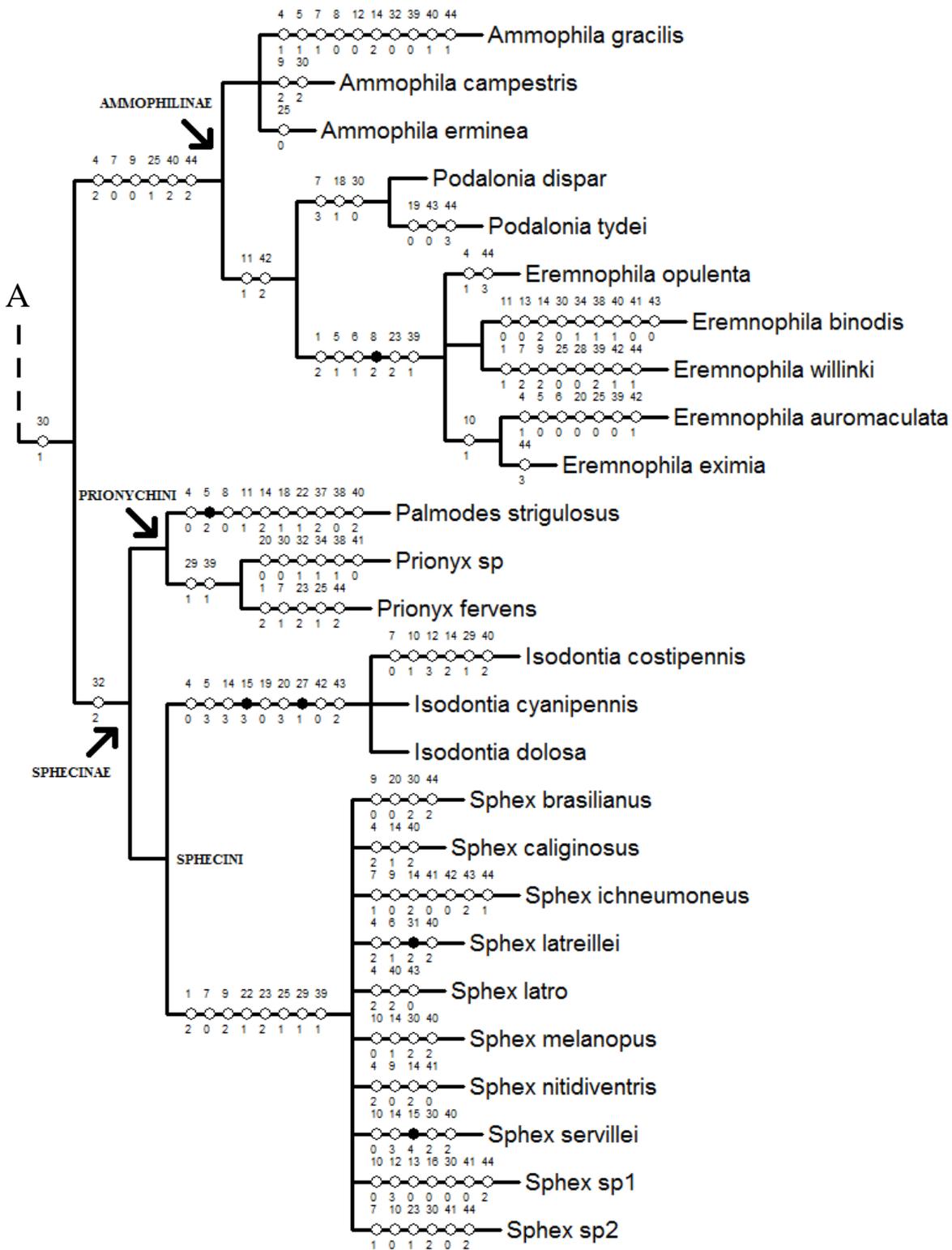


Figura 16. Mapeamento dos caracteres mandibulares e transições dos seus estados na árvore de referência. A = Fig. 15.

No ancestral de Sphecidae as mandíbulas apresentam dentes marginais subapicais (Fig. 17), condição que prevalece no ancestral de Sceliphrinae + Chloriontinae. Dentro da subfamília Sceliphrinae ocorrem algumas mudanças para o estado simplificado da mandíbula, sem dentes marginais, esta transição teria ocorrido no ancestral de Podiini e mas não no de Sceliphtrini. Já dentro dos gêneros *Chalybion* e *Sceliphron* essas mudanças também ocorreram nas espécies *C. spinolae*, *S. fistularium*, *S. destillatorium* e *S. laetum*. Por outro lado, nos representantes de Sphecinae e Ammophilinae a condição plesiomórfica permaneceu.

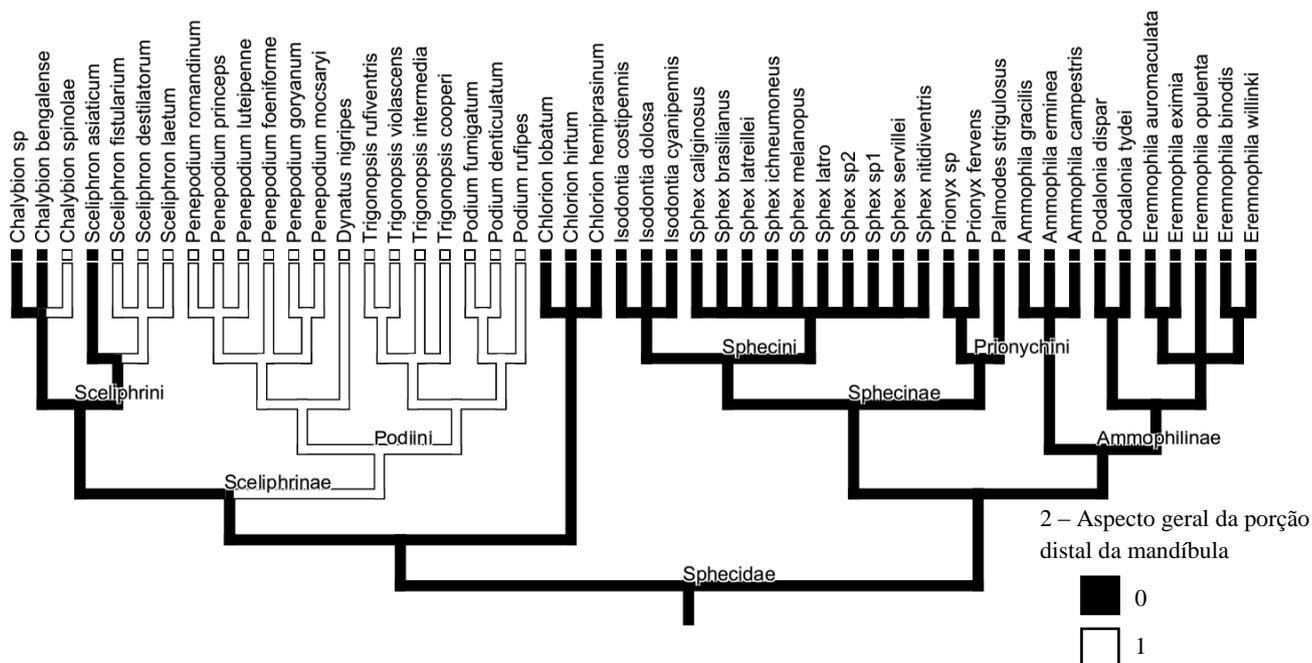


Figura 17. Reconstrução dos estados do caráter 2 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.

Quanto ao formato do D1 (Fig. 18), no ancestral de Sphecidae o dente apical era de 1,5 a 2 vezes mais longo do que largo, esta condição se mantém no ancestral de Sceliphrinae + Chloriontinae e também no de Sceliphtrini, bem como em seus descendentes. Em Chloriontinae não foi possível inferir se o estado no ancestral era como no de Sphecidae ou se houve uma mudança para a condição de 2,5 a 3,5 vezes mais longo do que largo. Enquanto isso, no ancestral de Sphecinae + Ammophilinae o estado plesiomórfico é conservado, isto se repete em Sphecinae até nos ancestrais de Sphecini e de Prionychini. Contudo algumas mudanças teriam ocorrido nessas tribos, em Sphecini o ancestral de *Isodontia* passar a apresentar o estado tão longo quanto longo enquanto que no ancestral de *Sphex* ele permanece plesiomórfico. Na tribo Prionychini a transição só ocorre em *Palmodes strigulosus* que também possui o D1 tão longo quanto longo. No ancestral de Ammophilinae o estado inferido seria de 2,5 a 3,5 vezes mais longo do que largo, permanecendo assim nos ancestrais de todos os três gêneros amostrados da subfamília.

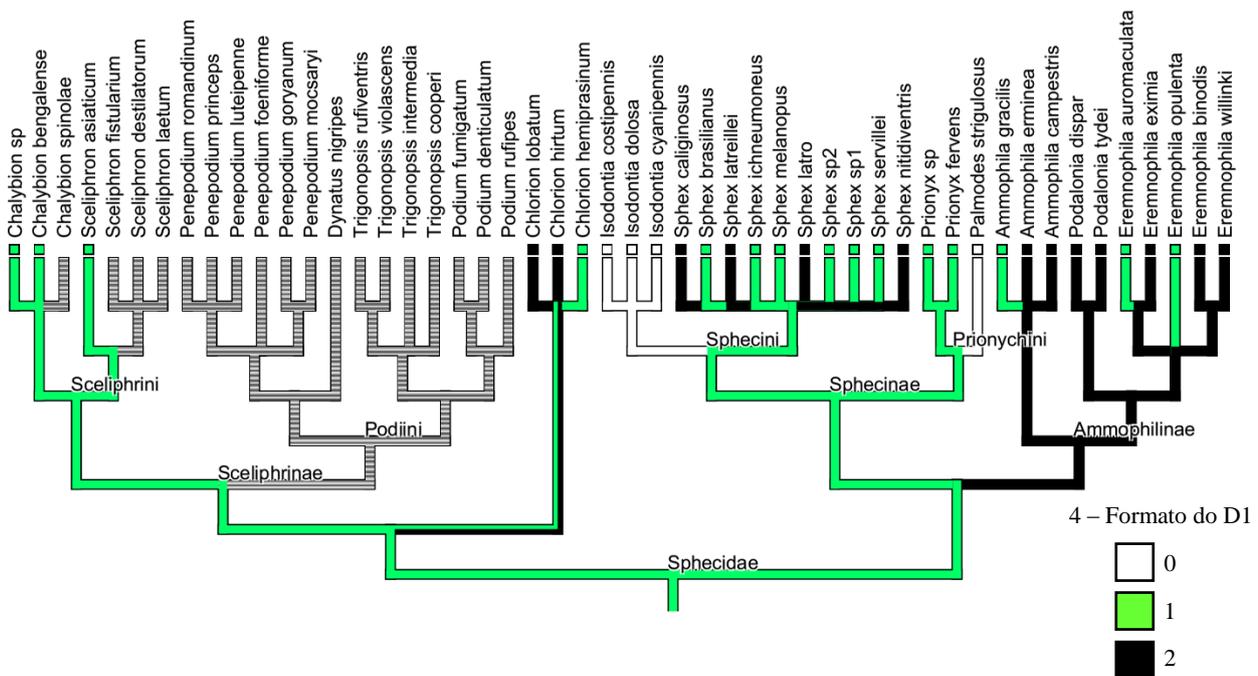


Figura 18. Reconstrução dos estados do carácter 4 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.

Em relação ao denticulo ou projeção na base da margem mesial anterior (Fig. 19), no ancestral de Sphecidae ele é ausente, enquanto que no de Sceliphrinae + Chloriontinae não pôde ser inferido, tampouco nos ancestrais de cada uma das duas subfamílias. No entanto, supõe-se que no ancestral de Sceliphriini também não haja a projeção. Por outro lado, tanto o ancestral de Podiini como seus descendentes possuem a projeção basal. No ancestral de Sphecinae + Ammophilinae a condição plesiomórfica é retida e permanece assim em quase todos táxons subfamília Sphecinae, exceto por uma mudança ocorrida em *Palmodes strigulosus*, o qual passa a apresentar a projeção. No ancestral de Ammophilinae a projeção permanece ausente bem como no de *Ammophila*, já no ancestral de *Podalonia* + *Eremnophila* a projeção teria surgido e sido preservado em todos os seus descendente, apenas em *E. binodis* houve uma perda secundária.

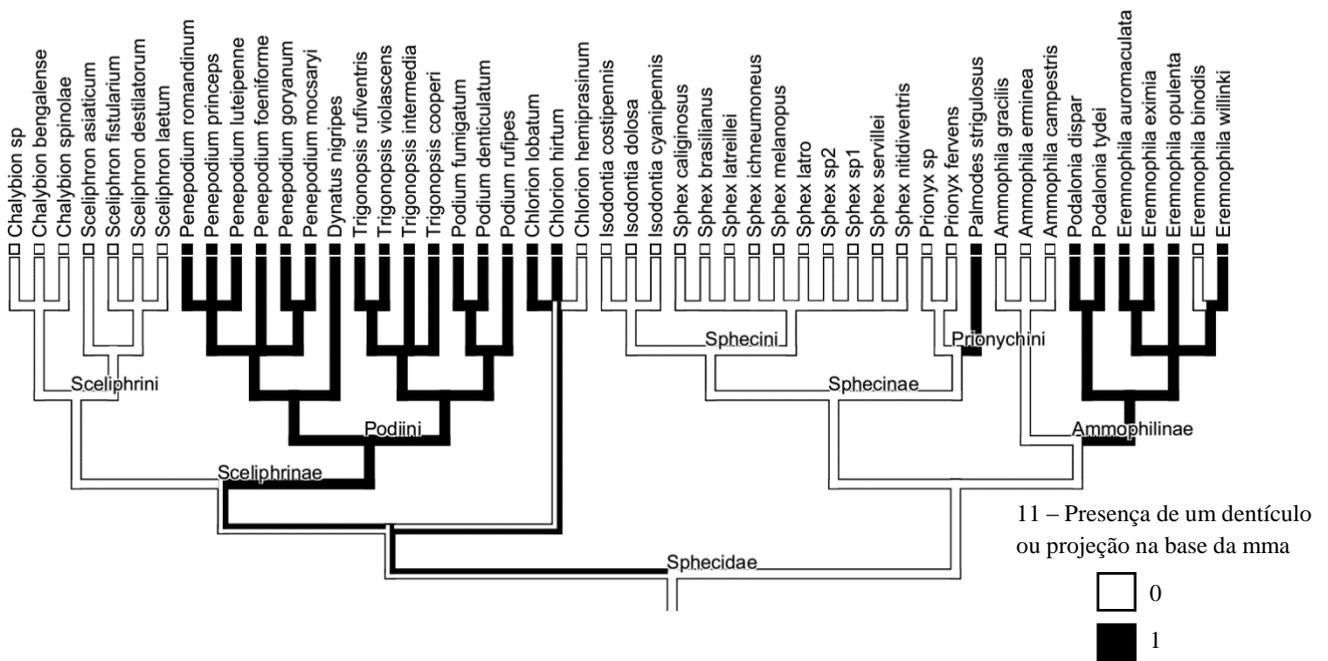


Figura 19. Reconstrução dos estados do caráter 11 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.

Quanto a crista do côndilo (Fig. 20), não foi possível determinar qual seria a condição nos ancestrais de Sphecidae, de Sceliphrinae + Chloriontinae, nem no da tribo Sceliphriini. Contudo, no ancestral de *Chalybion* a crista do côndilo seria longitudinal e fundida à mpe. Também não foi possível inferir o estado no ancestral de *Sceliphron*. No ancestral da tribo Podiini a condição é incerta, entretanto, no ancestral de *Penepodium* + *Dynatus nigripes* a crista do côndilo também é fundida à margem externa posterior, estado compartilhado por todas as espécies que compõem esse grupo, enquanto que no ancestral de *Trigonopsis* + *Podium* a crista é reduzida ou ausente, permanecendo assim em todos os descendentes. No ancestral de Chloriontinae a crista é oblíqua e toca a margem mesial posterior. No ancestral de Sphecinae + Ammophilinae foi inferida a mesma condição de Chloriontinae, este estado foi herdado por quase todos os descendentes deste complexo, exceto por *Isodontia*, cujo ancestral passa a apresentar uma crista fundida com a margem mesial posterior.

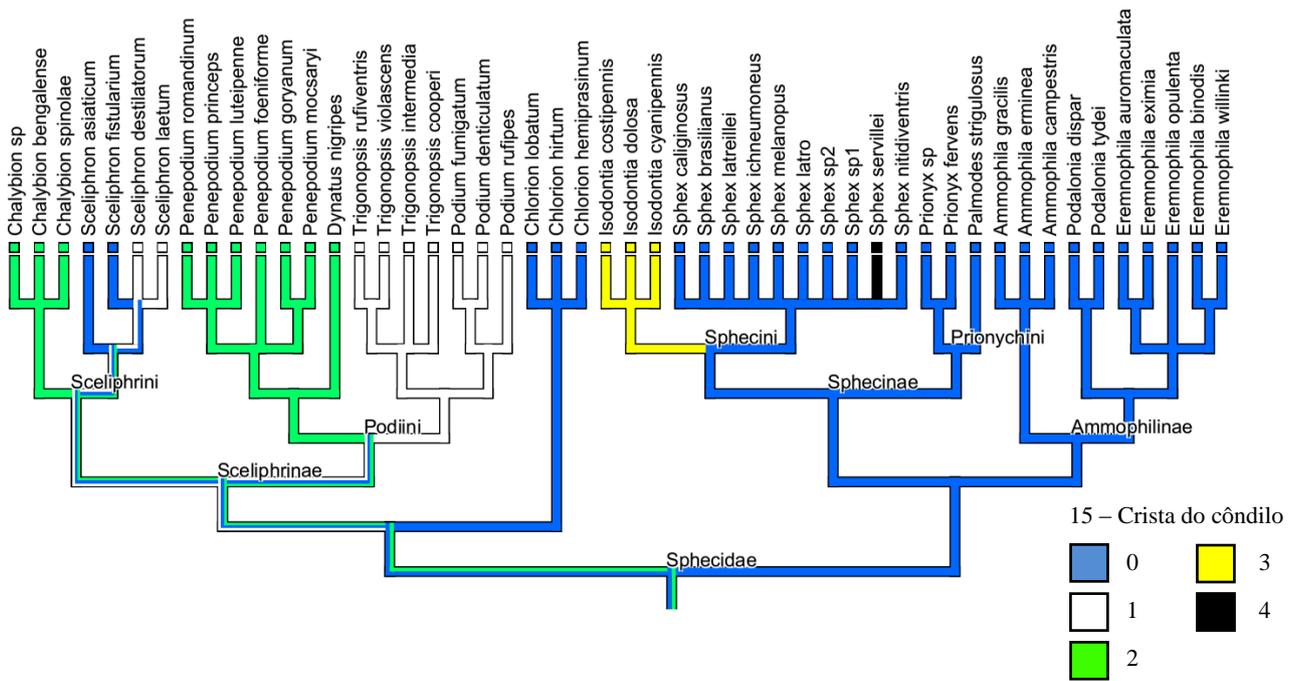


Figura 20. Reconstrução dos estados do caráter 15 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.

A região mesial basal das mandíbulas é bem elevada no ancestral de Sphecidae e se mantém assim em quase toda a árvore, as únicas mudanças ocorrem em Podiini, nos ancestrais de *Trigonopsis* e *Podium* (Fig. 21). No ancestral de *Trigonopsis* a região mesial basal não é elevada, permanecendo assim em todos os descendentes. Enquanto no ancestral de *Podium* o estado inferido seria pouco elevada.

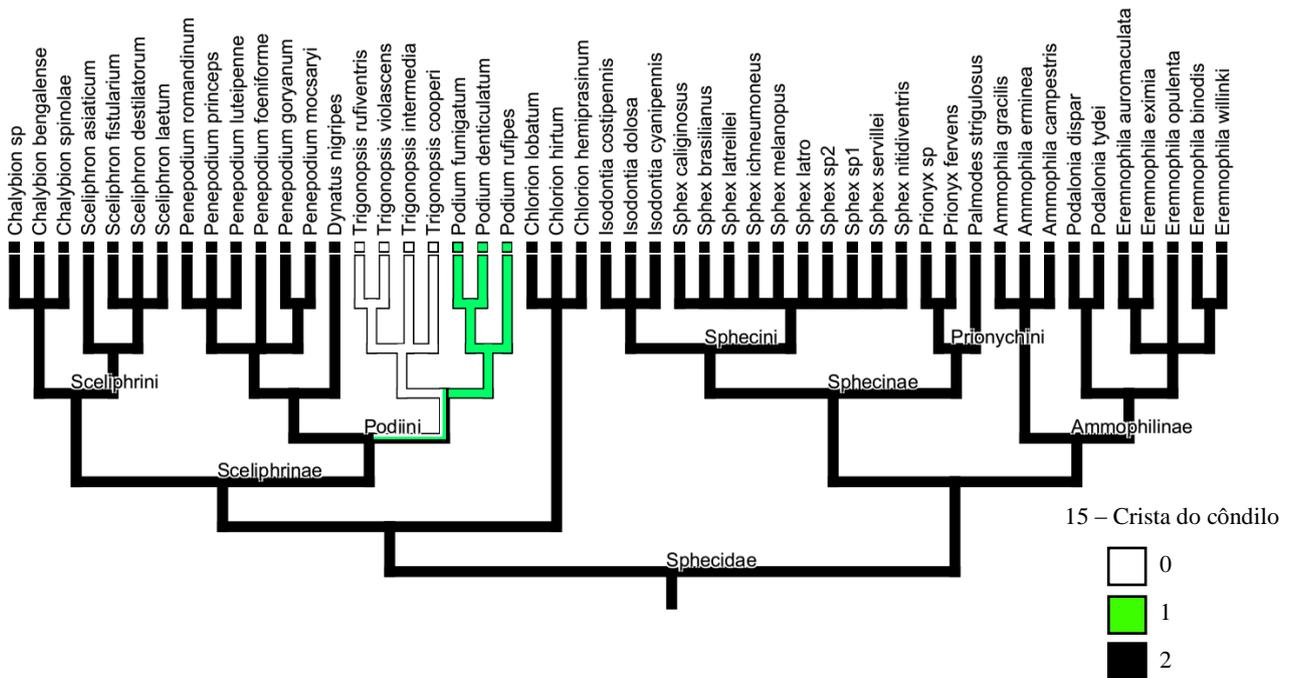


Figura 21. Reconstrução dos estados do caráter 17 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.

Em relação à extensão do sulco mesial anterior, no ancestral de Sphecidae ele se estenderia até a porção distal da mandíbula, perto dos dentes marginais (Fig. 22). O estado plesiomórfico é conservado no ancestral do complexo Sceliphrinae + Chloriontinae e no ancestral apenas desta última subfamília. No ancestral de Sceliphrinae não foi possível inferir o estado do caráter, assim como na tribo Sceliphtrini. Contudo, o estado inferido para o ancestral de *Chalybion* seria plesiomórfico e o de *Sceliphron* o sulco se estende até perto do ápice da mandíbula. O ancestral de Podiini teria a mesma condição encontrada no de *Sceliphron* e se manteve em todos os descendentes. Já no ancestral do complexo Sphecinae + Ammophilinae teria permanecido a condição plesiomórfica, a qual foi transmitida a quase todos os descendentes. As únicas mudanças se sucederam no ancestral de *Isodontia* e em *Podalonia tydei*, os desenvolveram um sulco mesial anterior restrito à porção mediana.

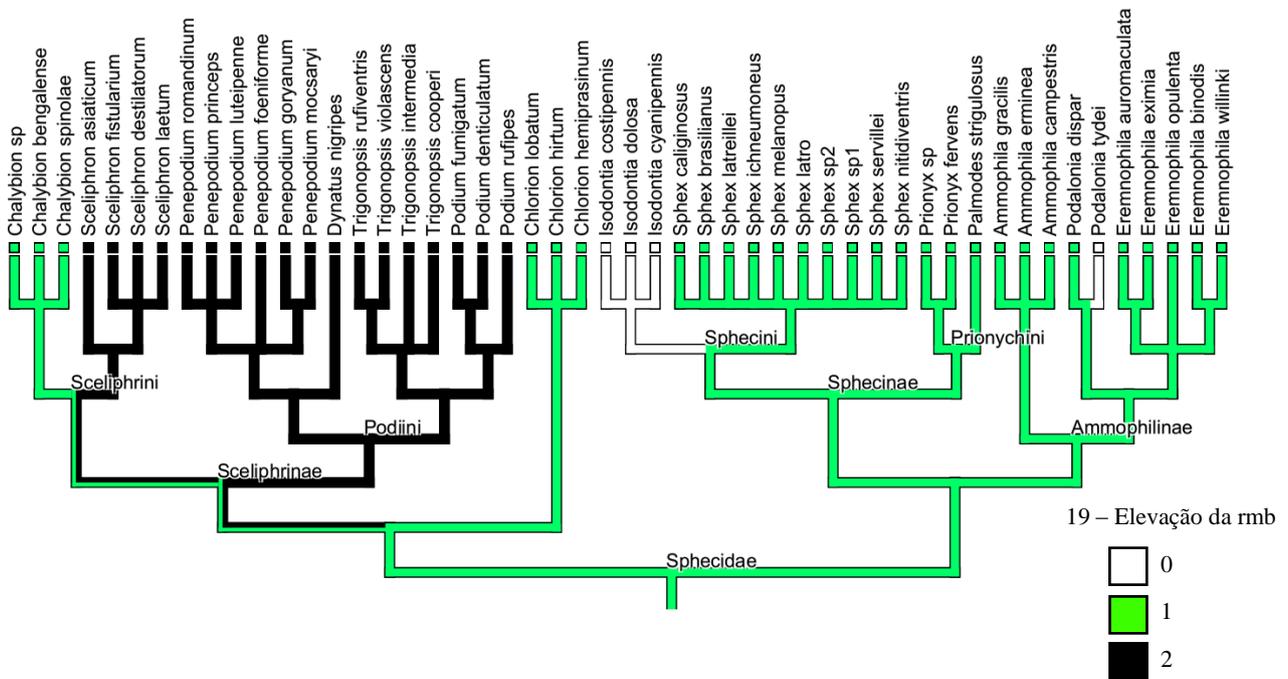


Figura 22. Reconstrução dos estados do caráter 19 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.

O ancestral de Sphecidae possuía mandíbulas medianas em relação ao tamanho do seu corpo, condição que se preservou nos ancestrais de Sceliphrinae e Chloriontinae (Fig. 23). Nesta última, o estado plesiomórfico ainda prevalece no ancestral de Podiini, tribo na qual ocorreram apenas algumas mudanças, uma delas foi em *Trigonopsis intermedia* e *T. cooperi*, tornando a inferência do estado no ancestral deste gênero indeterminada. Por outro lado, na tribo Sceliphtrini houve uma passagem do estado plesimórfico para mandíbulas curtas, a única reversão aconteceu em *Sceliphron destilatorium*. O ancestral do complexo Sphecinae + Ammophilinae também reteve a

condição mandíbulas medianas, que se manteve até os ancestrais das duas tribos da subfamília Sphecinae. Uma transição do estado primitivo para o estado de mandíbulas curtas teria ocorrido no ancestral de *Isodontia*. Em Ammophilinae, a única modificação aconteceu no ancestral de *Podalonia* + *Eremnophila*.

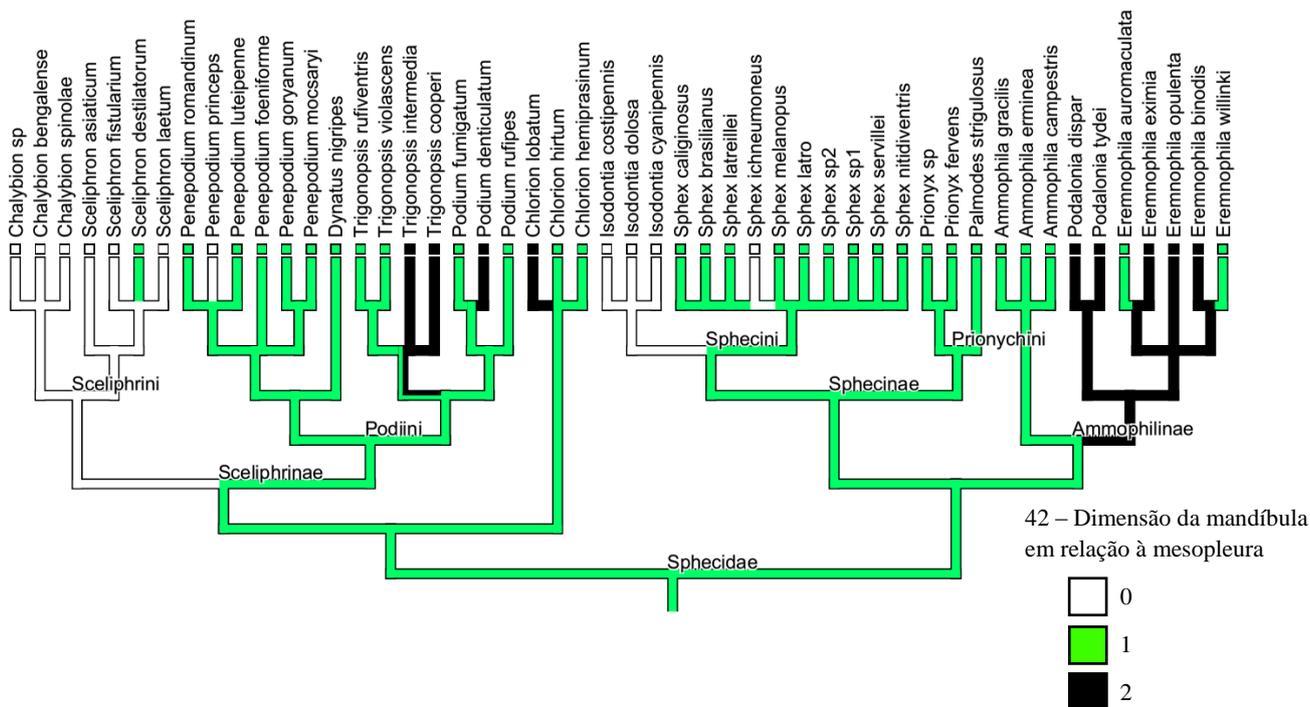


Figura 23. Reconstrução dos estados do caráter 42 nos ancestrais em Sphecidae, baseado em parcimônia.

5.3.5. Avaliação de níveis de homoplasia em respeito à filogenia adotada

A figura 24 mostra um histograma dos índices de consistência (i.c.) dos 44 caracteres morfológicos das mandíbulas organizados em 20 classes. De acordo com o gráfico, é possível observar que grande parte dos caracteres, cerca de 82%, possui i.c. consideravelmente baixos, entre 0,1 e 0,4; apenas 9% possuem i.c. entre 0,41 e 0,7; e 9% possui o índice acima de 0,7.

A frequência elevada de valores muito baixos dos i.c. é decorrente do grande número de homoplasias que ocorrem na filogenia de acordo com a otimização baseada em parcimônia. Em outras palavras, o padrão de variação morfológica das mandíbulas não é satisfatoriamente explicado pelo relacionamento entre as espécies segundo a hipótese filogenética adotada.

Embora alguns caracteres ainda apresentem i.c. relativamente altos, seus estados apomórficos estão restritos à somente alguns gêneros ou, ainda, o caráter está associado a um outro cujo índice de consistência é muito baixo (como os caracteres 20 e 21).

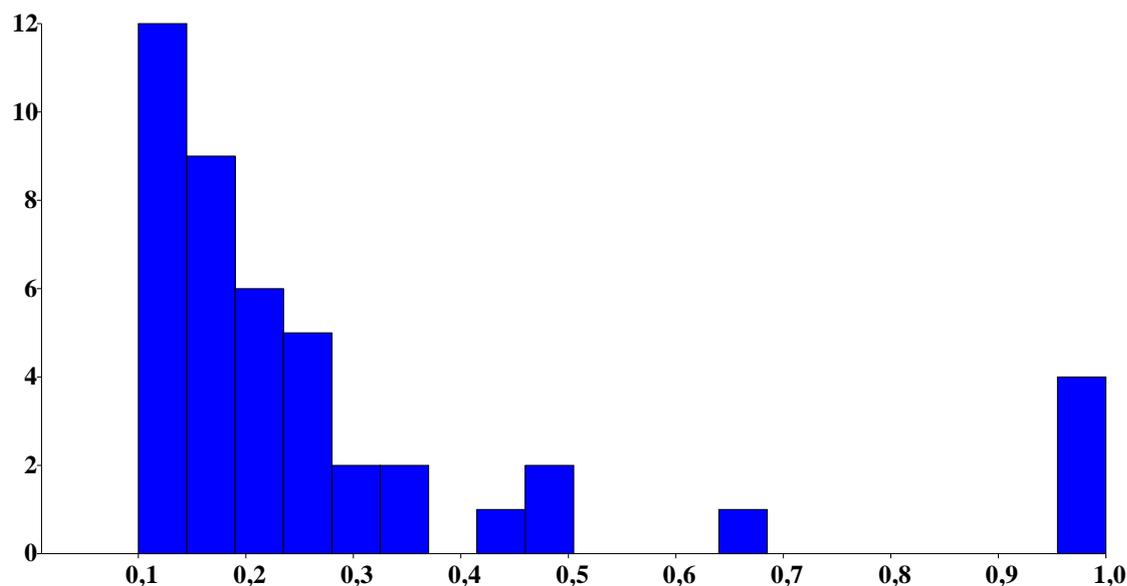


Figura 24. Frequência dos índices de consistência dos caracteres morfológicos das mandíbulas.

5.3.6. Avaliação do nível de congruência “interna” dos caracteres morfológicos mandibulares

Esta avaliação trata da congruência entre os caracteres morfológicos mandibulares, tomados isoladamente, como uma partição do universo geral de caracteres para os táxons estudados. Isto foi feito de forma indireta, buscando árvores de comprimento mínimo a partir da matriz de caracteres morfológicos, apenas. A árvore mostrada na figura 25 foi obtida a partir do consenso de 27.300 árvores, com comprimento de 375 passos, geradas com base apenas nos 44 caracteres morfológicos da mandíbula. Somente este conjunto de dados não foi suficiente para elucidar as relações filogenéticas entre os gêneros de vespas apóideas consideradas neste estudo, até mesmo grande parte do grupo externo não pôde ser separado do grupo interno com base apenas na morfologia da mandíbula, muito embora o posicionamento de *Ampulex* nesta análise se deva ao fato de somente aspectos gerais da forma mandibular terem sido codificados na matriz. A baixa informatividade dos caracteres em respeito à história evolutiva dos táxons estudados é refletida nos índices de consistência e retenção da árvore (I.C.= 22 e I.R.= 71). Apesar disto, alguns gêneros ainda formaram agrupamentos monofiléticos, até mesmo a tribo Poddiini foi agrupada de forma concordante com a hipótese filogenética de referência, exceto pela presença das espécies de *Ampulex*.

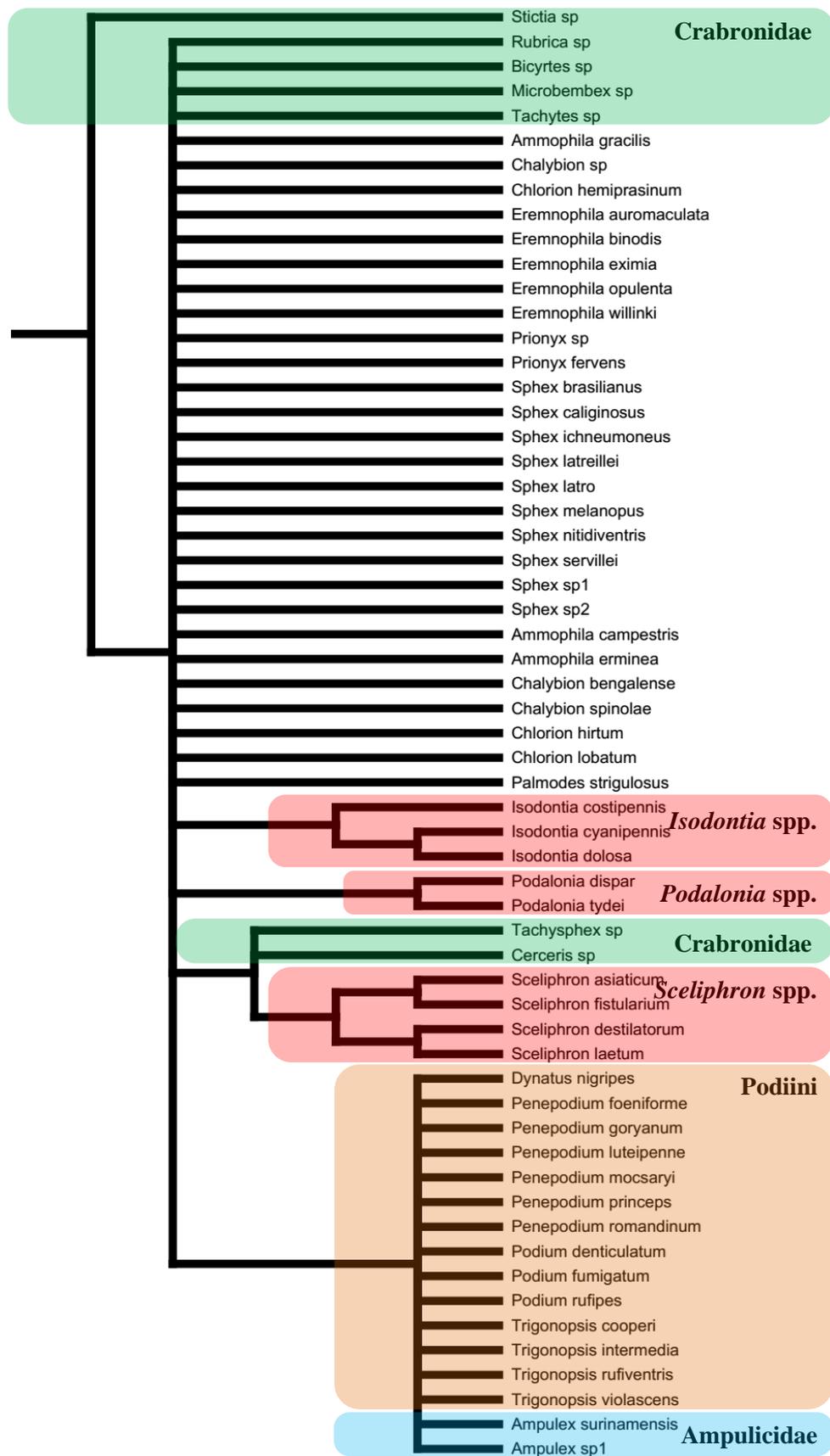


Figura 25. Consenso das 27.300 árvores obtidas a partir dos 44 caracteres morfológicos das mandíbulas.

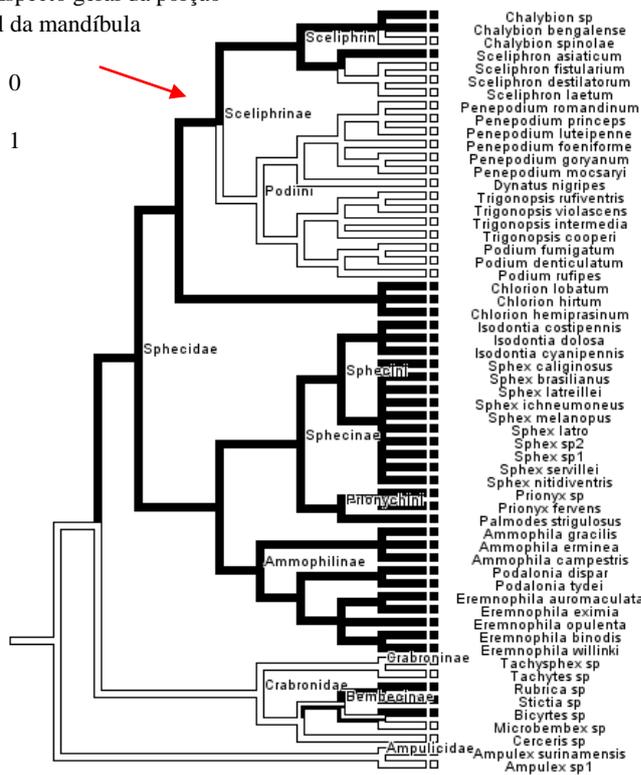
5.4. ASSOCIAÇÃO ENTRE A FORMA DA MANDÍBULA E ASPECTOS BIOLÓGICOS

A utilização de barro na atividade de nidificação é uma característica autapomórfica de Sceliphrinae. O barro utilizado pelas vespas deste grupo é empregado na confecção das partições das células e dos plugs de selagem de ninhos feitos em cavidades preexistentes, bem como na construção dos ninhos constituídos inteiramente deste material (Bohart & Menke, 1976).

Há algum tempo acredita-se que a peculiar simplificação da mandíbula, isto é, a perda dos dentes marginais, observada em Sceliphrinae, está relacionada à mudança do hábito fossorial para a utilização de barro na construção do ninho (Bohart & Menke, 1976). De acordo com a inferência dos estados ancestrais na hipótese filogenética adotada neste estudo, por meio da otimização dos caracteres morfológicos e biológicos baseada em parcimônia, o processo de simplificação da mandíbula é congruente com o início da utilização de barro na construção dos ninhos (Fig. 26). Embora a perda dos dentes marginais não tenha ocorrido de forma definitiva em todos os clados, há uma ampla distribuição desta condição dentro da subfamília, a qual teria surgido no ancestral de Podiini e, de forma aparentemente independente, dentro de *Chalybion* e *Sceliphron*, sugerindo que essa modificação seria uma resposta adaptativa ocasionada pela mudança comportamental ocorrida no grupo.

2 – Aspecto geral da porção distal da mandíbula

0  1 



52 – Selagem do ninho

0 
 1 
 2 
 3 
 4 
 5 

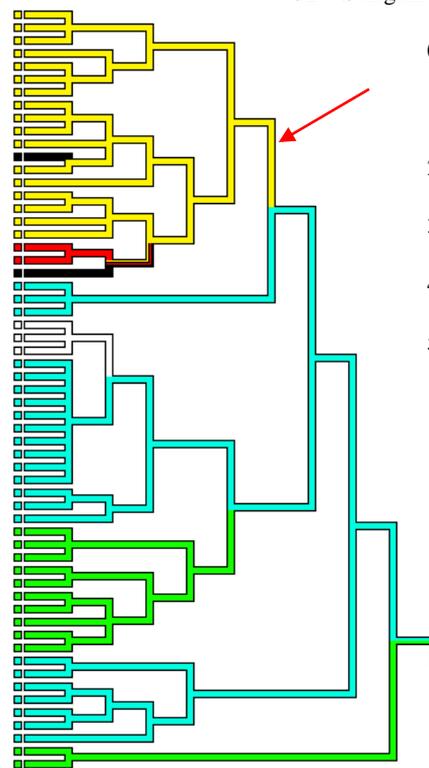
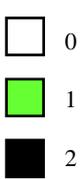


Figura 26. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.

Ainda dentro da subfamília Sceliphrinae, é possível observar a diminuição da dimensão das mandíbulas das vespas da tribo Sceliphtrini. Esta modificação no tamanho é coincidente com a mudança do tipo de presas utilizadas por estas vespas (Fig. 27). Este grupo costuma capturar aranhas para o aprovisionamento do ninho. A grande compatibilidade das histórias evolutivas desses dois caracteres é um indício consideravelmente relevante da possível correlação entre a forma da mandíbula e a biologia dessas vespas.

42 – Dimensão da mandíbula em relação a mesopleura



45 – Tipo de presa

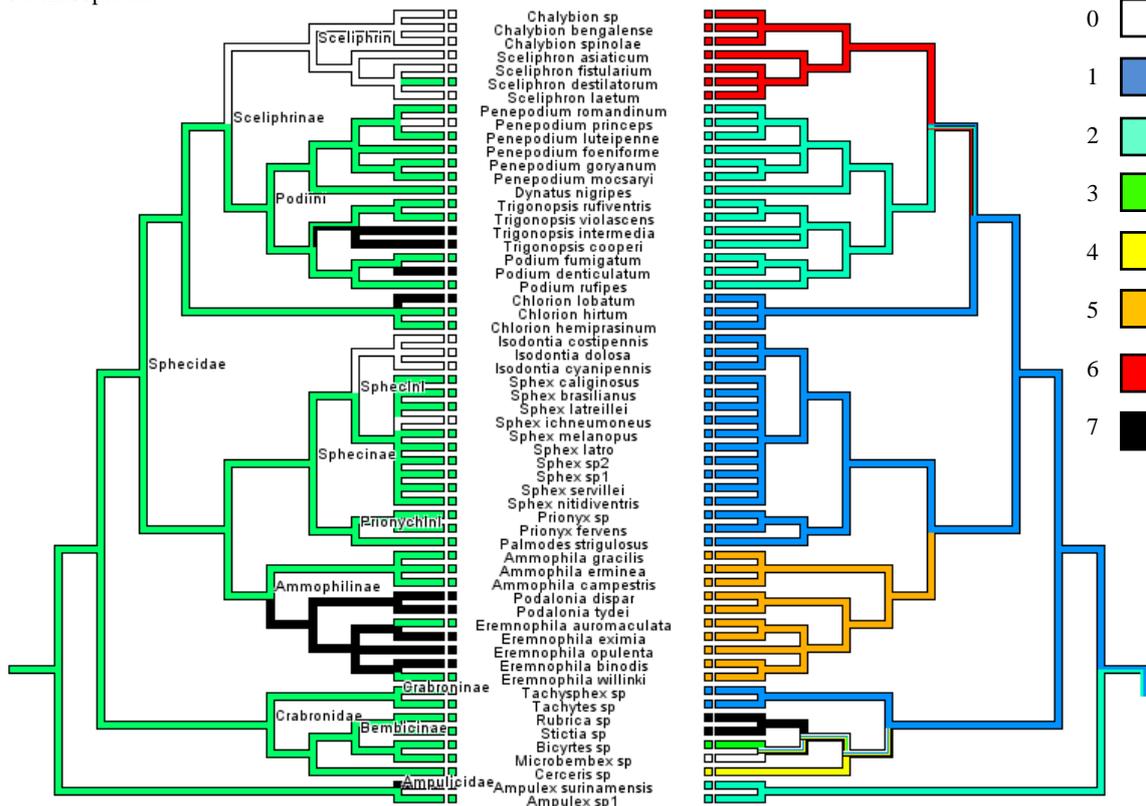
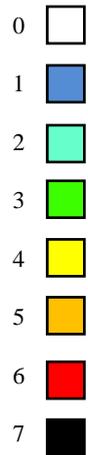
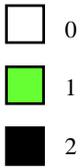


Figura 27. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.

No ancestral de Ammophilinae houve uma importante mudança comportamental, o tipo de presa capturada para servir de alimento para a prole passou de ortópteros para imaturos de lepidópteros. Em consonância, uma alteração na proporção do dente apical da mandíbula também tem início no mesmo ramo ancestral, o dente passa a apresentar uma tendência a um alongamento acentuado, com o comprimento (medido do côndilo ao ápice do D1) atingindo até três vezes e meia a medida da largura, enquanto que, na condição precedente, o comprimento não passava de duas vezes a largura do dente (Fig. 28).

4 – Formato do D1



45 – Tipo de presa

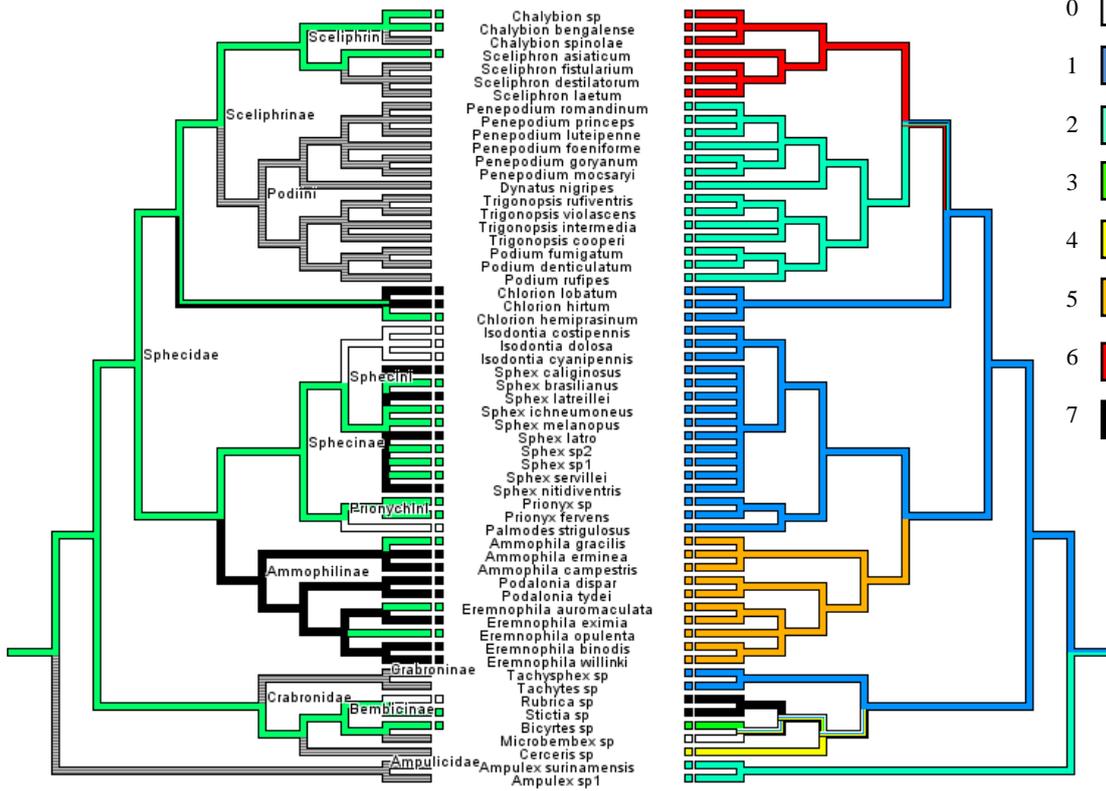
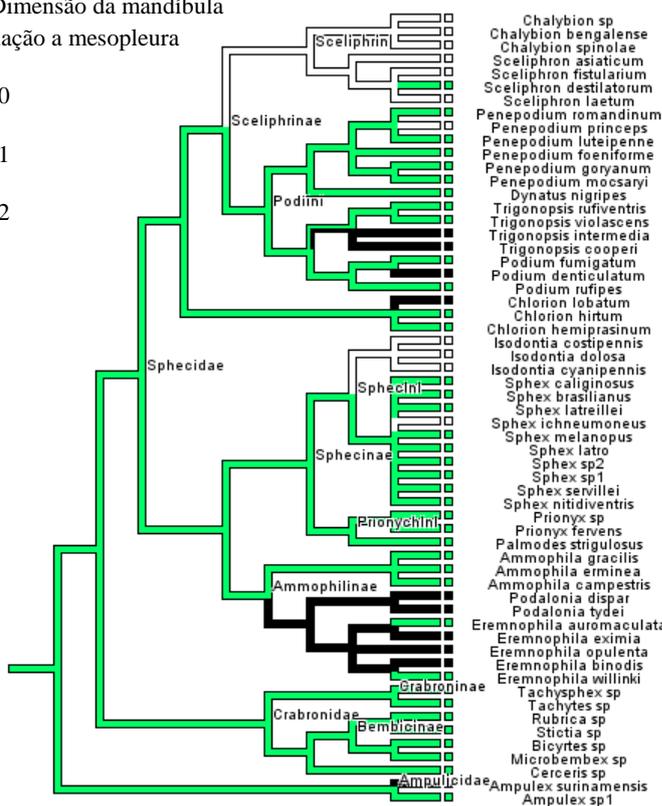
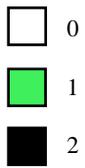


Figura 28. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.

Nas espécies de *Isodontia* o notável encurtamento das mandíbulas em relação ao tamanho do corpo, juntamente com o aumento da robustez mandibular, parecem ter alguma relação com o material utilizado na nidificação (Fig. 29). As vespas deste gênero nidificam em cavidades preexistentes e usam grama para a confecção das partições e da selagem dos ninhos. A grama é cortada e levada ao ninho com as mandíbulas. Contudo, a maneira como a mandíbula é usada para efetuar o corte na grama precisa ser inspecionada de forma mais detalhada para fornecer um melhor entendimento sobre a relação desta atividade com a forma das estruturas mandibulares ou, ainda, a importância da margem do clipeo neste processo.

42 – Dimensão da mandíbula em relação a mesopleura



52 – Selagem do ninho

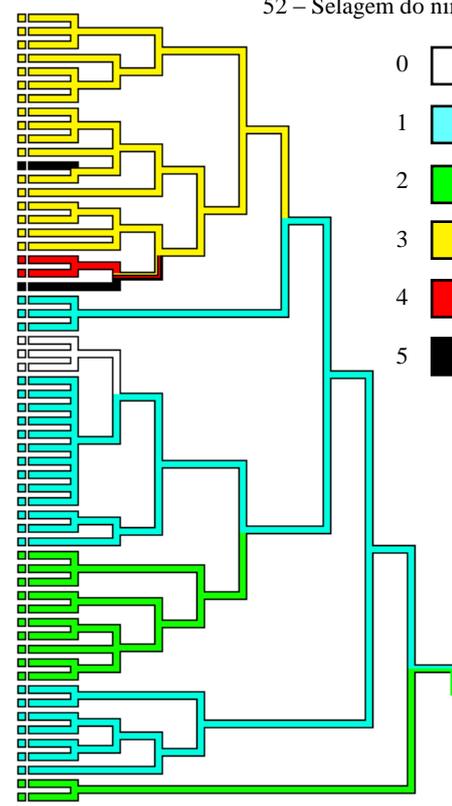


Figura 29. Espelhamento da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos à esquerda e biológicos à direita.

6. REFERÊNCIAS

- Alexander, B.A., 1992b. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera). *J. Hymen. Res.* 1: 25-61pp.
- Amarante, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the Neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Arquivos de Zoologia* 37(1): 1-139pp.
- Bohart, R.M. & Menke, A.S. 1976. Sphecidae wasps of the world. A generic revision. University of California Press, Berkley. 695pp.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2: 227-302pp.
- Buys, S. C. 2012. Nesting habits, alternative nesting tactics and female territoriality of the cockroach-hunting solitary wasp *Penopodium luteipenne* (Hymenoptera, Sphecidae). *Journal of Hymenoptera Research* 24: 27-41pp.
- Camargo, J. M.F., and Roubik, D.W. 1991. Systematics and bionomics of the apoid obligate necrophages: the *Trigona hypogea* group (Hymenoptera: Apidae; Meliponinae). *Biol. J. Lin. Soc. Lond.* 44: 13-39pp.
- Carpenter, J.M. & Marques, O.M. 2001. Contribuição ao estudo de vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Série: Publicações digitais, volume 2, versão 1.0. Universidade Federal da Bahia, Brasil.
- Debevec, A.H., Cardinal S. & Danforth B.N. (2012). Identifying the sister group to the bees: a molecular phylogeny of aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. *Zoologica Scripta* 41: 527-535pp.
- Finnamore, A.T. & Michener, C.D. Superfamily Apoidea. *In*: Goulet H. & Huber J. T. 1993. *Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families* (pp. 93-124). Research Branch, Agriculture Canada Publication 1894/E., Ottawa, ON 668pp.
- Kasparyan, D.R. 1980. The functional aspect of evolution of the sting in the Hymenoptera. *Entomological Review* 59: 49-54pp.

- Kimsey, L. S. 1978. Nesting and male behavior in *Dynatus nigripes spinolae* (Lepelletier). The Pan-Pacific Entomologist. 54:65-68pp.
- LaSalle, J. & Gauld, I.D. 1993. Hymenoptera and Biodiversity. The Natural History Museum. London. 348pp.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. Scientific Papers, University of Kansas Natural History Museum, 14, 1–55pp.
- Menke, A.S. & Fernandez, F. 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribos y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). Rev. Biol. Trop. 44 (2): 1-68pp.
- Michener, C. D. & Fraser, A. 1978. A comparative anatomical study of mandibular structure in bees (Hymenoptera: Apoidea). The University of Kansas Science Bulletin, Vol. 51, No. 14, 463-482pp.
- O'Donnell, S. 1995. Necrophagy by neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). Biotropica 27: 133–136pp.
- Ohl, M. & Bleidorn, C. 2006. The phylogenetic position of the enigmatic wasp family Heterogynaidae based on molecular data, with description of a new, nocturnal species (Hymenoptera: Apoidea). Systematic Entomology, 31, 321–337.
- Ohl, M. & Spahn, P. 2010. A cladistic analysis of the cockroach wasps based on morphological data (Hymenoptera: Ampulicidae). Cladistics, 26 (1), 49–61pp.
- Ohl, M. 1996a. Die phylogenetischen Beziehungen der Sphecinae (Hymenoptera: Apoidea: “Sphecidae”) aufgrund morphologischer Merkmale des Exoskeletts. Zool. Beitr. N. F. 37 (1): 3 – 40pp.
- Ohl, M. 1996b. The Phylogenetic Relationships within the Neotropical Podiinae with Special Reference to *Podium* Fabricius (Hymenoptera: Apoidea: “Sphecidae”). Dtsch. ent. Z. 43, 189-218pp.
- Ohl, M. 2011. A molecular phylogeny for digger wasps in the tribe Ammophilini (Hymenoptera, Apoidea, Sphecidae). Systematic Entomology, 36, 732–740pp.

- Pimenta, H. R. & Martins, R. P. 1999. The natural history of the neotropical sand wasp *Rubrica nasuta* (Christ 1791) (Hymenoptera Sphecidae) in Brazil. *Tropical Zoology*, 12:2, 273-288pp.
- Pulawski, W.J. 2014 Sphecidae. Number of Sphecid Extant Species. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/entomology/entomology_resources/hymenoptera/sphecidae/number_of_species.pdf> Acessado em: 28 março 2016.
- Ribeiro, F. & Garófalo, C. A. 2010. Nesting Behavior of *Podium denticulatum* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). *Neotropical Entomology* 39(6):885-891pp.
- Silveira, O. T. & A. T. Silveira. 1994. Comparative morphology of skeletal parts of the sting apparatus in neotropical polistine social wasps. *Sociobiology* 25: 295–327pp.
- Silveira, O.T. & Santos Jr., J.N. 2011. Comparative morphology of the mandibles of female polistine social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(4), 479-500pp.
- Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 2011. Estudo dos insetos. Tradução da 7ª edição de Borror and DeLong's introduction to the study of insects. São Paulo, Cengage Learning, 80pp.
- Walton, D. Solitary Wasps (Aculeata) & Kin: Identification and Behavior. Disponível em: <<http://http://www.rkwalton.com/wasps.php>> Acesso em: 22 março 2016.