



SHERLEM PATRICIA DE SEIXAS FELIZARDO

Filogenia do gênero *Mischocyttarus* de Saussure, baseado em caracteres morfológicos e moleculares, e revisão taxonômica do subgênero *Megacanthopus* Ducke (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)

Belém,
2019

SHERLEM PATRICIA DE SEIXAS FELIZARDO

Filogenia do gênero *Mischocyttarus* de Saussure, baseado em caracteres morfológicos e moleculares, e revisão taxonômica do subgênero *Megacanthopus* Ducke (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)

Tese 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 Doutor em Zoologia.

Área de concentração: Evolução.

Linha de Pesquisa: Sistemática e taxonomia.

Orientador: Prof. Dr. Orlando Tobias Silveira

Belém,
2018

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)

F313f Felizardo, Sherlem Patricia de Seixas
Filogenia do gênero *Mischocyttarus* de Saussure, baseado em caracteres morfológicos e moleculares, e revisão taxonômica do subgênero *Megacanthopus* Ducke (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) / Sherlem Patricia de Seixas Felizardo. — 2019. 86 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Orlando Tobias Silveira
Tese (Doutorado) - 0, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade Federal do Pará, Belém, 2019.

1. Vespas sociais. 2. Análise filogenética. 3. Revisão taxonômica. 4. Polistinae. I. Título.

CDD 576.8

FOLHA DE APROVAÇÃO

SHERLEM PATRICIA DE SEIXAD FELIZARDO

Filogenia do gênero *Mischocyttarus* de Saussure, baseado em caracteres morfológicos e moleculares, e revisão taxonômica do subgênero *Megacanthopus* Ducke (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)

Tese 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 Doutor em Zoologia, sendo a COMISSÃO JULGADORA composta pelos seguintes membros:

Profa. Dra. Roberta de Melo Valente
Universidade Federal do Pará

Fernando da Silva Carvalho Filho
Museu Paraense Emílio Goeldi

Jose Antônio Marin Fernandes
Universidade Federal do Pará

José Nazareno Araújo dos Santos Junior
Universidade Federal do Sul e Sudoeste do Pará

Maria Cristina Espósito
Universidade Federal do Pará

Marcel Gustavo Hermes
Universidade Federal de Lavras

Marcelo José Sturaro
Universidade Federal de São Paulo

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao programa de Pós-graduação em Zoologia e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, pela oportunidade e suporte.

Ao CNPq, pela concessão de bolsa durante os quatro anos de doutorado.

Ao Laboratório de Biologia Molecular do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), onde parte desse trabalho foi desenvolvido com recursos da FINEp: `Parque analítico do MPEG: análise das transformações da Amazônia e seus reflexos na sociobiodiversidade e na paisagem` (#0118003100).

Ao meu Orientado, Dr. Orlando Tobias Silveira, por toda ajuda.

À minha mãe, Maria da Paz, por todo apoio e dedicação a vida toda.

Ao Arturo, meu namorado e amigo, por ser meu companheiro e por estar sempre comigo.

Aos amigos da Coleção Entomológica do Museu Goeldi Jeferson, Ian, Larissa, Mileudiane, Nazareno e Rayane, por toda ajuda e parceria.

Aos técnicos da Coleção Entomológica do MPEG, Augusto Quaresma e José Orlando, pelo café de todo dia e pela ajuda quando preciso.

Aos amigos do Laboratório de Biologia Molecular, especialmente à Aline Joseph, que não poupou esforços para me ajudar a encontrar um protocolo.

Aos amigos do Laboratório de Morfologia de Formigas (MPEG), Emely, Otávio e Lívia pela companhia, amizade, conversas e ajuda.

Aos curadores das coleções que me receberam ou me enviaram exemplares utilizados neste trabalho.

A todos que contribuíram com esse trabalho, agradeço muito.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	8
RESUMO	10
ABSTRACT	11
INTRODUÇÃO	12
A FAMÍLIA VESPIDAE E A SUBFAMÍLIA POLISTINAE	12
O GÊNERO <i>MISCHOCYTTARUS</i>	14
O SUBGÊNERO <i>MEGACANTHOPUS</i>	16
MATERIAL E MÉTODOS	18
RELAÇÃO FILOGENÉTICA ENTRE OS SUBGÊNEROS DE <i>MISCHOCYTTARUS</i>	18
Caracteres morfológicos	18
Estudo molecular de <i>Mischocyttarus</i>	18
Análise filogenética.....	23
ESTUDO MORFOLÓGICO DO SUBGÊNERO <i>MEGACANTHOPUS</i>	24
Material de Estudo	24
Estudo Morfológico e Distribuição Geográfica	25
RESULTADOS	27
RELAÇÃO FILOGENÉTICA ENTRE OS SUBGÊNEROS DE <i>MISCHOCYTTARUS</i>	27
Análise filogenética apenas com dados moleculares	27
Análise filogenética com dados combinados (morfológico + molecular)	31
Análise filogenética com dados combinados (morfológico + molecular) com 104 espécies terminais.....	34
DISCUSSÃO	38
REVISÃO TAXONÔMICA DO SUBGÊNERO <i>MEGACANTHOPUS</i>	42
<i>Mischocyttarus belemensis</i> Cooper, 1997	42
<i>Mischocyttarus clavicornis</i> Cooper, 1997	44
<i>Mischocyttarus collaris</i> (Ducke, 1904)	46
<i>Mischocyttarus collarelus</i> Richards 1940.....	48
<i>Mischocyttarus inexpectatus</i> Cooper, 1997.....	50
<i>Mischocyttarus malaris</i> Richards, 1978.....	51
<i>Mischocyttarus melanopygus</i> Richards, 1945	53
<i>Mischocyttarus parallelogrammus</i> Zikan 1935	55
<i>Mischocyttarus saturatus</i> Zikán, 1949	57
<i>Mischocyttarus superus</i> Richards, 1940	59
<i>Mischocyttarus</i> sp. n 1.....	61
<i>Mischocyttarus</i> sp. n. 2.....	63

<i>Mischocyttarus</i> sp. n. 3.....	65
<i>Mischocyttarus</i> sp. n. 4.....	66
<i>Mischocyttarus</i> sp. n. 5.....	68
Chave dicotômica de espécies.....	69
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81
APÊNDICE	86
RELAÇÃO DE ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DA TESE.....	86

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Hipótese filogenética com a relação entre os subgêneros de *Mischocyttarus* proposta por Silveira (2008) com base em caracteres morfológicos..... 15
- Figura 2:** Resultado da Análise de Parcimônia (consenso estrito de duas árvores mais parcimoniosas) com três genes concatenados (COI, 16S e 28S), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no TNT. Números próximos aos nós correspondem ao valor de suporte do Symmetrical Resampling..... 28
- Figura 3:** Resultado da Inferência Bayesiana, com três genes concatenados (COI, 16S e 28S), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no Mr.Bayes. Números próximos aos nós correspondem ao valor de Probabilidade Posterior..... 29
- Figura 4:** Resultado da Análise de Máxima Verossimilhança, com três genes concatenados (COI, 16S e 28S), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no RaxML. Números próximos aos nós correspondem ao valor de suporte de Bootstrap..... 30
- Figura 5:** Resultado da Análise de Parcimônia (consenso estrito de duas árvores mais parcimoniosas) com dados combinados (morfologia + molecular), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no TNT. Números próximos aos nós correspondem ao valor de suporte do Symmetrical Resampling..... 32
- Figura 6:** Resultado da Inferência Bayesiana, com dados combinados (morfológico + molecular), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no Mr.Bayes. Números próximos aos nós correspondem ao valor de Probabilidade Posterior..... 33
- Figura 7:** Resultado da Análise de Parcimônia (consenso estrito de 81 árvores mais parcimoniosas) com dados combinados (morfológico + molecular), de *Mischocyttarus* e grupo externo (104 espécies) obtidos no TNT..... 36
- Figura 8:** Resultado da Inferência Bayesiana, com dados combinados (morfológico + molecular), de *Mischocyttarus* e grupo externo (104 espécies) obtidos no Mr.Bayes..... 37
- Figura 9 - 16.** Vista lateral. 9-*Mischocyttarus belemensis*, 10-*M. clavicornis*, 11-*M. collaris*, 12-*M. collarellus*, 13-*M. inexpectatus*, 14-*M. malaris*, 15-*M. melanopygus*, 16-*M. parallelogrammus*, 17-*M. saturatus*, 18-*M. superus*..... 72
- Figura 17 – 24.** Vista lateral. 17-*M. saturatus*, 18-*M. superus*. 19-*Mischocyttarus* sp. n. 1, 20-*M. sp. n. 2*, 21-*M. sp. n. 3*, 22-*M. sp. n. 4*, 23-*M. sp. n. 5*, 24-*M. collaris* (variação).....73
- Figura 25-30.** Vista frontal da cabeça. 25-*Mischocyttarus* sp. n. 1, 26-*M. sp. n. 2*, 27-*M. sp. n. 3*, 28-*M. sp. n. 4*, 29-*M. sp. n. 5*, 30- *M. collaris* (variação)..... 74
- Figura 31-39.** Segmento 13 da antena do macho. 31-*Mischocyttarus clavicornis*, 32-*M. collaris*, 33-*M. malaris*, 34 -*M. melanopygus*, 35-*M. parallelogrammus*, 36-*M. superus*, 37-*M. sp. n. 3*, 38- *M. collaris* (variação), 39-*M. saturatus*..... 75
- Figura 40-43.** Desenho esquemático da lamela e da carena pronotal. Em 40-*M. malaris* (a- detalhe da lamela pronotal, b-dente da lamela pronotal, c- final da carena pronotal), 41-*M.sp. n. 4*, 42-*M. collaris*, 43-*M. inexpectatus*..... 76

Figura 44-63. Ninhos. 44,45-*Mischocyttarus clavicornis*, 46,47-*M. collaris*, 48-49-*M. collarellus*, 50-*M. inexpectatus*, 51-*M. malaris*, 52,53-*M. melanopygus*, 54,55-*M. parallelogrammus*, 56-*M. saturatus*, 57- *M. collaris* (variação), 58,59-*M. superus*, 60,61-*M. sp. n. 2*, 62-*M. sp. n. 1*, 63-*M. sp. n. 4* (Para melhor ideia do tamanho, considerar cada célula com 3 ou 4 milímetros de largura) 77

Figura 64: Mapa de distribuição das espécies *M. belemensis*, *M. clavicornis*, *M. collarellus*, *M. collaris* e *M. inexpectatus*..... 78

Figura 65: Mapa de distribuição das espécies *M. malaris*, *M. melanopygus*, *M. parallelogrammus*, *M. saturatus* e *M. superus*..... 79

Figura 66: Mapa de distribuição das espécies *Mischocyttarus sp. n. 1*, *Mischocyttarus sp. n. 2*, *Mischocyttarus sp. n. 3*, *Mischocyttarus sp. n. 4* e *Mischocyttarus sp. n. 5*..... 80

RESUMO

Hymenoptera é uma ordem de insetos megadiversa, tem cerca de 115 mil espécies com distribuição cosmopolita. Possui grande diversidade de hábitos e complexidade de comportamentos inclusive a organização social de vespas, abelhas e formigas. A família Vespidae é composta por seis subfamílias viventes, dentre as quais está Polistinae, exclusivamente eusocial. Esta subfamília é uma das mais diversas, com cerca de 950 espécies, 25 gêneros e quatro tribos, das quais, três ocorrem no novo mundo: Polistini, Mischocyttarini e Epiponini. *Mischocyttarus* é o maior gênero de Polistinae, com cerca de 250 espécies. É o único gênero da tribo Mischocyttarini e tem distribuição predominantemente neotropical. Desde a descrição, *Mischocyttarus* passou por várias modificações, com realocações de espécies de outros gêneros e entre os seus subgêneros. Atualmente, o gênero tem onze subgêneros, segundo a hipótese filogenética aceita mais recente, a qual utilizou dados morfológicos. Este trabalho teve como objetivo realizar uma filogenia do gênero *Mischocyttarus* utilizando dados morfológicos e moleculares. Além disso, foi feita uma revisão taxonômica do subgênero *Megacanthopus* Ducke de *Mischocyttarus*. Os procedimentos de extração, amplificação e sequenciamento foram realizados no Laboratório de Biologia Molecular do Museu Paraense Emílio Goeldi, de acordo com os protocolos estipulados. Além das sequências obtidas com a extração, também foram utilizadas sequências de DNA de espécies do gênero *Mischocyttarus* disponíveis no GenBank. Foram isolados, por meio de PCR, fragmentos de seis genes mitocondriais e nucleares: Citocromo Oxidase, subunidade I (COI), subunidades 16S e 28S do RNA ribossomal. As reconstruções filogenéticas foram realizadas por meio dos métodos de máxima parcimônia (TNT), máxima verossimilhança (RAxML) e Inferência Bayesiana (MrBayes). A definição de partições e escolha dos modelos evolutivos se deram por meio do programa PartitionFinder. O suporte para os clados dentro das árvores foi feito utilizando Symmetric Resample e probabilidade posterior. A monofilia de *Mischocyttarus* foi corroborada por todas as árvores geradas. Dos nove subgêneros representados por mais de uma espécie, quatro tiveram sua monofilia recuperada por todas as análises e na maioria delas, são recuperados seis subgêneros (*Clypeopolybia*, *Mischocyttarus s. str.*, *Monogynoecus*, *Kappa*, *Megacanthopus* e *Phy*). Os subgêneros *Artifex*, *Haplometrobis* e *Omega* tiveram sua monofilia refutada em todas as árvores. O subgênero *Megacanthopus* foi recuperado em todas as hipóteses geradas, tanto aquelas utilizando somente dados moleculares quando aquelas utilizando dados combinados. E a relação entre as espécies deste subgênero foi surpreendente, uma vez que não teve um compartilhamento de caracteres morfológicos evidente entre os grupos formados. Foram feitas redescrições e diagnoses das dez espécies de *Megacanthopus*, Além da descrição de cinco novas espécies, sendo quatro delas provenientes da Amazônia. Também foi feita uma chave de identificação dicotômica e mapa de distribuição para todas essas espécies.

Palavras-chave: Vespas sociais, Análise filogenética, Revisão taxonômica, Polistinae

ABSTRACT

Hymenoptera is an important and megadiverse order of insects and has about 115000 species with cosmopolitan distribution. It has a great diversity of habits and complexity of behaviors including the social organization of wasps, bees and ants. Vespidae is a family of wasps composed of six living subfamilies, among which is Polistinae, exclusively eusocial. This subfamily is one of the most diverse, with about 950 species, 25 genus and four tribes s, of which three occur in the new world: Polistini, Mischocyttarini and Epiponini. *Mischocyttarus*, is the largest genus of Polistinae, with about 250 species. It is the only genus of the Mischocyttarini tribe and has a predominantly Neotropical distribution. Since the description, *Mischocyttarus* underwent several modifications, mainly reallocations of species of other genera and among its subgenera. Currently, the genus has eleven subgenres, according to the most recent accepted phylogenetic hypothesis, which used morphological data. This work aimed to perform a phylogeny of the genus *Mischocyttarus* using morphological and molecular data. In addition, a taxonomic revision of the subgenus *Megacanthopus* Ducke of *Mischocyttarus* was made. The procedures of extraction, amplification and sequencing were carried out at the Molecular Biology Laboratory of the Museu Paraense Emílio Goeldi, in accordance with the stipulated protocols. In addition to the sequences obtained with the extraction, DNA sequences of species of the genus *Mischocyttarus* available from GenBank were also used. Fragments of six mitochondrial and nuclear genes: Cytochrome Oxidase, I subunit (IOC), 16S and 28S subunits of ribosomal RNA were isolated by PCR. Phylogenetic reconstructions were performed using maximum parsimony (TNT), maximum likelihood (RAxML) and Bayesian Inference (MrBayes) methods. The definition of partitions and the choice of evolutionary models were given through the PartitionFinder program. The support for the clades within the trees was made using Symmetric Resample and later probability. The monophyly of *Mischocyttarus* was corroborated by all the trees generated. Of the nine subgenera represented by more than one species, four had their monophyly recovered by all analyzes and in most of them, six subgenera (*Clypeopolybia*, *Mischocyttarus s. str.*, *Monogynoecus*, *Kappa*, *Megacanthopus* and *Phy*) are recovered. The subgenera *Artifex*, *Haplometrobius* and *Omega* had their monofilia refuted in all the trees. The subgenus *Megacanthopus* was recovered in all the hypotheses, both those using only molecular data and those using combined data. And the relation between the species of this subgenus was surprising, since there was no sharing of morphological characters evident between the groups formed. Redescriptions and diagnoses were made of ten species of *Megacanthopus*, Beyond the description of five new species, four of them from Amazon. A identification key and distribution map was also made for all these species.

Keywords: Social wasps, Phylogenetic analysis, Taxonomic revision, Polistinae

INTRODUÇÃO

Hymenoptera é uma das mais diversas ordens de insetos, com cerca de 115 mil espécies descritas com distribuição cosmopolita (Sharkey 2007). São reconhecidos popularmente como abelhas, vespas e formigas, e possui indivíduos polinizadores, parasitas ou predadores de outros insetos (Mason et al., 2006; Ronquist, 1999, Goulet, H., and J. T. Huber. 1993). Esta ordem inclui também grande diversidade de comportamentos, e seus representantes podem apresentar desde comportamento solitário até eusocial (Carpenter, 1991; Richards, 1978).

A ordem Hymenoptera é dividida tradicionalmente em dois grandes grupos, Symphyta e Apocrita. O último trata-se de um grupo monofilético (Vilhelmsen, 2001), no entanto, sabe-se que Symphyta é parafilético (Peters et al, 2017). Portanto, esta divisão é informal, sendo “Symphyta” usado para representar o táxon Eusymphyta mais as superfamílias Xiphydriodea, Siricoidea, Cephoidea e Orussoidea, e Apocrita usado para as demais superfamílias (Vilhelmsen, 2001; Mason, Huber & Fernández, 2006; Peters et al, 2017). Apocrita era dividido em dois grupos, Aculeata e Parasitica, representados por aquelas espécies que possuem ferrão e espécies com hábito parasitoide, respectivamente (Ronquist *et al.*, 1999; Carpenter & Marques 2001). Sabe-se hoje que “Parasitica” é um grupo parafilético; Aculeata, por sua vez, é monofilético e, segundo Peters *et al* (2017), agrupa oito superfamílias (Apoidea, Chrysidoidea, Formicoidea, Scoliodea, Pompilioidea, Thynnoidea, Tiphioidea e Vespoidea) representadas por abelhas, vespas predadoras, parasitoides e formigas (Sharkey, 2007).

A FAMÍLIA VESPIDAE E A SUBFAMÍLIA POLISTINAE

Vespidae pertence a superfamília Vespoidea e é um agrupamento monofilético, composto por seis subfamílias viventes (Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae, Vespinae) e uma extinta (Priorvespinae). Os vespideos são conhecidos no Brasil popularmente como vespas, marimbondos ou cabas (Lenko & Pappavero, 1996), e o tamanho dos indivíduos pode variar de 4 a 25 milímetros. Possuem como principais características antenas com 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos, nestes são frequentemente mais curvadas no ápice, asas anteriores com célula discoidal alongada, pronoto alcançando a tégula, asas posteriores com três células fechadas, primeiro tergo metassomal fundido ao externo e oviposição no interior de uma célula vazia (Carpenter, 1991; Carpenter & Marques, 2001; Goulet & Huber, 1993).

Polistinae é uma das mais diversas subfamílias de Vespidae, com cerca de 950 espécies, 25 gêneros e quatro tribos: Polistini (*Polistes*) com distribuição cosmopolita, Ropalidiini (*Ropalidia*, *Parapolybia*, *Polybioides* e *Belonogaster*) presente nos trópicos orientais e Austrália, Mischocyttarini (*Mischocyttarus*) e Epiponini (19 gêneros) exclusivas do Novo Mundo (Carpenter, 1993). Com exceção de Ropalidiini, todas as outras três tribos possuem grande diversidade no Brasil, sendo a fauna de Polistinae mais rica do mundo, com mais de 300 espécies e 21 gêneros. Os representantes desta subfamília são facilmente reconhecidos por apresentarem garras tarsais simples, entradas espiraculares secundárias no mesossoma e ausência de paratégula (Carpenter & Marques 2001; Carpenter 2004).

Estas vespas possuem grande diversidade de nidificação, fazendo desde ninhos de um único favo descoberto, com poucos centímetros e poucas células, até ninhos com mais de 50 centímetros de comprimento, com favos sobrepostos e milhares de células e invólucro. (Wenzel, 1998; Carpenter & Marques, 2001). Os ninhos podem ser constituídos pelos mais diversos tipos de materiais, como polpa de madeira, fibras e tricomas de plantas, que são macerados e misturados com água e, em alguns casos, com secreção glandular. Por utilizarem material vegetal para a construção do ninho, são popularmente conhecidas como “vespa-papel” (Jeanne, 1975; Wenzel, 1998).

Existem algumas hipóteses de filogenias para Polistinae, as quais utilizam caracteres morfológicos de adultos e imaturos, diferenciação de castas e arquitetura de ninhos (Carpenter, 1991; Wenzel, 1993; Wenzel & Carpenter, 1994; Noll *et al.* 2004). Arévalo *et al.* (2004), propuseram uma nova hipótese utilizando, além de compilações das matrizes anteriores, dados comportamentais e moleculares (totalizando 932 caracteres). Todas estas hipóteses corroboram a monofilia de Polistinae, considerando a tribo Polistini a mais basal, como grupo irmão de (Mischocyttarini + Ropalidini + Epiponini).

Posteriormente, Pickett & Carpenter (2010), em trabalho focado na origem da eussocialidade em Vespidae, utilizaram cerca de 3000 caracteres, sendo estes morfológicos, comportamentais e moleculares. Neste trabalho, foi proposta hipótese diferente de relacionamento entre as tribos, tendo Ropalidiini como grupo-irmão de Mischocyttarini + (Epiponini + Polistini). Piekarski (2018) corrobora essa hipótese com análise feita a partir de 235 loci também com em estudo de evolução do comportamento social em vespas.

Até o momento, diversas hipóteses de relações entre as espécies dos gêneros de Epiponini, têm sido propostas: *Angiopolybia* Araujo, 1946 (Andena *et al.* 2007a),

Pseudopolybia de Saussure, 1863 (Andena *et al.* 2007b), *Apoica* Lepeletier, 1836 (Pickett & Wenzel, 2007), *Mischocyttarus* de Saussure, 1853 (Silveira, 2008), *Charterginus* Fox, 1898 (Andena *et al.* 2009a), *Epipona* Latrielle, 1802 (Andena *et al.* 2009b), *Synoeca* de Saussure, 1852 (Andena *et al.* 2009c; Menezes *et al.* 2015), *Brachygastra* Perty, 1833 (Andena & Carpenter, 2012), *Protopolybia* Ducke, 1905 (Santos Junior *et al.* 2015). No entanto, exceto Pickett & Wenzel (2007) e Menezes *et al.* (2015), os quais utilizaram caracteres moleculares e morfológicos nas suas análises, todos os outros foram baseados apenas em caracteres morfológicos.

O GÊNERO *MISCHOCYTTARUS*

Mischocyttarus Saussure, 1853 é o maior gênero de Polistinae, com cerca de 250 espécies. É o único gênero componente da tribo Mischocyttarini e tem distribuição predominantemente neotropical, mas algumas espécies ocorrem até o sudoeste do Canadá. São facilmente reconhecidos pelos tarsômeros distais assimétricos nas pernas médias e posteriores (Richards, 1978; Silveira, 2008).

Os ninhos de *Mischocyttarus* geralmente são pequenos e podem estar fixados em folhas, galhos, fios ou em edificações humanas. Possuem apenas um favo preso ao substrato através de um pedicelo simples, com poucas células de cria totalmente expostas, sem o invólucro para proteção (Wenzel, 1998). Novos ninhos são estabelecidos geralmente por meio de fundação independente, onde apenas uma ou poucas vespas iniciam a construção da colônia, ovipositam e alimentam as larvas (Wenzel, 1998).

Desde a descrição, feita por Saussure (1853), *Mischocyttarus* passou por várias modificações, especialmente realocações de espécies de outros gêneros e entre os seus subgêneros (Saussure, 1854; Ducke, 1904; Richards, 1941, 1945). Em 1978, Richards revisou as espécies de *Mischocyttarus*, assim como outros gêneros de Polistinae, considerando oito subgêneros. Na década de 1990, Cooper elaborou uma série de trabalhos referentes à organização dos subgêneros de *Mischocyttarus*, descrevendo novas espécies, propondo mudanças de espécies entre os subgêneros, chaves de identificação, biologia e distribuição das espécies biologia e distribuição das espécies dos subgêneros *Monogynoecus*, *Haplometrobis*, *Megacanthpus* e *Scytokeraia* (Cooper 1996a; 1996b; 1997a; 1997b).

A atual conformação de *Mischocyttarus* conta com onze subgêneros, segundo a filogenia proposta por Silveira (2008). Apesar da monofilia dos subgêneros ter sido

corroborada, as relações entre alguns deles, e a relação entre as espécies dentro dos subgêneros, ainda precisa ser esclarecida. Além disso, alguns subgêneros precisam ser melhor estudados, uma vez que, em alguns, o número de espécies ainda é subestimado. Como exemplo disso, o grupo de espécies *punctatus* do subgênero *Omega* passou de três para nove espécies na última revisão dentro deste gênero (Silveira *et al.* 2015). Ainda, há grupos de espécies (*heliconius*, *mendax* e *minifoveatus*) com posição incerta na filogenia, não sendo alocadas em nenhum dos subgêneros, precisando ser esclarecida suas posições dentro do gênero (Figura 1).

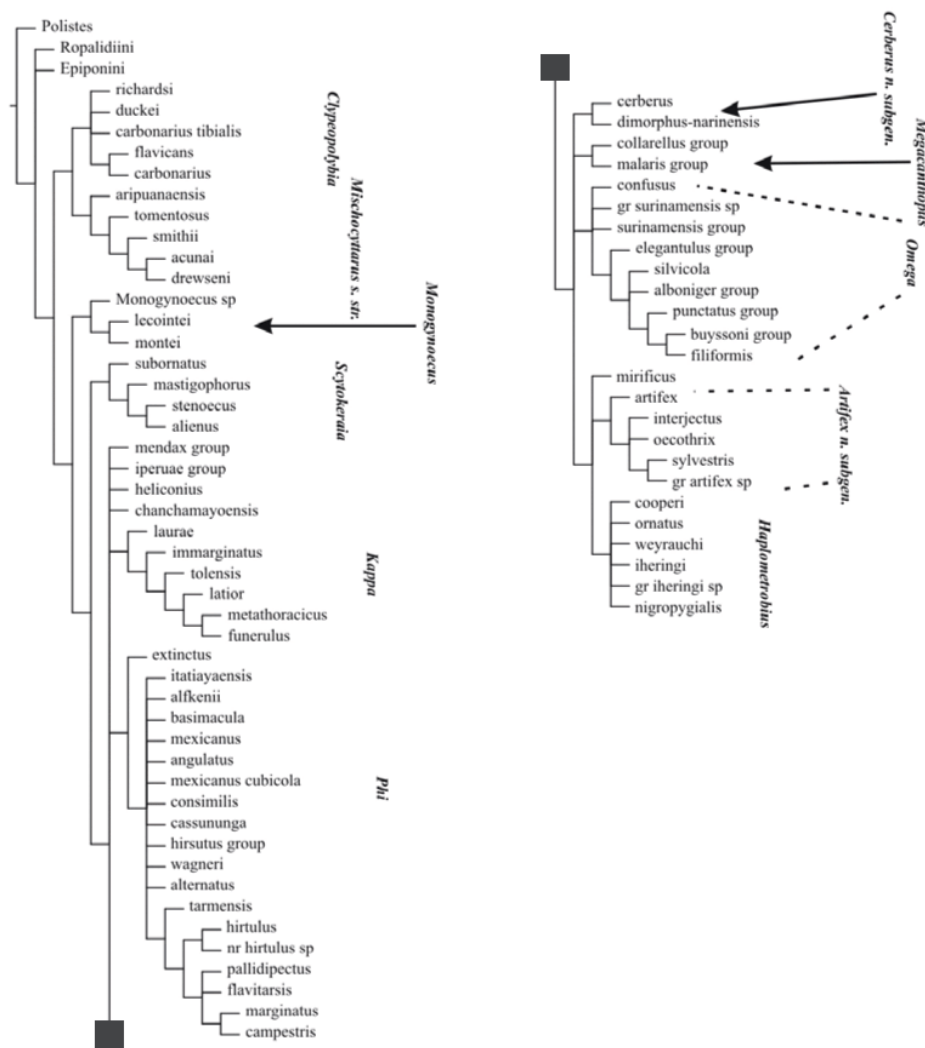


Figura 10: Hipótese filogenética com a relação entre os subgêneros de *Mischocyttarus* proposta por Silveira (2008) com base em caracteres morfológicos.

Em trabalho que discute a origem da eusocialidade em Vespidae, Pickett e Carpenter (2010) propuseram hipóteses filogenéticas utilizando caracteres morfológicos e moleculares. No entanto, este trabalho conta com somente 17 espécies de *Mischocyttarus*, incluindo 8 dos 11 subgêneros, dentre os quais, cinco têm mais de um terminal; os outros, possuem um terminal cada. Dessa forma, este trabalho não contemplou grande parte da riqueza do gênero, sendo necessário um estudo mais abrangente, e no qual englobe pelo menos representantes de todos os subgêneros.

O SUBGÊNERO *MEGACANTHOPUS*

Megacanthopus foi criado como gênero por Ducke (1904) para alocar as espécies de *Mischocyttarus* descritas até então como *Polybia*. Posteriormente, o próprio Ducke (1913) reconheceu *Megacanthopus* como sinônimo de *Mischocyttarus*. Bequaert (1933) designou subsequentemente ao subgênero a espécie-tipo *Mischocyttarus collaris* (Ducke, 1904). Richards (1941, 1945) usou o nome *Megacanthopus* como subgênero de *Mischocyttarus*, incluindo neste subgênero as espécies *M. collarellus* Richards, 1940, *M. collaris*, *M. parallelogramus* Zikán, 1935, *M. melanopygus* Richards, 1945 e *M. superus* Richards, 1940, além de várias outras espécies que foram posteriormente realocadas para *Haplometrobium*, subgênero criado por Richards (1978). Somente em 1978, Richards propôs o sentido atual de *Megacanthopus*, incluindo as espécies cuja forma do pronoto é única, no qual a carena pronotal é contínua e fortemente convexa, e a margem do pronoto termina em forma de espinho. Neste trabalho também descreveu *M. malaris* como uma nova espécie para o subgênero.

Megacanthopus contém atualmente 10 espécies, sendo as três últimas espécies descritas por Cooper (1997): *M. inexpectatus*, *M. belemensis* e *M. clavicornis*. As espécies que atualmente compõem o subgênero são: *M. belemensis*, *M. clavicornis*, *M. collarellus*, *M. collaris*, *M. inexpectatus*, *M. malaris*, *M. melanopygus*, *M. parallelogramus*, *M. saturatus* e *M. superus*. A distribuição do grupo se dá predominantemente na América do Sul, mas *M. collarellus* é também registrada para o Panamá e Costa Rica, na América Central (Cooper, 1997b; Garcete-Barret, 1999; O'Donnell, 1999; Richards, 1978).

Sendo *Mischocyttarus* o maior gênero de vespas sociais do novo mundo, em número de espécies, além de ter sua distribuição ampla, é importante salientar que a contribuição na taxonomia deste grupo a elucidação de sua história evolutiva também pode ajudar a explicar os padrões de distribuição e a diversificação de vespas sociais ao longo do tempo e dos cenários na região Neotropical, especialmente na Amazônia, a qual abriga grande parte desta

diversidade. Dessa forma, neste trabalho, propõe-se hipóteses de filogenia para o gênero *Mischocyttarus* e a revisão taxonômica do subgênero *Megacanthopus*.

MATERIAL E MÉTODOS

RELAÇÃO FILOGENÉTICA ENTRE OS SUBGÊNEROS DE *MISCHOCYTTARUS*

Caracteres morfológicos

A matriz dos estados de caracteres para o presente estudo foi derivada do trabalho de Silveira (2008), modificando-a para que esta correspondesse aos terminais da matriz de dados moleculares. A matriz foi editada no programa Winclada versão 1.00.08 (Nixon, 2002) e foi atribuído um sinal de interrogação (“?”) aos terminais cujos dados são desconhecidos, e hífen (“-”) para as informações ausentes e para aqueles cujos estados não são aplicáveis. Dos 64 caracteres, 45 foram considerados aditivos, e os demais foram considerados não aditivos, segundo a própria descrição deles no trabalho de Silveira (2008).

Estudo molecular de *Mischocyttarus*

Base de dados e amostragem

O gênero *Mischocyttarus* possui de 250 espécies descritas e 11 subgêneros. Nesta análise, buscou-se utilizar representantes de cada subgênero e mais duas espécies *incertae sedis*, segundo a hipótese filogenética de Silveira (2008), para representar a diversidade morfológicas destes. Para enraizar a árvore foram utilizadas espécies representantes das tribos Epiponini, Polistini e Ropalidiini (Tabela 1), segundo as hipóteses filogenéticas proposta por Pickett e Carpenter (2010) e Piezarski (2018).

A análise contou com 41 espécies de *Mischocyttarus* e 13 espécies que compunham o grupo externo, totalizando 54 (Tabela 2) terminais com dados morfológicos e moleculares. As sequências das espécies do grupo externo e de 17 espécies de *Mischocyttarus* foram obtidas a partir do banco de dados do GenBank, os quais os vouchers encontram-se no American Museum of Natural History (Anexo I).

Tabela 1: Lista com as espécies utilizadas como grupo externo nas análises filogenéticas.

Grupo externo				
Tribos	Espécies	COI	16S	28S
Epiponini	<i>Angiopolybia pallens</i> (Lepeletier 1836)	x	-	-
	<i>Apoica arborea</i> de Saussure 1854	x	-	-
	<i>Apoica thoracica</i> du Buysson 1906	x	x	x
	<i>Agelaia pallipes</i> (Olivier, 1792)	x	x	x
	<i>Pseudopolybia compressa</i> de Saussure 1854	x	x	x
Polistini	<i>Polistes dominula</i> Christ 1791	x	x	x
	<i>Polistes bicolor</i> Lepeletier, 1836	x	x	x
	<i>Polistes goeldii</i> Ducke 1904	x	x	x
	<i>Polistes lanio</i> (Fabricius 1775)	x	x	x
	<i>Polistes pacificus</i> Fabricius 1804	x	x	x
Ropalidini	<i>Polybioides melainus</i> Meade Waldo 1911	x	x	-
	<i>Belonogaster juncea</i> Fabricius 1781	x	x	x
	<i>Ropalidia romandi</i> Guill 1841	x	-	x

Tabela 2: Lista das espécies de *Mischocyttarus* utilizadas nas análises e seus respectivos subgêneros, segundo a hipótese filogenética de Silveira (2008).

Subgêneros	Espécies	COI	16S	28S
<i>Artifex</i>	<i>Mischocyttarus (Artifex) sp.1</i>	x	x	x
	<i>Mischocyttarus mirificus</i> Zikán 1935	x	x	x
	<i>Mischocyttarus nr. artifex</i> (Ducke 1914)	x	x	x
<i>Cerberus</i>	<i>Mischocyttarus cerberus</i> Ducke 1918	x	x	x
<i>Clypeopolybia</i>	<i>Mischocyttarus duckei</i> (du Buysson 1908)	x	x	x
	<i>Mischocyttarus wigodzinskyi</i> Zikán 1949	x	x	x
<i>Haplometrobium</i>	<i>Mischocyttarus iheringi</i> Zikán 1935	x	x	x
	<i>Mischocyttarus lemoulti</i> (du Buysson, 1909)	x	x	x
	<i>Mischocyttarus weyrauchi</i> Zikán 1949	x	x	x
<i>Kappa</i>	<i>Mischocyttarus adolphi</i> Zikan, 1949	x	x	x
	<i>Mischocyttarus bertonii</i> Ducke 1918	x	-	x
	<i>Mischocyttarus deceptus</i> Silveira 2006	x	x	x
	<i>Mischocyttarus injucundus</i> de Saussure 1854	x	-	x
	<i>Mischocyttarus latior</i> Fox 1898	x	x	x
	<i>Mischocyttarus tolensis</i> Richards 1941	x	-	x
<i>Megacanthopus</i>	<i>Mischocyttarus (Megacanthopus) sp. 2</i>	x	x	x
	<i>Mischocyttarus (Megacanthopus) sp. 4</i>	x	x	x
	<i>Mischocyttarus clavicornis</i> Cooper 1997	x	x	x
	<i>Mischocyttarus collarelus</i> Richards 1940	x	x	x
	<i>Mischocyttarus collaris</i> Ducke 1904	x	x	x
	<i>Mischocyttarus parallelogrammus</i> Zikán 1935	x	x	x
	<i>Mischocyttarus saturatus</i> Zikán 1949	x	x	x
<i>Mischocyttarus s. str.</i>	<i>Mischocyttarus drewseni gigas</i> Richards 1945	x	x	x
	<i>Mischocyttarus melanarius</i> Cameron 1906	x	x	x
<i>Monogynoecus</i>	<i>Mischocyttarus carinulatus</i> Zikán 1949	x	x	x
	<i>Mischocyttarus lecointei</i> Ducke 1904	x	x	x
<i>Omega</i>	<i>Mischocyttarus annulatus</i> Richards 1978	x	x	x
	<i>Mischocyttarus ignotus</i> Zikán 1949	x	x	x
	<i>Mischocyttarus punctatus</i> Ducke 1918	x	x	x
	<i>Mischocyttarus surinamensis</i> Zikán 1935	x	x	x
<i>Phi</i>	<i>Mischocyttarus alfkenii</i> (Ducke 1904)	x	x	-
	<i>Mischocyttarus cearensis</i> Richards, 1945	x	x	x
	<i>Mischocyttarus cubicola</i> (Richards, 1978)	x	x	x
	<i>Mischocyttarus flavitarsis</i> (de Saussure, 1854)	x	x	x
	<i>Mischocyttarus pallidipectus</i> (Smith 1857)	x	-	x
	<i>Mischocyttarus paraguayensis</i> Richards 1941	x	x	x
	<i>Mischocyttarus phthisicus</i> Ducke 1913	x	-	-
	<i>Mischocyttarus proximus</i> Zikan 1949	x	x	x
<i>Scytokeraia</i>	<i>Mischocyttarus mastigophorus</i> Richards 1978	x	x	x
<i>Incertae sedis</i>	<i>Mischocyttarus mendax</i> Richards 1978	x	x	x
	<i>Mischocyttarus iperue</i> Richards 1945	x	x	x

Extração, amplificação e sequenciamento de DNA

Os procedimentos de extração, amplificação e sequenciamento foram realizados no Laboratório de Biologia Molecular do Museu Paraense Emílio Goeldi. As extrações foram realizadas a partir de espécimes preservados em etanol provenientes de coletas recentes ou de coleções em meio líquido. Em alguns casos, não foi possível encontrar exemplares de determinadas espécies em meio líquido, ou não foi possível coletá-la durante a execução do projeto, então foi feita extração a partir de espécimes secos disponíveis.

A extração do DNA foi feita a partir de maceração de uma ou duas pernas do exemplar e em seguida foi utilizado o conjunto de reagentes do kit de extração DNeasy® Blood & Tissue kit (QIAGEN®), seguindo o protocolo da própria empresa e em seguida foi feita a quantificação do DNA utilizando Nanodrop. O DNA extraído foi submetido a um teste de gradiente de temperatura para verificar a melhor temperatura de anelamento dos iniciadores (Tabela 2).

Foram isolados fragmentos de três genes mitocondriais e nucleares: Citocromo Oxidase, subunidade I (COI) e as subunidades 16S, 28S do RNA ribossomal (Tabela 2). Os marcadores utilizados neste estudo foram escolhidos de acordo com a disponibilidade de iniciadores (*primer*) testados para o grupo ou em grupos próximos, sequências disponíveis no GenBank e referências de bom sinal filogenético segundo estudos prévios utilizando esses marcadores (Arévalo *et al.*, 2004; Pickett & Carpenter, 2004; Pickett *et al.*, 2006 e Pickett & Carpenter, 2010).

Tabela 3: Primers utilizados para amplificação dos segmentos dos genes 16S, COI, 28S.

Gene	Primer	Sequência (5' - 3')	Referência
16S	LR13943F	CACCTGTTTATCAAAAACAT	Costa et al., 2003
	LR13392R	CGTCGATTTGAACTCAAATC	Costa et al., 2003
COI	F: CI-J-1718	GGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCC	Simon et al., 1994
	R: CI-N-2191	GGTAAAATTTAAAATATAAACTTC	Simon et al., 1994
28S	For28SVesp	AGAGAGAGTTCAAGAGTACGTG	Simon et al., 1994
	Rev28SVesp	GGAACCAGCTACTAGATGG	Simon et al., 1994

A amplificação dos fragmentos de DNA se deu por meio do método de Reação em Cadeia da Polimerase (PCR). A PCR foi feita utilizando o Master Mix Promega em volume total de 10µL contendo 5µL de MasterMix, 3,4µL de H₂O, 0,3µL de cada primer e 1µL do

DNA extraído. A amplificação foi regida em termociclador e o programa de PCR de cada região é resumido na tabela 2.

Tabela 02: Protocolos de amplificação utilizados para as PCRs de COI, 16S e 28S, segundo o marcador molecular.

Gene	Desnaturação		Anelamento	Extensão		Ciclos
	Inicial	Final		Inicial	Final	
COI	94° C (5 min)	94° C (45 seg)	42° C (45 seg)	68° C (1 min 20 seg)	68° C (7 min)	35
16S	94° C (5 min)	94° C (45 seg)	49° C - 52° C (45 seg)	68° C (1 min 20 seg)	68° C (7 min)	35
28S	94° C (5 min)	94° C (45 seg)	49° C - 52° C (45 seg)	68° C (1 min 20 seg)	68° C (7 min)	35

Os fragmentos amplificados foram submetidos à eletroforese em gel de agarose a 1% e as bandas visualizadas em luz ultra-violeta com ajuda do GEL RED. Na eletroforese foi acrescentado um marcador de peso molecular de 100 pares de base (pb) Ladder (GE Healthcare®).

Os produtos da amplificação dos genes foram purificados com o protocolo de precipitação de DNA com Polietileno Glicol (PEG), onde foi acrescentada a mesma quantidade do produto da amplificação a PEG, incubados 30 minutos a 37° C, e centrifugado por 15 minutos. Em seguida, foi retirado o sobrenadante e adicionado 125 µL de etanol gelado em cada amostra e centrifugado por 10 minutos. Após descartar todo o líquido, este processo foi repetido e, depois seco em estufa a 56° C por 45 minutos. Ao final, o material amplificado foi ressuspenso com 10 µL de água ultrapura por cerca de 24 horas para e, posteriormente, foi enviado para ser realizada a reação de sequenciamento.

Edição e alinhamento de sequências

As sequências geradas foram editadas, conferidas e compiladas usando o programa BioEdit (Hall, 1999). Os consensos dos alinhamentos das sequências *forward* e *reverse* foram obtidos mediante o padrão de alinhamento do MUSCLE®, inseridos neste programa. Os consensos foram exportados no formato *fasta* e comparados via *Blast* (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>) para verificação da concordância com sequências de grupos

taxonômicos próximos. Posteriormente, os arquivos das sequências foram alinhados por meio do programa Mafft 1.3.6 (Kato, 2013) utilizando a estratégia FFT-NS-2 (default). A concatenação das sequências foi feita utilizando o software SequenseMatrix1.8 (Vaidya G, *et al*, 2011).

Análise filogenética

Foram utilizados três conjuntos de dados para as análises de Máxima Parcimônia e Inferência Bayesiana, e um para a análise de Máxima Verossimilhança. No primeiro conjunto de dados foram utilizados apenas dados moleculares, com três fragmentos concatenados (COI, 16S e 28S); no segundo conjunto de dados foram utilizados dados combinados (moleculares + morfológicos) apenas para os terminais que possuem os dois conjuntos de dados, totalizando 51 terminais (13 do grupo externo e 38 do grupo interno); e o terceiro conjunto de dados foi constituído também por dados combinados, incluindo aquelas espécies que possuem apenas dados morfológicos, totalizando 104 espécies, sendo 13 espécies compondo o grupo externo. Na análise de Máxima Verossimilhança (RAxML: Stamatakis, A., 2006), foram utilizados apenas dados moleculares (COI, 16S e 28S). Os dados foram organizados em uma matriz concatenada e exportada nos formatos adequados para cada tipo de programa.

Análise de parcimônia utilizando dados moleculares e combinados (moleculares + morfológicos)

Para a análise filogenética utilizando caracteres moleculares, a busca pelas árvores mais parcimoniosas foi realizada por meio do software TNT versão 1.5 (Goloboff *et al.* 2008b). Foi utilizada a estratégia de busca *New Technology Search*, com pesagem igual de caracteres. Todos os algoritmos disponíveis no TNT foram utilizados: *Sectorial Search* (Goloboff, 1999) no modo default; *Ratchet* (Nixon, 1999) com *Perturbation Phase* ajustada para 8 para *Up weighting* e 4 para *Down Weighting* e 200 *iterations*; *Tree Drift* (Goloboff, 1999) utilizando 20 *cycles* e *Tree Fusing* (Goloboff, 1999) no modo default. *Random seed* foi definido como 0. Espaço na memória foi configurado para 30.000 árvores. Foi realizada a análise de suporte de Reamostragem Simétrica implementada no programa TNT 1.5 (Goloboff *et al.* 2003), para a qual utilizou-se o também *New Technology Search* com 1000 réplicas.

Inferência Bayesiana utilizando dados moleculares e combinados (moleculares + morfológicos)

Para a Inferência Bayesiana, foi utilizado do programa MrBayes – v 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), no qual, foram feitas três análises utilizando os três conjuntos de dados descritos acima. A escolha de esquemas de partições e modelos evolutivos a serem utilizado por cada partição foi feita utilizando o programa PartitionFinder (Lanfear *et al*, 2016). Para a escolha do modelo de evolução de cada partição foi usado o Bayesiana Information Criterion (BIC). Nas três análises, o conjunto de dados foi particionado em 4 regiões, cada uma correspondente à morfologia e aos genes COI, 16S e 28S e os modelos implementados no programa foram GTR+I+G (COI) e GTR+G (16S e 28S).

A busca consistiu em uma corrida de 30 milhões de gerações, com cadeias *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC) simultâneas. A frequência de amostragem da cadeia foi ajustada para 1000 ciclos, portanto as topologias foram salvas a cada 1000 gerações, sendo *mcmcprngen* = 30000000 e *samplefreq* = 1000. Os parâmetros utilizados nesta análise foram: *unlink statefreq* = (all), *revmat* = (all), *shape* = (all), *pinvar* = (all), *prset applyto* = (all) e *ratepr* = variable. A convergência foi inferida através da comparação do desvio padrão médio e máximo da probabilidade dos clados (*split frequencies*), consideradas convergentes quando inferiores a 5%, o que indica o nível de similaridade entre as topologias obtidas pelas diferentes corridas. Para as análises de Inferência Bayesiana, o suporte de ramos foi dado pela probabilidade posterior dos clados (Huelsenbeck *et al.* 2002). As árvores obtidas nas análises de inferência bayesiana foram visualizadas e editadas no programa FigTree v1.4.0 (Rambaut, 2012).

ESTUDO MORFOLÓGICO DO SUBGÊNERO MEGACANTHOPUS

Material de Estudo

Foram examinados cerca de 200 espécimes do subgênero *Megacanthopus*, inclusive tipos, provenientes de coleções entomológicas do Brasil e do exterior. Segue as principais coleções de onde o material foi proveniente. Os acrônimos das instituições seguem como descrito por Evenhuis (2017).

IFML – Fundación Miguel Lillo, Instituto de Entomologia, San Miguel de Tucunã, Argentina – Dra. Carolina Berta.

NMBE – Museu de História Natural de Berna – Dr. Hannes Baur.

MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro – Dr. Felipe Vivallo

MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi – Dr. Orlando Tobias Silveira.

MZSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – Dr. Carlos Roberto Ferreira Brandão.

NHM – Museu de História Natural de Londres – Dr. Gavin Broad.

Estudo Morfológico e Distribuição Geográfica

A identificação dos espécimes de *Megacanthopus* foram realizadas por comparação com os tipos, com base nas descrições originais e/ou redescrições (Richards, 1945; Ducke, 1978; Cooper, 1997). Os espécimes foram estudados com auxílio de estereomicroscópio equipado com ocular micrométrica e câmara clara. Estruturas taxonomicamente relevantes foram fotografadas com câmera digital acoplada ao estereomicroscópio.

As medidas e razões foram obtidas a partir da observação do exemplar tipo e/ou de outros espécimes da coleção. As abreviações utilizadas para medidas foram: AC: Altura da cabeça; ACL: Altura do clípeo; LC: Largura da cabeça; LTC: Largura total da cabeça (incluindo olho); LCL: Largura do clípeo; DOP: Distância entre ocelos posteriores; DOPO: Distância entre ocelo posterior e olho; LSA: Largura do soquete antenal; LEM: Largura do espaço malar; AEM: Altura do espaço malar; CM: Comprimento do mesoscuto; LM: Largura do mesoscuto; CMP: Altura da mesopleura; CP: comprimento do pecíolo; LPB: Largura do pecíolo na base; LPA: Largura do pecíolo no ápice; CPCD: Comprimento da primeira célula distal; CTA: Comprimento total da asa.

As abreviações utilizadas para as razões foram: AC/LC: proporção da cabeça em vista frontal, ACL/LCL: proporção do clípeo, LEM/LSA: proporção do espaço malar, DOP/DOPO: razão da distância entre os ocelos posteriores e a distância entre um ocelo posterior e o olho adjacente a ele, MLM/CM: proporção do mesoscuto, CPCD/CMP: proporção entre o comprimento da célula discal e a mesopleura, CP/CMP: proporção do tamanho do pecíolo, LPB/LPA: proporção da largura do pecíolo.

A construção dos caracteres dos caracteres está sendo a partir de características estruturais dos ninhos, morfologia externa de fêmeas e machos adultos. Para a morfologia externa dos espécimes está sendo adotada a terminologia utilizada por Richards, 1945; Ducke, 1978; Cooper, 1997; Silveira, 2008 e Silveira *et al*, 2015.

Os dados de distribuição geográfica foram adquiridos a partir das informações de etiquetas dos exemplares. As coordenadas estão sendo obtidas a partir do programa Google Earth 7.1.2.2041 e os mapas serão feitos com o auxílio do software QGIS 2.2.

RESULTADOS

RELAÇÃO FILOGENÉTICA ENTRE OS SUBGÊNEROS DE *MISCHOYTTARUS*

Análise filogenética apenas com dados moleculares

Os dados alinhados e concatenados somaram 3293 pares de bases (16S=702 pb, COI=1273 pb e 28S=1318 pb). A proporção de gaps e caracteres não determinados foi de 40,83% no alinhamento.

A análise de parcimônia com pesos iguais resultou em duas árvores mais parcimoniosas de 5941 passos (Figura 2). O consenso estrito dessas árvores foi relativamente bem resolvido, mas os suportes foram baixos na maioria dos ramos, tanto na análise de parcimônia quanto na inferência bayesiana (Figura 3).

A topologia do grupo externo, nas três análises, foi congruente com o trabalho de Pickett & Carpenter (2010), tendo Ropalidiini como grupo-irmão de Mischocyttarini + (Epiponini + Polistini). O gênero *Mischocyttarus* foi fortemente suportado como monofilético nas três análises (Symmetric Resamplig=100; Probabilidade Posterior=100; Bootstrap=97). Dentro do gênero, considerando a análise de parcimônia, cinco, dos onze subgêneros, foram recuperados como monofilético (*Clypeopolybia*, *Kappa*, *Megacanthopus*, *Mischocyttarus s. str.* e *Monogynoecus*). Nas análises de probabilidade (ML e IB), foram recuperados seis subgêneros (*Clypeopolybia*, *Kappa*, *Megacanthopus*, *Mischocyttarus s. str.*, *Monogynoecus* e *Phi*). No primeiro caso (Parcimônia), a espécie *M. (Scytokeraia) mastigophorus* foi incluída em *Phi*.

Na topologia mostrada pelo consenso das duas árvores de parcimônia, o clado composto pelos subgêneros *Mischocyttarus s. str.* (*M. drewsenii gigas* + *M. melanarius*) e *Clypeopolybia* (*M. duckei* + *M. wygodzinskyi*) está na base da árvore como grupo irmão das demais espécies de *Mischocyttarus*. Os subgêneros *Mischocyttarus s. str.* e *Clypeopolybia* são individualmente recuperados com alto suporte (SR=100), no entanto, o suporte para o agrupamento destes é relativamente baixo (SR=40) (Figura 2). Enquanto que, nas outras árvores geradas, *Clypeopolybia* é alocada como grupo irmão de *M. (Haplometrobius) ihering* + *M. (Artifex) mirificus* (Figuras 3 e 4).

Nas hipóteses geradas por todos os critérios, a monofilia dos subgêneros *Artifex*, *Haplometrobius* e *Omega* foi refutada, onde *M. (Haplometrobius) weyrauchi* aparece como espécie irmã de *M. (Artifex) lemoulti* nas três análises; *M. (Artifex) mirificus* aparece como

espécie irmã de *M. (Haplometrobius) iheringi* (IB e ML) ou como espécie irmã de *M. mendax (incertae sedis)*. Com relação ao subgênero *Omega*, apesar de manter agrupadas as espécies do grupo *surinamensis*, *M. (Omega) punctatus* é alocada como espécie irmã do subgênero *Kappa* em duas análises (Parcimônia e ML), ambas com baixo suporte.

Quanto as espécies *M. iperuae* e *M. mendax*, das quais os grupos de espécies são considerados *incertae sedis* na filogenia proposta por Silveira (2008), na hipótese resultante da análise com Parcimônia, *M. mendax* é considerada espécie irmã de *M. (Artifex) mirificus*, enquanto que *M. iperuae* é considerada como irmã de *M. (Haplometrobius) ihering + M. (Cerberus) cerberus*. No entanto, nas outras análises (IB e MV), *M. iperuae* é considerada irmão de *M. mendax + M. annulatus*.

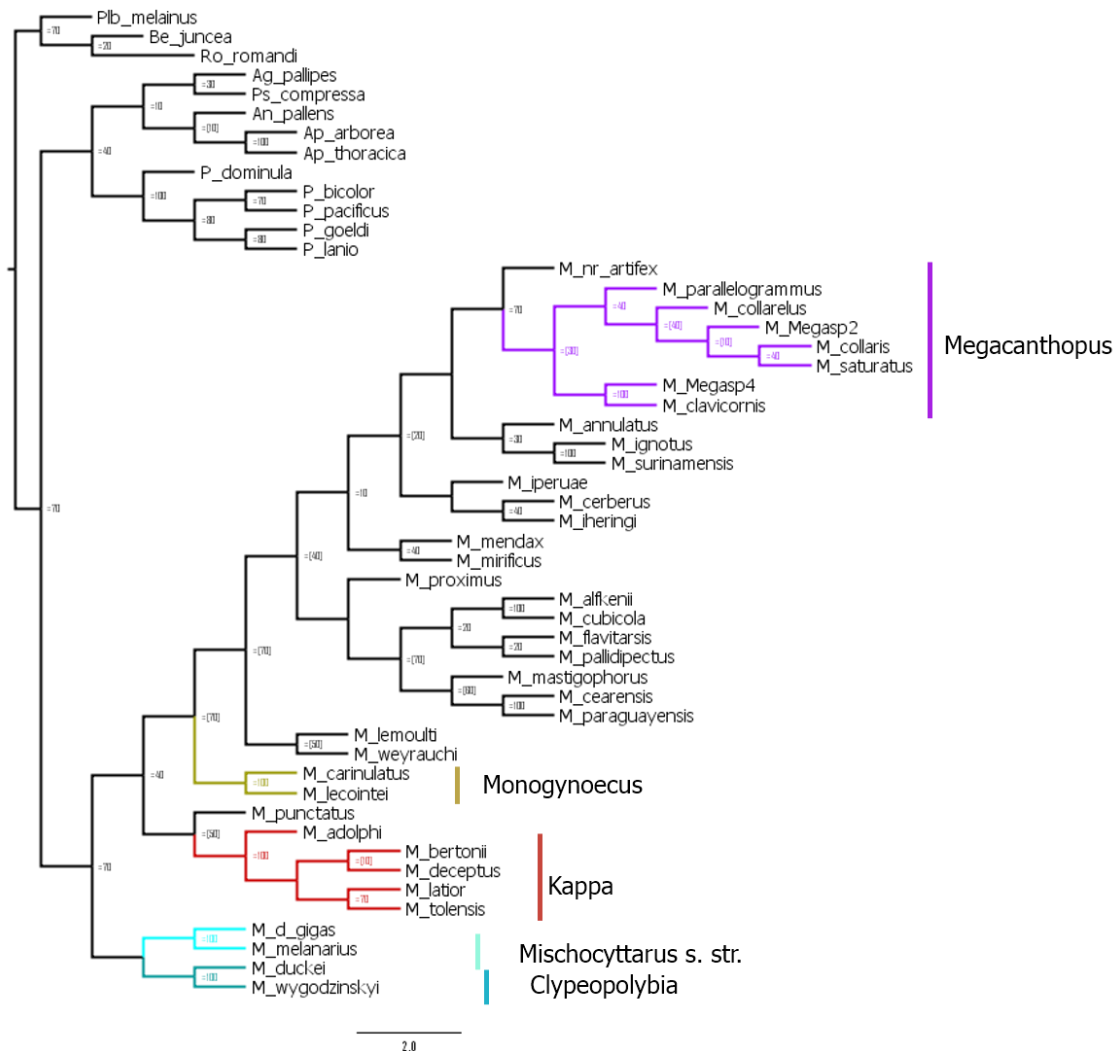


Figura 11: Resultado da Análise de Parcimônia (consenso estrito de duas árvores mais parcimoniosas) com três genes concatenados (COI, 16S e 28S), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no TNT. Números próximos aos nós correspondem ao valor de suporte do Symmetrical Resampling.

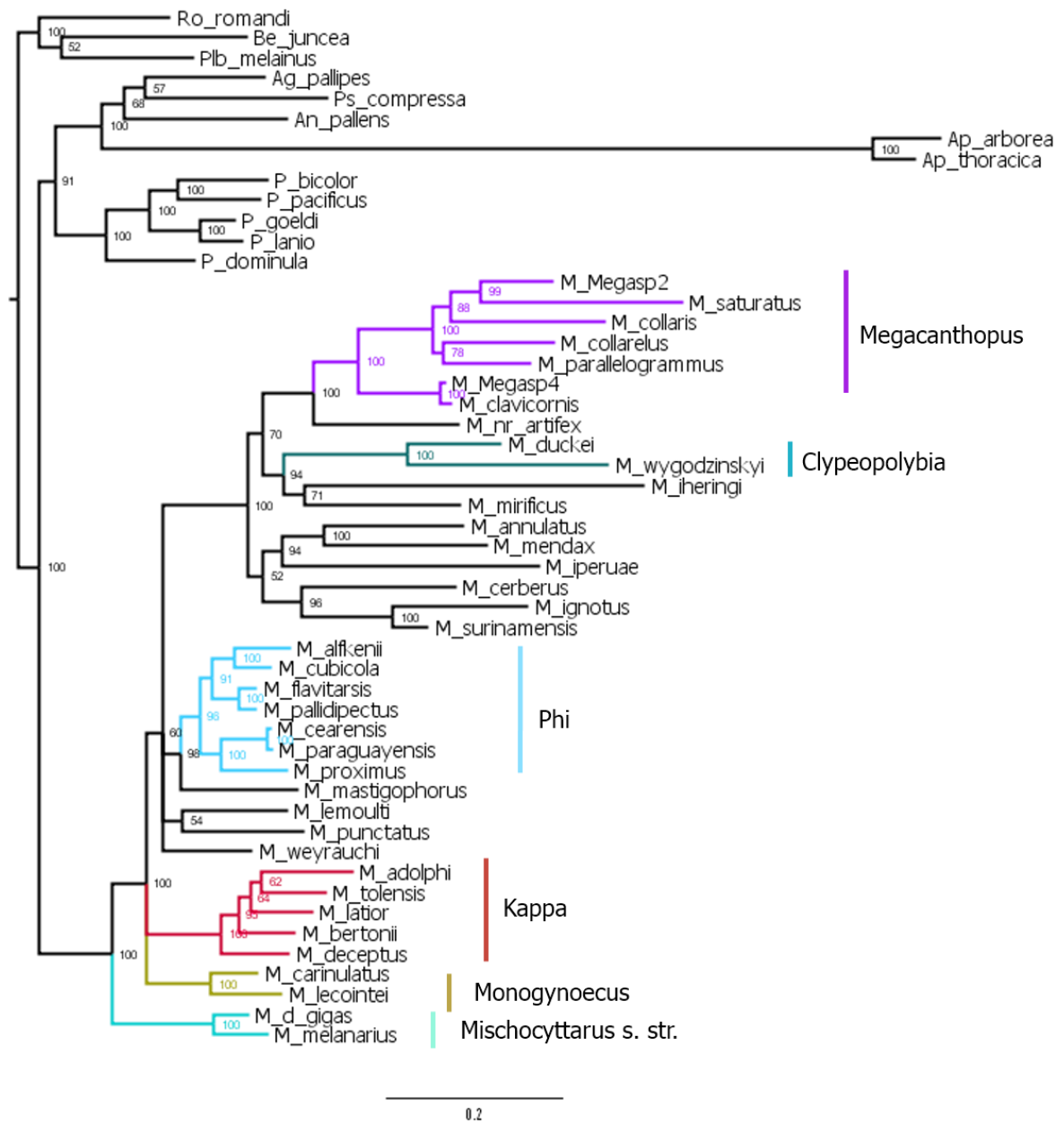


Figura 12: Resultado da Inferência Bayesiana, com três genes concatenados (COI, 16S e 28S), de *Mischoctytarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no Mr.Bayes. Números próximos aos nós correspondem ao valor de Probabilidade Posterior.

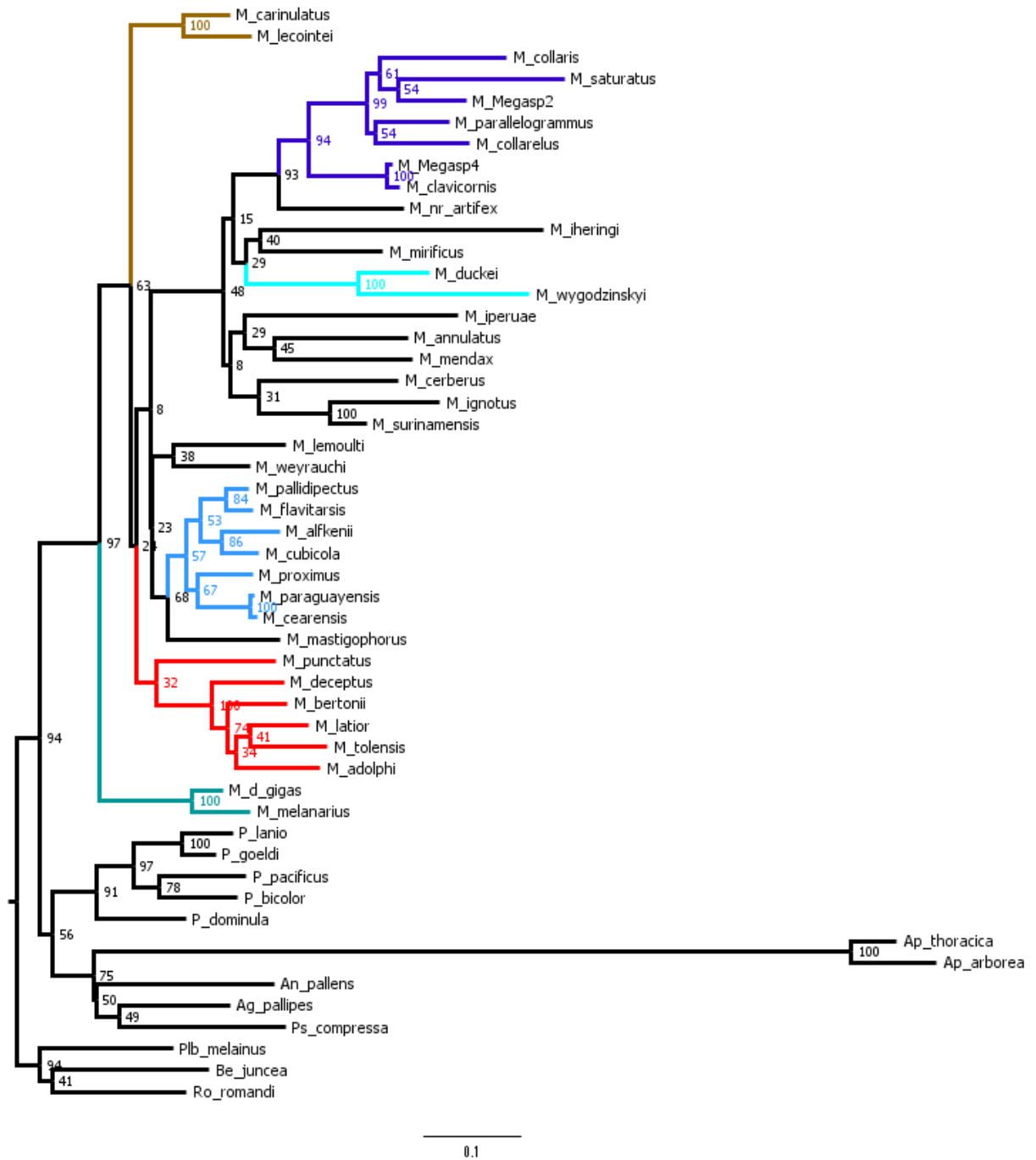


Figura 13: Resultado da Análise de Máxima Verossimilhança, com três genes concatenados (COI, 16S e 28S), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no RaxML. Números próximos aos nós correspondem ao valor de suporte de Bootstrap.

Análise filogenética com dados combinados (morfológico + molecular)

A análise de parcimônia com pesos iguais recuperou duas árvores mais parcimoniosas com 6359 passos cada uma (Figura 5). Apesar do maior número de passos, quando acrescentamos dados morfológicos na análise, poucas modificações acontecem na topologia da árvore. No entanto, alguns ajustes, principalmente dentro dos subgêneros, foram feitos. As topologias recuperadas com diferentes critérios de otimização foram congruentes, embora com algumas diferenças topológicas importantes (Figura 6).

Quanto a topologia do grupo externo, na hipótese gerada pelo critério de parcimônia, a tribo Epiponini é considerada grupo irmão de Mischocyttarini + Polistini, discordando das últimas hipóteses propostas (Arévalo *et al.*, 2004; Pickett & Carpenter, 2010), enquanto que a hipótese encontrada pela IB é congruente com as outras árvores encontradas neste trabalho e com a hipótese de Pickett & Carpenter (2010), com Mischocyttarini como grupo irmão de Epiponini + Polistini.

Com relação ao gênero *Mischocyttarus*, nas duas análises, foram recuperados os mesmos seis subgêneros recuperados nas análises anteriores (*Clypeopolybia*, *Kappa*, *Megacanthopus*, *Mischocyttarus s. str.*, *Monogynoecus* e *Phi*), porém com os suportes mais altos. A árvore se divide em dois clados basais: um dos clados corresponde aos subgêneros *Mischocyttarus s. str.* e *Clypeopolybia* como grupos irmãos, dispostos na base da árvore, onde o nó apresenta suportes mais altos do que nas análises que utilizaram apenas dados moleculares (SR=70; PP=100). Na hipótese resultante pelo critério de parcimônia, o clado seguinte é formado pelo subgênero *Kappa* + *M. (Omega) punctatus* como grupo irmão das demais espécies. Já a árvore gerada pela Inferência Bayesiana, o clado irmão de *Mischocyttarus s. str.* + *Clypeopolybia* corresponde a uma tricotomia com a espécie *M. (Scytokeia) mastigophorus*, o subgênero *Monogynoecus* e um clado com as demais espécies do gênero.

Os subgêneros *Artifex*, *Haplometrobis* e *Omega* não foram recuperados como monofiléticos em nenhuma das análises. Em todas as análises, a espécie *M. nr. artifex* foi alocada como irmã do subgênero *Megacanthopus*. *M. (Artifex) lemouti* aparece como espécie irmã de *M. (Haplometrobis) weyrauchi*, no entanto, com o suporte muito baixo (SR=4), sugerindo que essa situação pode ser mudada com a inclusão de mais terminais ou com um tratamento diferenciado dos dados. Apesar de parte de *Omega* (*M. annulatus* + (*M. surinamensis* + *M. ignotus*)), ser recuperado nas duas análises com dados combinados, a espécie

M. (Omega) punctatus aparece como espécie irmã do subgênero *Kappa* em quase todas as topologias.

Não houve um consenso quanto ao relacionamento das espécies *M. iperuae* e *M. mendax*. Na IB, *M. mendax* agrupou com *M. (Haplometrobius) ihering* + *M. (Artifex) mirificus*, enquanto que *M. iperuae*, faz parte de uma politomia. Já na análise feita por Parcimônia, *M. mendax* aparece como espécie irmã de *M. (Artifex) mirificus*, e *M. iperuae* aparece como irmã de *M. (Haplometrobius) ihering* + *M. (Cerberus) cerberus*, da mesma forma como na análise utilizando somente dados moleculares.

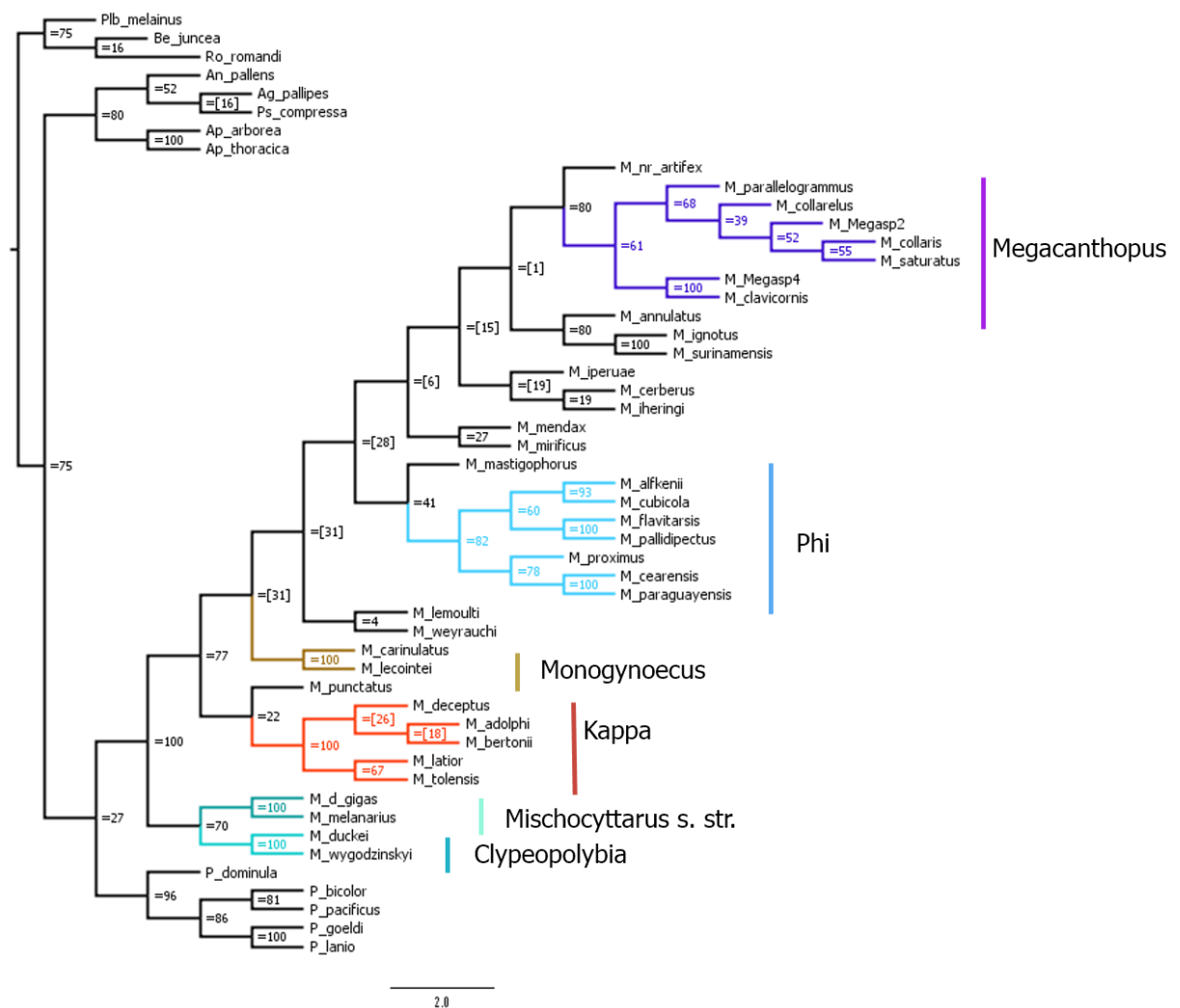


Figura 14: Resultado da Análise de Parcimônia (consenso estrito de duas árvores mais parcimoniosas) com dados combinados (morfologia + molecular), de *Mischocyttarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no TNT. Números próximos aos nós correspondem ao valor de suporte do Symmetrical Resampling.

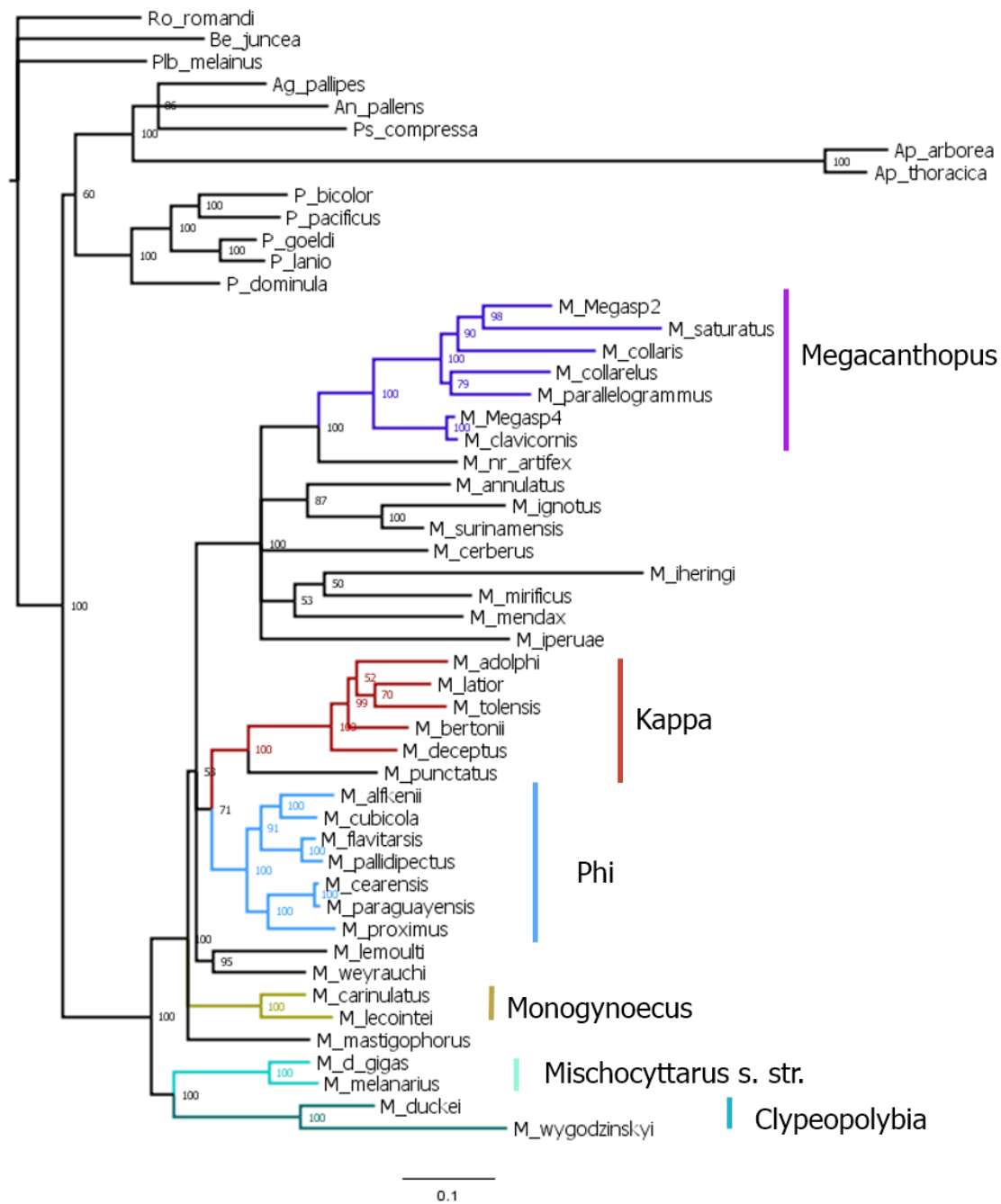


Figura 15: Resultado da Inferência Bayesiana, com dados combinados (morfológico + molecular), de *Mischoctytarus* e grupo externo (54 espécies) obtidos no Mr.Bayes. Números próximos aos nós correspondem ao valor de Probabilidade Posterior.

Análise filogenética com dados combinados (morfológico + molecular) com 104 espécies terminais

A análise de parcimônia com 104 espécies terminais e pesagem igual de caracteres resultou em 81 árvores mais parcimoniosas de 6433 passos (Figura 7). O consenso estrito gerou uma árvore cujas relações não estão bem resolvidas e com muitas politomias. No entanto, apesar da pouca resolução, é possível resgatar alguns clados, como subgêneros e grupos de espécies. Já a Inferência Bayesiana gerou uma árvore um pouco melhor resolvida, embora também com muitas politomias (Figura 8).

As duas árvores geradas sustentam o gênero *Mischocyttarus* como monofilético, e a topologia do grupo externo apresenta a tribo Epiponini como grupo irmão de Polistini + *Mischocyttarini*. Quanto as relações internas do gênero, foram recuperados seis subgêneros pelo critério de Parcimônia (*Cerberus*, *Clypeopolybia*, *Megacanthopus*, *Mischocyttarus s. str.*, *Monogynoecus* e *Scytokeraia*) e oito com a Inferência Bayesiana (*Cerberus*, *Clypeopolybia*, *Kappa*, *Megacanthopus*, *Mischocyttarus s. str.*, *Monogynoecus*, *Phi* e *Scytokeraia*).

As duas análises recuperam a dicotomia basal da árvore, mantendo (*Mischocyttarus s. str.* + *Clypeopolybia*) como grupo irmão do clado maior com os demais subgênero e grupos de espécies. Na árvore recuperada por Parcimônia, o seguinte clado mais próximo da base da árvore é representado pelo subgênero *Monogynoecus*, sendo este grupo-irmão de uma grande politomia. Porém, na hipótese gerada pela Inferência Bayesiana, é representado pelo subgênero *Scytokeraia*, estando esse como grupo irmão do clado (*Monogynoecus* + (*Phi* - *Megacanthopus*)).

Em nenhuma das duas hipóteses apresentadas é corroborada a monofilia dos subgêneros *Artifex*, *Haplometrobis* e *Omega*. No entanto, na árvore gerada pela IB, o grupo de espécies de *M. (Omega) punctatus* aparece como grupo irmão de *Kappa*, enquanto que as outras espécies pertencentes a este subgênero formam um clado na politomia maior da árvore, assim como os grupos de espécies de *M. heliconius*, *M. iheringi* e outras espécies dos subgêneros *Artifex* e *Haplometrobis*.

Também na hipótese gerada pela Inferência Bayesiana, a espécie *M. (Haplometrobis) weyrauchii* aparece como irmã de (*M. (Artifex) lemouti* + *M. (Artifex) sp.*). Enquanto que, na árvore gerada com Parcimônia, as duas espécies aparecem da seguinte forma: ((*M. lemouti* + *M. (Artifex) sp.*) + (*M. (Haplometrobis) cooperi* + (*M. (Haplometrobis) weyrauchii* + *M.*

(*Haplometrobium ornatus*). Em ambos os casos, *M. weyrauchi* é alocado próximo de espécies que compõem parte do subgênero *Artifex*.

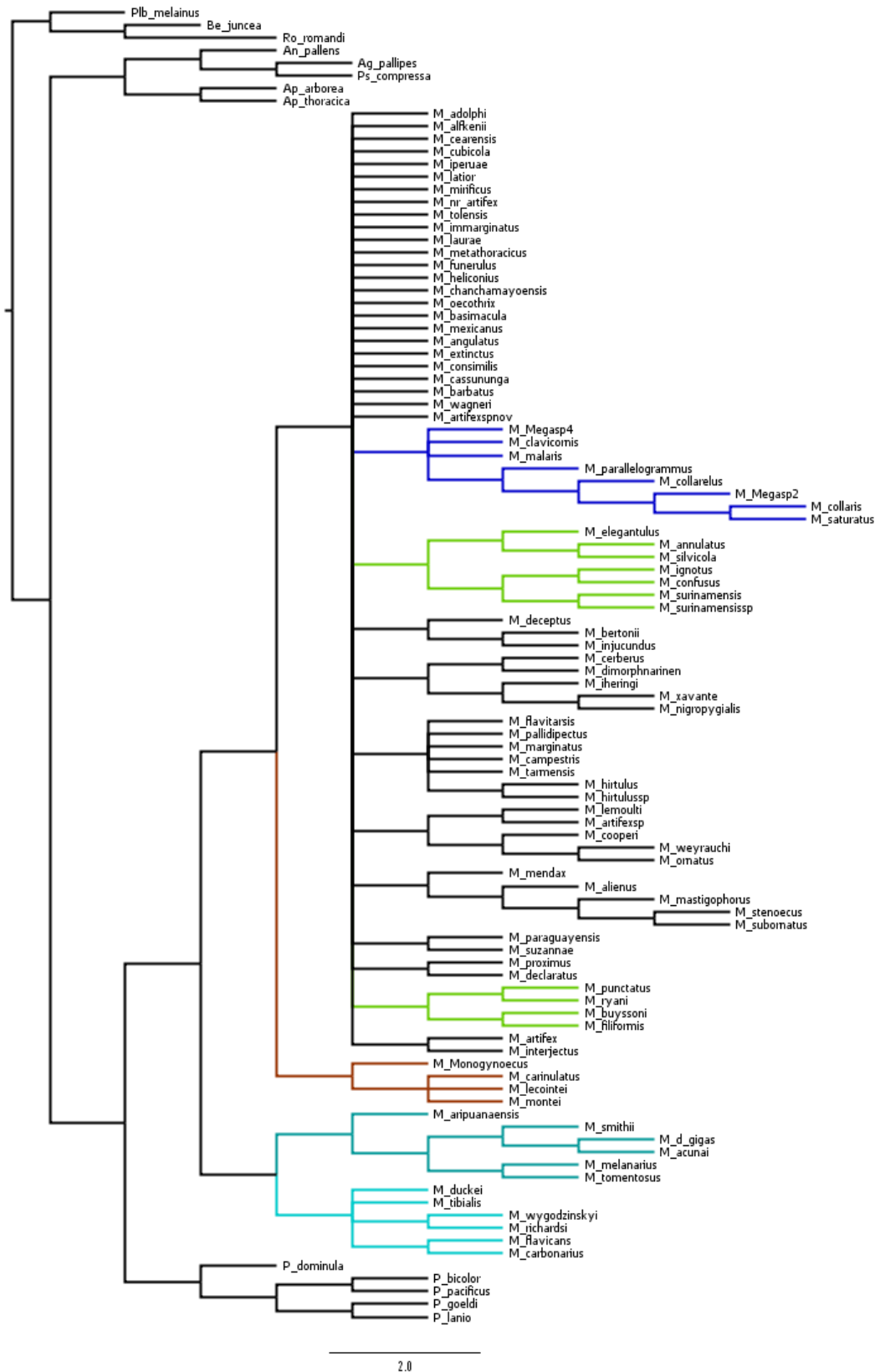


Figura 16: Resultado da Análise de Parcimônia (consenso estrito de 81 árvores mais parcimoniosas) com dados combinados (morfológico + molecular), de *Mischoctytarus* e grupo externo (104 espécies) obtidos no TNT.

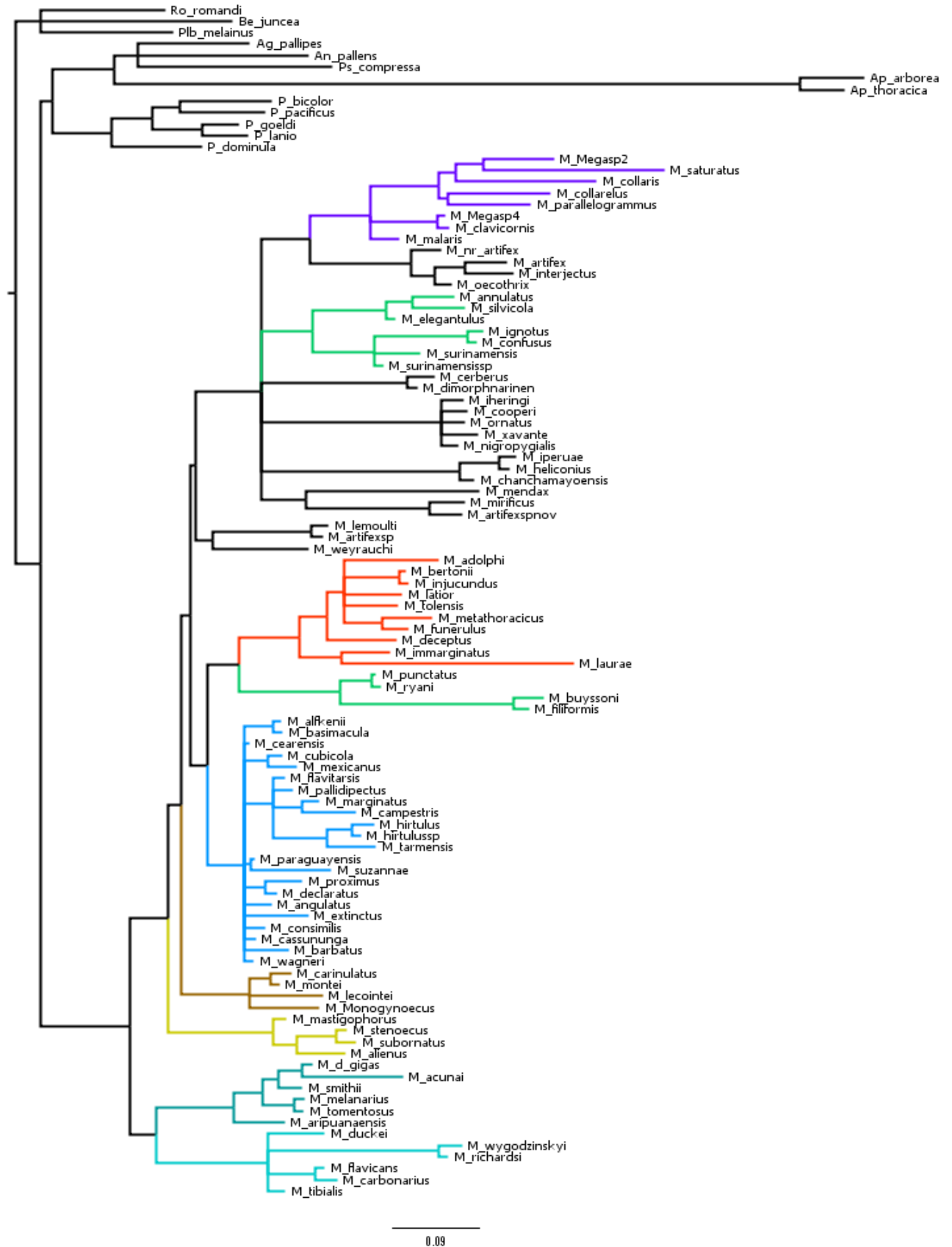


Figura 17: Resultado da Inferência Bayesiana, com dados combinados (morfológico + molecular), de *Mischoctytarus* e grupo externo (104 espécies) obtidos no Mr.Bayes.

DISCUSSÃO

Segundo as topologias encontradas utilizando apenas dados moleculares, *Mischocyttarus* é grupo irmão do clado formado por Polistini e Epiponini, corroborando a hipótese resultante da análise com dados combinados de Pickett & Carpenter (2010). No entanto, quando acrescentamos dados morfológicos à análise, tanto a topologia resultante da parcimônia quanto da Inferência Bayesiana, indicaram que *Mischocyttarus* é grupo irmão do gênero Polistes, destoando das análises mais recente (Pickett & Carpenter, 2010, Piekarski, 2018) e também das mais antigas que colocam Polistini como a tribo mais basal e grupo irmão de (Mischocyttarini + Ropalidini + Epiponini), sendo que estas foram feitas utilizando apenas dados morfológicos (Carpenter, 1991; Wenzel, 1993; Wenzel & Carpenter, 1994; Arévalo *et al.*, 2004; Noll *et al.*, 2004). Porém, essa inconsistência na topologia do grupo externo não é surpreendente, uma vez que a maior parte dos caracteres é voltada para a resolução entre os subgêneros de *Mischocyttarus*. Um conjunto de caracteres cobrindo a variação morfológica a nível de tribo seria necessário para melhor precisão da topologia dos táxons do grupo externo.

Dos nove subgêneros representados por mais de uma espécie, quatro deles tiveram a monofilia recuperada por todas as análises: *Clypeopolybia*, *Mischocyttarus s. str.*, *Megacanthopus* e *Monogynoecus*. Uma única análise não resgatou a monofilia do subgênero *Kappa*, a que foi utilizado o critério de parcimônia com 104 terminais. Também apenas a análise de parcimônia com dados moleculares não resgatou a monofilia do subgênero *Phi*.

Os subgêneros *Artifex*, *Omega* e *Haplometrobius* não tiveram sua monofilia corroborada em nenhuma das hipóteses geradas. No entanto, parte do subgênero *Omega* (sensu Silveira) foi resgatada (*M. surinamensis*, *M. ignotus* e *M. annulatus*), enquanto que, a espécie *M. punctatus*, esteve, em quase todas as árvores, como espécie irmã do subgênero *Kappa*. Diferente do trabalho de Silveira (2008) que resgatou a monofilia desse subgênero em todas as análises realizadas, sustentadas por uma série de caracteres (8, 54, 46, 52, 6, 41).

As árvores geradas por todas as análises, possuem uma dicotomia basal, e a maioria coloca o clado formado pelos subgêneros *Mischocyttarus s. str.* e *Clypeopolybia* como grupo irmão do clado maior, com as demais espécies. As topologias recuperadas aqui, tanto com dados moleculares como com dados combinados, são semelhantes, em alguns aspectos, com aquelas topologias encontradas por Silveira (2008) utilizando apenas dados morfológicos. Porém, são muito diferentes da topologia encontrada por Pickett e Carpenter (2010) também utilizando dados combinados. Esta última hipótese também possui uma dicotomia basal, no entanto, um

ramo é formado pelo subgênero *Mischocyttarus s. str.* como grupo irmão de *Scytokeraia* + parte de *Phi*. No outro ramo basal da árvore estão as demais espécies representadas no trabalho, as quais recuperam três subgêneros como monofiléticos dos quatro que são representados por mais de uma espécie (*Kappa*, *Mischocyttarus s. str.* e *Monogynoecus*), tendo a outra parte de *Phi* como grupo irmão de *Monogynoecus* (Picket e Carpenter, 2010).

Os subgêneros *Kappa* e *Phi* apareceram como grupos irmãos na maioria das árvores resultantes no trabalho de Silveira (2008). No presente trabalho, essa configuração apareceu em uma árvore, a qual foi resultante da Inferência Bayesiana com dados combinados.

A relação entre as espécies *M. (Artifex) lemolti* e *M. (Haplometrobius) weyrauchi* ocorreu em quase todas as árvores geradas. Esse dado é congruente com a hipótese de Picket e Carpenter (2010) que também agrupou essas duas espécies. Apesar da frequência dessas espécies como irmãs, o suporte delas juntas foi muito baixo em todas as árvores, indicando que essa relação pode sofrer alterações de acordo com o tratamento ou inclusão de mais táxons na matriz de dados.

Com relação às espécies *M. iperuae* e *M. mendax*, consideradas *incertae sedis* na hipótese filogenética de Silveira (2008), não houve um consenso sobre a posição destas nas árvores geradas aqui. Porém, em nenhuma das topologias, *M. iperuae* agrupou com o subgênero *Clypeopolybia*, corroborando a hipótese de Silveira (2008) de que *M. iperuae*, juntamente com as outras espécies de *M. heliconius* (*M. chamchamayoensis*, *M. heliconius*) não fazem parte daquele subgênero como era classificado no trabalho de Richards (1978). Já a espécie *M. mendax* teve relacionamentos relativamente inconstantes nas árvores, tendo aparecido duas vezes como espécie irmã de *M. (Artifex) mirificus* e outras três vezes como espécie irmã de (*M. (Artifex) mirificus* + *M. (Haplometrobius) iheringi*), sendo todas essas relações com baixo suporte.

Richards (1978) considerou como *Haplometrobius*, os subgêneros que hoje compõem *Artifex*, *Cerberus*, parte de *Omega*, *M. mendax* e *Haplometrobius*. No entanto, mesmo que se considere a classificação de Richards (1978), para que o clado que contem estas espécies fosse monofilético, faltaria incluir as espécies *M. lemouti* e *M. weyrauchi*, além de ter de incluir o subgênero *Megacanthopus*.

Todas as árvores geradas neste estudo corroboraram a monofilia do subgênero *Megacanthopus*, assim como a proximidade deste clado com certas espécies do subgênero

Artifex. Visto que, em todas as análises, a espécie *M. nr. artifex*, esteve como grupo irmão de *Megacanthopus*.

As hipóteses geradas utilizando apenas dados moleculares ou dados combinados geraram topologias muito semelhantes da relação entre as espécies do subgênero *Megacanthopus*. Todas elas possuem uma dicotomia na base do clado, onde em um ramo tem-se como espécies-irmãs *M. clavicornis* e *M. (Megacanthopus) sp.4*, e no outro clado, as demais espécies do subgênero.

O clado maior apresentou algumas diferenças entre os resultados provenientes de análises utilizando diferentes métodos. Nas árvores resultantes das análises de Parcimônia, todas mostram *M. parallelogrammus* com posição mais basal no subgênero, como espécie irmã do clado (*M. collarellus* + (*M. sp.2* + (*M. collaris* + *M. saturatus*))). Já nas outras análises, *M. parallelogrammus* é irmã de *M. collarellus*, sendo as duas irmãs do clado (*M. collaris* + (*M. saturatus* + *M. sp.2*))).

Todas estas espécies têm aparência e comportamento muito semelhantes, com ninhos característicos para o subgênero, exceto as espécies *M. parallelogrammus* e *M. sp.4* que possuem ninhos com mais de 6 fileiras de células e com formato semelhante a um losango. Porém, este comportamento aparentemente surgiu independentemente nas duas espécies.

A relação próxima entre as espécies *M. saturatus* e *M. sp.2* não é surpreendente, visto que essas duas espécies são morfologicamente muito parecidas. Ao contrário de *M. collarellus* e *M. parallelogrammus* que são muito distintas tanto morfologicamente quanto em relação a construção do ninho, sendo que *M. collarellus* constrói o favo com duas fileiras de células e duas paredes retas e paralelas.

Observando as hipóteses geradas para as espécies deste subgênero, conclui-se que o grupo é monofilético, e os caracteres utilizados por Richards (1978) e corroborados na hipótese de filogenia de Silveira (2008), para inclusão das espécies em *Megacanthopus* são consistentes. Exceto o formato do favo, o qual é compartilhado também por algumas espécies do subgênero *Artifex*, o formato da carena pronotal e a presença do dente na lateral da lamente pronotal são compartilhados apenas pelas espécies de *Megacanthopus*.

As análises feitas apenas com dados moleculares geraram árvores que foram consideradas pouco diferentes daquelas originadas a partir de dados combinados. Com a inclusão de dados morfológicos, tanto no critério de Máxima Parcimônia quanto na Inferência Bayesiana, o conjunto de dados combinados produziu análises com clados melhor suportados.

Isso significa que os dados morfológicos podem ter fornecido sinal filogenético que melhorou a estabilidade dos resultados.

As topologias encontradas se assemelham às aquelas encontradas por Silveira (2008), e, em algum grau, à topologia recuperada por Picket e Carpenter (2010). Além disso, a monofilia da maioria dos subgêneros mostra que os dados morfológicos representam bem os limites de alguns clados a nível de subgênero. Porém, ajudaram pouco com relação ao nível de espécies e grupos de espécies, deixando algumas inconsistências na posição de várias espécies, especialmente naquelas dos subgêneros *Haplometrobium*, *Artifex Omega*. No entanto, essas inconsistências talvez possam ser superadas com a inclusão de mais terminais.

REVISÃO TAXONÔMICA DO SUBGÊNERO *MEGACANTHOPUS*

As espécies pertencentes ao subgênero *Megacanthopus* diferenciam-se principalmente pela coloração. Poucos caracteres de estrutura foram encontrados para diferenciá-las, sendo mais evidente o formato da lamela pronotal. Outras diferenças acentuadas entre as espécies são na antena do macho e na arquitetura do ninho, no entanto, esses itens são mais difíceis de encontrar. As características de integumento e pilosidade, as quais se repetem para a maior parte das espécies, são apresentadas neste tópico.

Superfície e integumento. Pontuações finas e muito próximas. Mandíbulas brilhantes, com pontuações quase imperceptíveis algumas pontuações médias espaçadas. Clípeo com micropontuações muito unidas, terço ventral com numerosas pontuações maiores. Cabeça com pontuações finas e muito próximas. Mesonoto com pontuações médias, próximas e abundantes; Pronoto, mesopleura e propódeo com micropontuações com aparência granulada.

Pilosidade. Olhos sem pilosidade. Cabeça e tórax com pubescência branca, curta e moderadamente densa; mandíbulas e clípeo com cerdas avermelhadas espalhadas e mais abundantes no terço ventral do clípeo; pernas e abdome com pubescência amarelada, densa e decumbente, pecíolo com pubescência clara abundante e evidente nas laterais e abaixo; esternitos com pubescência curta e ereta, esternito 5 com densa e evidente pubescência longa, ereta e curvada na extremidade.

Mischocyttarus belemensis Cooper, 1997

Fig. 9

Mischocyttarus Belemensis Cooper, 1997: 221. Parátipo fêmea, Brasil, Pará, Belém, 5.vi.1981 (M. Cooper), (IFML) [examinados por fotografia].

Diagnose. Cabeça, mesosoma e metasoma quase inteiramente castanho. Quase sem marcas marrom escuro ou preta. Marca na mesopleura muito sutil, marrom um pouco mais escuro do que o resto do tegumento.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 10 - 11mm. Cabeça, em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clípeo tão largo quanto alto (ACL/LCL: 1,0), com ápice truncado; espaço malar estreito (LEM/LSA: 0,40 - 0,45); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais

próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clípeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,40); sem carena occipital. Lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fôvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradualmente na lateral, direcionada à margem anterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quando largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto, (CP/CMP: 0,8), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,43); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,1).

Cor. Castanho. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa na região dianteira do pronoto, quase do tamanho da carena; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” mesepisterno; faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal, marrom. Antenas; linha na margem posterior da mesopleura, do sulco mesepisternal até próximo à coxa média; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiros; tíbias médias e posteriores quase inteiras; tarsomeros das pernas dianteiras, médias e posteriores; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais amarelos com limites difusos), ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Não observado.

Ninho. Não observado.

Distribuição geográfica. Brasil (PA).

Material examinado. BRAZIL: Pará, Belém, PARÁTIPO fêmea, 5.vi.1981 (M. Cooper), (IFML) [examinados por fotografia].

Comentários. Esta espécie é muito semelhante a *M. collarelus*, sendo o único aspecto que a diferencia é a coloração quase inteiramente ferruginosa. Cooper (1997) a descreve como tendo os olhos relativamente menores que as outras espécies, no entanto, esse estado não foi observado na fotografia do tipo. Não há descrição do ninho no trabalho de Cooper e não foi encontrada nenhuma colônia nas coletas recentes.

***Mischocyttarus clavicornis* Cooper, 1997**

Figs. 10, 31, 42, 44, 45.

Mischocyttarus clavicornis Cooper, 1997: 221. Holótipo macho, Equador, Morona-Santiago, 5.vi.1981 note 15 (M. Cooper), (MNH) [examinado por fotografia].

Diagnose. Gaster quase inteiramente preto, listra na margem posterior da mesopleura preta e bastante acentuada.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 10 - 11,5mm. Cabeça, em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clipeo tão largo quanto alto (ACL/LCL: 1,0), com ápice truncado; espaço malar estreito (LEM/LSA: 0,40 - 0,45); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clipeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,40); sem carena occipital. Região anterior do pronoto levantada e fortemente refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 42a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fovea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo abruptamente na lateral, direcionada à margem anterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto, (CP/CMP: 0,8), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,43); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,1).

Cor. Amarelo. Região superior da antena; extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa na região dianteira do pronoto, quase do tamanho da carena; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” mesepisterno; listra na margem posterior da mesopleura; faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal; marca em forma de triângulo na margem posterior do propódeo; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiro; metasoma (exceto parte dos escleritos 1 a 3), preto. Região inferior das antenas; parte superior das tíbias médias e posteriores; parte superior dos tarsomeros das pernas dianteiras, médias e posteriores, ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e bastante dilatado lateralmente (largura do ápice menor que duas vezes a largura da base do segmento). Ápice do segmento 13 assimétrico, sendo maior de um lado e com margem arredondada. Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão. Preso ao substrato por um pedúnculo curto (0,5 mm) e excêntrico. Favo horizontal com duas fileiras de células. Parede reta, com contorno arredondado das células um pouco acentuado. O favo pode fazer curvas e até ramificar as linhas de células. Células com 3 mm de largura e até 1,2 cm de profundidade e o favo inteiro pode chegar a 8 cm. Cor marrom muito escuro e superfície do ninho brilhosa com uma cobertura lustrosa.

Distribuição geográfica. Brasil (AP), Equador (Morona-Santiago).

Material examinado. Brasil, **Amapá**, Ferreira Gomes, Flona do Amapá, 08.IX.2016, Felizardo, 5 fêmeas, 3 machos 3ninhos (MPEG), Equador, **Morona-Santiago**, HOLÓTIPO 1 macho, 5.vi.1981 note 15 (M. Cooper), (MNH) [examinado por fotografia], PARÁTIPO 1 fêmea, 5.vi.1981 (M. Cooper), (MNH) [examinado por fotografia].

***Mischocyttarus collaris* (Ducke, 1904)**

Figs.11, 24, 30, 38, 42, 46, 47.

Megacanthopus collaris Ducke, 1904: 361. Lectótipo fêmea, Brasil, Oiapoque (MZSP), designado por Richards (1978). [examinado].

Mischocyttarus collaris: Richards, 1945: 416, figs 78-80.

Mischocyttarus collaris: Zikán, 1949: 76, figs 37, 38, 178, 304.

Mischocyttarus collaris: Cooper, 1997: 218, 219, 222, Fig. 13.

Diagnose. Carena pronotal terminando abruptamente. Coloração amarela com marcas marrom escuro a preto. Pode haver indivíduos com a carena pronotal terminando gradualmente e metasoma quase todo preto, sem bandas amarelas nas margens dos tergitos.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 11,5mm. Cabeça, em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1-1,04); clipeo tão largo quanto alto (ACL/LCL: 1,0), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, largo (LEM/LSA: 0,43-0,58); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clipeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,44); sem carena occipital. Região anterior do pronoto levantada e fortemente refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fóvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo abruptamente na lateral, direcionada à margem posterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto, (CP/CMP: 0,8), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,43); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,2).

Cor. Amarelo. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa na região

dianteira do pronoto, quase do tamanho da carena; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” mesepisterno; faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal, preto. Antenas; linha na margem posterior da mesopleura, do sulco mesepisternal até próximo à coxa média; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiros; tíbias médias e posteriores quase inteiras; tarsômeros das pernas dianteiras, médias e posteriores; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais amarelos com limites difusos), ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Varição. Existem basicamente duas combinações de caracteres em *M. collaris*. A primeira, cuja forma está atrelada ao tipo, possui o dente da lamela pronotal menor (comprimento do dente igual à largura deste na sua base), carena pronotal alta e terminando abruptamente e marca na mesopleura em forma de “Y”. A segunda forma possui o dente da lamela pronotal semelhante ao de outras espécies (comprimento visivelmente maior que a largura), carena pronotal terminando gradualmente e marca na mesopleura semelhante a letra “F” inclinada para a esquerda.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e pouco dilatado lateralmente (largura do ápice menor que duas vezes a largura da base do segmento). Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão, preso ao substrato por um pedúnculo curto (0,5 mm) e excêntrico. Favo horizontal com duas a três fileiras de células. Parede traseira reta e paredes laterais muito sinuosas, contorno arredondado das células bastante acentuado. Células com 3 mm de largura e até 6 mm de profundidade. Superfície do ninho brilhosa com uma cobertura lustrosa.

Distribuição geográfica. Norte da Argentina, Brasil (AM, AP, PA), Equador (Napo), Colômbia (Vaupés).

Material examinado. BRAZIL: Amapá, Oiapoque, 17,097, Richards, 1 fêmea (MZSP) LECÓTIPO, Ferreira Gomes, FLONA do Amapá, 27.IV.2016, S. P. Felizardo, 4 fêmeas, 1 macho e 1 ninho (MPEG); Amazonas, Manaus, 04.VIII.1924, Flores, 1 fêmea (Museu

Nacional), III.1959, Elias e Roppa, 1 fêmea (Museu Nacional), Rio Negro, 14.VII.1927, J. F. Zikán, 1 fêmea (FioCruz), **Pará**, Belém, 26.XI.64, 1 fêmea (MZSP), Campus MPEG, 27.I.2017, S. P. Felizardo, 1 fêmea e 1ninho.

Comentários. Esta espécie, em geral, possui a carena pronotal semelhante a *M. parallelogrammus* (alta e terminando abruptamente). No entanto, pode haver variação na forma da carena pronotal, no tamanho do dente na lamela pronotal, na forma da marca na mesopleura e coloração do metassoma. Pode ser facilmente confundida com *M. collarellus*, porém são claramente espécies distintas pela arquitetura do ninho, e *M. collarellus* possui frequentemente as faixas lateral e sub-lateral do propódeo, interrompidas.

***Mischocyttarus collarellus* Richards 1940**

Fig. 12, 48, 49.

Mischocyttarus collarellus Richards, 1940: 177. Holótipo fêmea, Guiana (MNH).

Mischocyttarus collarellus: Richards, 1945: 421, figs. 76, 77, 81.

Mischocyttarus collarellus: Zikán, 1949: 78, Figs. 41, 179.

Mischocyttarus collarellus: Cooper, 1997: 218, 219, 223, Fig. 13.

Diagnose. Cor amarela com maior parte das marcas marrons, poucas partes pretas. Lamela pronotal terminando gradualmente. Linhas lateral e sub-lateral do propódeo interrompidas.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 12,5mm. Cabeça, em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clípeo tão largo quanto alto (ACL/LCL: 1,0), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, largo (LEM/LSA: 0,3); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clípeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,44); sem carena occipital. Região anterior do pronoto levantada e fortemente refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fóvea pronotal; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradualmente na lateral, direcionada à margem

posterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula propodeal com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto, (CP/CMP: 0,8), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,40); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,3).

Cor. Amarelo. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa no terço central da região dianteira do pronoto; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” mesepisterno; faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal, preto. Antenas; linha na margem posterior da mesopleura, do sulco mesepisternal até próximo à coxa média; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo, interrompida; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo, interrompida; linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiros; tíbias médias e posteriores quase inteiras; tarsomeros das pernas dianteiras, médias e posteriores; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais amarelos com limites difusos), ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e pouco dilatado lateralmente (largura do ápice menor que duas vezes a largura da base do segmento). Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão, preso ao substrato por um pedúnculo curto (0,5 mm) e excêntrico. Favo horizontal com duas fileiras de células. Paredes do favo retas e sinuosas, contorno arredondado das células acentuado. Células com 3 mm de largura e até 6 mm de profundidade. Superfície do ninho brilhosa com uma cobertura lustrosa.

Comentários. Os indivíduos são confundidos com *M. collaris* ou *M. saturatus*. No entanto, difere da primeira pela carena pronotal terminando gradualmente e, da segunda, difere pela coloração mais forte e com mais traços pretos de *M. saturatus*. Os ninhos das três espécies são

bem diferentes, sendo o de *M. collaris* com as células dispostas de forma semelhante a um cacho de uvas; de *M. saturatus*, tem paredes retas e lisas. Já o ninho de *M. collarellus* tem as paredes retas, mas o contorno das células é evidente.

Distribuição geográfica. Brasil (AM, AP, PA), Colômbia (Valle), Guiana, Guiana Francesa, Panamá, Suriname e Trinidad.

Material examinado. BRASIL: **Pará**, Ananindeua, PAB Ant. Danúbio, 01.VIII.2013, Cruz, A. V, Ramos, R. 1 fêmea (MPEG), Belém, Parque MPEG, 12.IX.1977, P. Waldir, 1 fêmea (MPEG), Utinga, 05.VII.2017, 1 fêmea, 1ninho (MPEG), Curuçá, Souza, S. e equipe, 1 fêmea (MPEG), Melgaço, Caxiuanã, Ig. Curuá, 30.I.2006, S. S. Silva, 1 fêmea (MPEG), 28.I.2006, S. S. Silva, 1 fêmea (MPEG), BRITISH GUIANA: Mazaruni, 27.IX.1937, Richards & Smart, 1 fêmea (USNM), PANAMÁ: Trinidad Rio, 16.II.1912, A. Busck, 1 fêmea (FioCruz).

***Mischocyttarus inexpectatus* Cooper, 1997**

Figs. 13, 43, 50.

Mischocyttarus inexpectatus Cooper, 1997: 220. Holótipo macho. Colômbia: Nariño, Barbacoas, 2-6.v.1976 note 56 (M. Cooper), (MNH). [examinado por fotografia]

Diagnose. Lamela pronotal pouco refletida e não terminando em um dente.

Cor. Amarelo. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa na região dianteira do pronoto, maior que a carena; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” no mesepisterno; faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal, preto. Antenas; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo, interrompida; linha nas coxas médias e posteriores; marca pequena nos fêmures médios e traseiros; tíbias médias e posteriores quase inteiras; tarsômeros das pernas dianteiras, médias e posteriores; metasoma (exceto margem

posterior dos segmentos metasomais e esterinitos, amarelos), ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Ninho. Ninho de cartão com favo vertical. Pedúnculo curto e excêntrico. Favo com uma fileira de célula, com paredes bastante sinuosas, evidenciando as margens das células, tanto em vista lateral, quanto em vista frontal. Em vista lateral, é arqueado, com a abertura das células para dentro do arco.

Distribuição geográfica. Colômbia (Nariño, Barbacoas).

Material examinado. Colômbia, Nariño, Barbacoas, 2-6.v.1976 PARÁTIPO 1 fêmea. note 56 (M. Cooper), (MNH). [examinado por fotografia].

Comentários. Espécie identificada pela lamela pronotal pouco refletida e sem o dente no final. As marcas pelo corpo são pretas e bem acentuadas. Não foi observado nenhum outro exemplar desta espécie, além da fotografia do parátipo fêmea. A série tipo de Cooper (1997) possui duas fêmeas e um macho, proveniente da mesma colônia.

Mischocyttarus malaris Richards, 1978

Figs. 14, 33, 40, 51, 65.

Mischocyttarus malaris Richards, 1978: 388. Parátipos macho fêmea, Guiana Francesa: Oiapoque (IFML) [examinados por fotografia].

Mischocyttarus malaris: Cooper, 1997: 217, 222.

Diagnose. Espaço malar relativamente largo; lamela pronotal com invaginação no centro. Ninho sem pedúnculo, preso diretamente a um espinho.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 12,5 mm. Cabeça, em vista frontal, tão larga quanto alta (Al/LC: 1,0); clipeo mais alto que largo (ACL/LCL: 1,1), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, largo (LEM/LSA: 0,50-0,58); lateral do clipeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,44); sem carena occipital. Região anterior do pronoto com uma lamela levantada e muito refletida, com uma

invaginação da borda no centro (Fig. 32a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fóvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente para a lateral, em direção à margem anterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra interna do tarso posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula propodeal com borda lamelar superior estreita, com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente comprido, (CP/CMP: 0,84), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,35); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,3).

Cor. Amarelo. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando com uma aba triangular logo acima deste; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa na região dianteira do pronoto, quase do tamanho da carena; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; região subalar; marca no mesepisterno; faixa central do propódeo; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; quilha central do orifício propodeal, preto. Região dorsal do escapo e antenômeros de 1 a 12; linha nas coxas médias e posteriores; linhas fêmures médios e traseiros; tíbias médias e posteriores quase inteiras; tarsômeros das pernas médias e posteriores; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais amarelos), ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 pontiagudo (não achatado e não dilatado lateralmente). Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninhos de cartão com favo vertical. Pedúnculo ausente; favo preso diretamente à ponta de um espinho de palmeira. Favo circular e simétrico, em vista frontal. Em vista lateral, é triangular, podendo ter o ápice centralizado ou não, com a superfície sinuosa. Células com largura de 3 a 4 mm. O casulo da pupa é coberto por pequenos cascalhos de vegetais. Coloração marrom escuro uniforme.

Distribuição geográfica. Brasil (PA), Guiana Francesa (Caiena), Peru (Loreto, Cerro Azul).

Material examinado. Brasil, Pará, Aveiro, Cataueré - Rio Mamuru - Área 3, 26.IX.2009, Silveira, O. T., 3 fêmeas, (MPEG); Área 1, 02.X.2009, Silveira, O. T., 2 fêmeas, (MPEG); S. F. Xingu, Rio Pardo, 27.IV.2012, S. S. Silva, 1 fêmea, 1 ninho, (MPEG); Melgaço, FLONA Caxiuanã ECFPn, 06.VIII.2000, C. K. Starr, 2 fêmeas, 1 ninho, Nest series number 2297 (MPEG); FLONA Caxiuanã PPBio, 29.VII.2006, S. S. Silva, J. Dias, 2 fêmeas, Ninho, Trilha A5/Dist:510/N°09/Alt: 2,0m/13:23 h (MPEG); 28.III.2006, S. S. Silva, J. Dias, 2 fêmeas, 1 Ninho, Trilha B2/Dist:110/N°3/Alt: 0,80m (MPEG); 20.III.2006, S. S. Silva, J. Dias, 3 fêmeas, 1 ninho; CH N°1/5m/Alt. 1,50/10:08h (MPEG); 25.III.2026, S. S. Silva, J. Dias, 6 fêmeas, 1 ninho, Trilha C2/Dist. 680/N°22/Alt. 0,60m/14:40h (MPEG); Guiana Francesa, **Oiapoque**, 26.ix.69, PARÁTIPOS 1macho 1 fêmea, (IFML) [examinado por fotografia].

Comentários. Esta espécie é facilmente diferenciada das outras pela lamela pronotal com uma invaginação no terço médio da borda e o espaço malar muito largo. Neste trabalho, é apresentada a descrição do ninho desta espécie, o qual era desconhecido, além do novo registro da espécie para o Brasil (PA).

***Mischocyttarus melanopygus* Richards, 1945**

Figs. 15, 34, 52, 53, 65.

Mischocyttarus var. *melanopygus* Richards, 1945: 419. Parátipo fêmea, Peru: Valle Chanchamayo (MZSP) [examinado].

Mischocyttarus melanopygus: Zikán, 1949: 72, figs. 32, 33, 177, 358, 416.

Mischocyttarus melanopygus: Cooper, 1997: 217, 223.

Diagnose. Metasoma todo preto, sem nenhuma marca amarela. Essa coloração, às vezes, atinge o propódeo.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 10,5mm. Cabeça, em vista frontal, um pouco mais larga do que alta (AC/LC: 0,88); clípeo tão largo quanto alto (ACL/LCL: 1,1), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, largo (LEM/LSA: 0,45-0,55); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clípeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,45); sem carena occipital. Região anterior do pronoto levantada e fortemente refletida, sem

invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fóvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradualmente na lateral, direcionada à margem posterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto, (CP/CMP: 0,8), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,43); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,4).

Cor. Amarelo. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa na região dianteira do pronoto, quase do tamanho da carena; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” no mesepisterno; linha na margem posterior da mesopleura, faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; margem posterior do propódeo; linha nas coxas médias; coxas posteriores quase inteiras; linhas nos fêmures médios e traseiros; metasoma inteiro, preto ou marrom muito escuro. Antenas; faixa na região superior das tíbias médias e posteriores; tarsômeros 3 a 5 das pernas dianteiras, médias e posteriores, ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e pouco dilatado lateralmente (largura do ápice menor que duas vezes a largura da base do segmento). Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão, preso ao substrato por um pedúnculo curto (0,3 mm), grosso e excêntrico. Favo vertical, começando com uma célula e alargando uma célula a cada fila até atingir seis células, depois diminuindo uma célula a cada fileira, da mesma maneira, ao final tomando a forma de um paralelogramo. Paredes retas e lisas. Coloração parda e amarelada, com aspecto estratificado intercalando as duas cores.

Distribuição geográfica. Bolívia (La Paz, Guanay), Brasil (AP), Colômbia (Amazonas, Caqueta, Leticia), Equador (Napó, Morona-Santiago, Sucua), Peru (Junín).

Material examinado. Brasil, Amapá, Serra do Navio, Min. P. B. do Arapari, 28.VIII.2003, Madson, 1 fêmea (MPEG), 01.IX.2003, J. Madson, 1 fêmea (MPEG); Peru, Chanchamayo, Valle Chanchamayo 800m, 01.VIII.1939, Weyrauch, 1 fêmea (Museu Nacional), 01.IV.1939, Weyrauch, 1 macho 2 fêmeas (FioCruz), 01.III.1939, Weyrauch, F. Zikán, 2 fêmeas (FioCruz), 1.IV.1939, Weyrauch col, J. F. Zikán, PARÁTIPO 1 fêmea (MZSP), Junín, Satipo 600m, 01.VIII.1940, Weyrauch, J. F. Zikán, 2 fêmeas (FioCruz).

***Mischocyttarus parallelogrammus* Zikan 1935**

Figs. 16, 35, 54, 55, 65.

Mischocyttarus parallelogrammus Zikán, 1935: 172, figs. 33, 35, 72. Lectótipo fêmea, Brasil: Itatiaia (MZSP). [examinado]

Mischocyttarus collaris var. *parallelogrammus*: Richards, 1945: 415.

Mischocyttarus parallelogrammus Zikán, 1949: 73, figs. 286, 341, 342, 359, 415.

Mischocyttarus parallelogrammoides Zikán, 1949: 236. Lectótipo fêmea. Brasil: Itatiaia (Inst. O. Cruz) [examinado]

Mischocyttarus parallelogrammus: Richards, 1978: 383, 384, 386.

Mischocyttarus parallelogrammus: Cooper, 1997: 217, 218, fig. 7.

Diagnose. Quase toda extensão do corpo marrom muito escuro a preto. Quando amarelo, marca na mesopleura em forma de “H” e clípeo manchado de preto.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 9,8 – 12,2mm. Cabeça, em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clípeo tão largo quanto alto (ACL/LCL: 1,1), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, largo (LEM/LSA: 0,40-0,55); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clípeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, menos de duas vezes separados dos olhos, (DOP/DOPO: 0,50 – 0,63); sem carena occipital. Região anterior do pronoto levantada e fortemente refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fóvea lateral; carena pronotal bem

desenvolvida, convexa, diminuindo gradualmente na lateral, direcionada à margem anterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal curto, (CP/CMP: 0,76), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,45); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,4).

Cor. Preto. Mandíbulas; margem inferior e laterais do clípeo; margem interna do olho; duas marcas pequenas acima do soquete antenal; área malar; gena; carena pronotal; duas listras no mesoscuto; listra na margem da tégula; marca pequena na lateral superior do escutelo; pequena marca abaixo da região subalar; margem inferior da mesopleura; margem posterior da mesopleura; listra nas coxas dianteiras, médias e posteriores; listra nos fêmures dianteiros, médios e traseiros; tíbia dianteira quase inteira; listra dorsal nas tíbias médias e posteriores; tarsomeros dianteiros; margem posterior dos segmentos metasomais, amarelo. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e pouco dilatado lateralmente (largura do ápice menor que duas vezes a largura da base do segmento). Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão, igual ao de *M. melanopygus*. Preso ao substrato por um pedúnculo curto (0,3 mm), grosso e excêntrico. Favo vertical, começando com uma célula e alargando uma célula a cada fila até atingir seis células, depois diminuindo uma célula a cada fileira, da mesma maneira, ao final tomando a forma de um paralelogramo. Ao final desta construção, pode haver um recomeço a partir da extremidade inferior. Paredes retas e lisas. Coloração parda e amarelada, com aspecto estratificado intercalando as duas cores.

Distribuição geográfica. Brasil (AP, MG, RJ, SC, SP, PA), Paraguai (Paraguari).

Material examinado. BRASIL, **Minas Gerais**, Bambuí, 14.IX.2013, Jacques, G., 1 macho (MPEG); Inconfidência, 26.VII.2015, Ferreira, J. S., 1 fêmea (MPEG); Juiz de Fora, V.1943, Araujo, 4 fêmeas (Museu Nacional); VII.1942, Araujo, 1 fêmea (Museu Nacional); **Rio de Janeiro**, Itatiaia, 700m, 05.III.1933, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 1 macho, (FioCruz); 27.II.1933, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 4 fêmeas (FioCruz); 15.II.1936, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 1 fêmea (FioCruz),

27.II.1933, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 2 fêmeas (FioCruz); 15.III.1933, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 1 fêmea (FioCruz); 20.II.1936, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 1 fêmea (FioCruz); 4.II.1936, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 1 fêmea (FioCruz); 14.III.1942, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 1 macho (FioCruz); 09.VI.1940, Araujo, , 3 fêmeas, 1 ninho, (Museu Nacional); 27.II.1933, J. F. Zikán, J. F. Zikán, 1 fêmea, 1 ninho, (Museu Nacional); 6.VI.1932, J. F. Zikán, PARÁTIPO 1 fêmea (MZSP); **São Paulo**, Pindamonhangaba, Faz. Nova Gok., 15.I.2015, Locher, G. A., 1 fêmea (Rio Claro); PARAGUAI, Paraguari, P. N. Ybycuí, 18-21.II.1995, B. Garcete, , 4 fêmeas (MPEG); 19.I.1995, B. Garcete, 1 fêmea (MPEG); 20.I.1995, B. Garcete, 2 fêmeas (MPEG); 1-4.V.1996, B. Garcete, 3 fêmeas (MPEG).

Comentário. Esta espécie é peculiar pela coloração escura, diferente das outras espécies deste grupo. O ninho é muito semelhante ao de *M. melanopygus*, em formato de paralelogramo.

***Mischocyttarus saturatus* Zikán, 1949**

Figs. 17, 39, 56, 65.

Mischocyttarus collaris r. *saturatus* Zikán, 1949: 77, figs 39, 40, 287, 305, 343, 360. Lectotipo macho, Peru: Tingo Maria (Inst. O. Cruz). [Examinado].

Mischocyttarus saturatus: Richards, 1978: 383, 384, 387.

Mischocyttarus saturatus: Cooper, 1997: 219, 222, 223.

Diagnose. Carena pronotal terminando gradualmente. Indivíduos com coloração amarelo forte e listras inteiras e bem acentuadas marrom ou ferruginosa no propódeo; metasoma marrom com margem dos tergitos amarela com limite bem acentuada. Ninho vertical, com duas fileiras de células e parede reta e lisa.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 11,87 – 12,12 mm. Cabeça, em vista frontal, quase tão larga quanto alta (AC/LC: 0,95); clípeo tão alto quanto largo (ACL/LCL: 1,0), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, largo (AEM/LSA: 0,64); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clípeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,40); sem carena occipital; região anterior do pronoto com uma lamela levantada e fortemente refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), lamela com três janelas

transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fôvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente na lateral, direcionada à margem posterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quando largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto, (CP/CMP: 0,8), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,43); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,2).

Cor. Amarelo. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa na região dianteira do pronoto, quase do tamanho da carena pronotal; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” no sulco mesepisternal; faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal, preto. Antenas; linha na margem posterior da mesopleura, do sulco mesepisternal até próximo à coxa média, como na figura (Prancha 2 J); faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiros; tíbias médias e posteriores quase inteiras; tarsomeros das pernas dianteiras, médias e posteriores; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais amarelos com limites claros), ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e pouco dilatado lateralmente (largura do ápice menor que duas vezes a largura da base do segmento). Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão com favo vertical. Pedúnculo curto e excêntrico. Favo com duas fileiras de células, com paredes retas e planas. Em vista lateral, é triangular e chega a medir até 11 cm de comprimento. Células com 4 mm de largura e 1,8 cm de profundidade. Casulo da pupa não é coberto por material vegetal. Coloração marrom uniforme e superfície lustrosa e brilhante.

Distribuição geográfica. Bolívia (Beni, Rurrenabaque), Brasil (AM, AP, (PA), Colômbia (Amazonas, La Chorrera, Meta, La Macarena, Putumayo, Mocoa), Equador (Napo), Peru (Huánuco, Junín).

Material examinado. BRASIL, **Pará**, Belém, PEUT, 10.I.2014, Felizardo, 4 fêmeas 2 machos 1Ninho (MPEG), Juruti, Barroso - Percurso 10, 01.VI.2008, Silva & Quaresma, fêmea, MPEG, Juruti, Rod. Km 43 - Percurso 1, 30.X.2007, Silva, S. S. e Equipe, fêmea, (MPEG), Ninho 66, Capiranga - Percurso 1, 29.X.2007, Silva, S. S. e Equipe, fêmea, (MPEG), Ninho 33, Percurso 1, 29.X.2007, Silva, S. S. e Equipe, Ninho, (MPEG); PERU, **Leoncio Prado**, Tingo Maria, Rio Huallagat, 01.IV.1940, Weyrauch col, J. F. Zikán, 1macho 8 fêmeas, (FioCruz), Chanchamayo, Valle Chanchamayo, , 01.III.1939, Weyrauch col, J. F. Zikán, 1 fêmea, (FioCruz).

Comentários. Esta espécie não possui apenas uma característica diagnóstica. A fêmea pode ser confundida com *M. collarelus*, *M. collaris*, exceto que, difere destas pela coloração amarelo e marrom mais forte e limites claros das linhas do propódeo e as mesmas são inteiras. É possível diferenciar mais facilmente pelo ninho, o qual tem a parede com superfície mais plana e lisa.

***Mischocyttarus superus* Richards, 1940**

Figs. 18, 36, 58, 59, 65.

Mischocyttarus superus Richards, 1940: 178. Holótipo fêmea, Guiana (MNH) [examinado por fotografia].

Mischocyttarus superus: Richards, 1978: 383, 384.

Mischocyttarus superus: Cooper, 1997: 219,

Diagnose. Indivíduos pequenos, com cerca de 10 mm de tamanho, amarelo pálido sem marca no mesoepisterno, linhas sub-lateral do propódeo e nas coxas, pretas; antena quase toda preta ou marrom muito escuro. Macho com segmento antenal 13 achatado e muito alargado, sendo um lado da extremidade arredondado e o outro lado com um vértice.

Redescrição. Fêmea. Comprimento da asa de 9,7 – 10,5mm. Cabeça, em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clipeo mais alto do que largo (ACL/LCL: 1,16), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, quase obsoleto (AEM/LSA: 0,30); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clipeo mais da

metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO: 0,38 – 0,43); sem carena occipital; região anterior do pronoto com uma lamela levantada e muito refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fovea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente na lateral, direcionada à margem posterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto (CP/CMP: 0,8), largo, com o ápice mais de duas vezes e meia maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,40); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,0).

Cor. Amarelo pálido. Faixa superior no escapo; antenômeros 3 a 12; extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa no terço central da região dianteira do pronoto; faixa estreita nos lobos postero-dorsais do pronoto; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; faixa central do propódeo; faixa sublateral incompleta no propódeo; pequena mancha na margem posterior do propódeo; quilha central do orifício propodeal; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiros; tarsômeros das pernas médias e posteriores, preto. Região ventral do escapo e segmentos 1 e 2 da antena; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais amarelos com limites claros), ferruginoso a marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea, exceto pelas marcas pretas mais reduzidas. Clípeo com margem arredondada, antena curvada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e muito dilatado lateralmente (largura do ápice maior que duas vezes a largura da base do segmento). Ápice do segmento 13 da antena arredondada de um lado e formando um vértice do outro. Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão. Favo com crescimento em diagonal para baixo (subtriangular), podendo fazer curvas. Pedúnculo curto (2 mm) e excêntrico. Favo com duas fileiras de células,

com paredes retas e sinuosas, evidenciando o contorno das células. Células com 3 mm de largura e cerca de 1,5 de profundidade. Casulo da pupa coberto com material vegetal. Coloração marrom escuro uniforme e superfície lustrosa e brilhante.

Distribuição geográfica. Brasil: (PA), Guiana (Mazaruni).

Material examinado. Brasil, **Pará**, Melgaço, FLONA de Caxiuanã, 03.VIII.2006, S. S. Silva e J. Dias, 4 fêmeas 1ninho, Dist. 510m/n°01 Alt; 2m 09:04h; 05.XI.2006, S. S. Silva e J. Dias, Fêmea, Trilha E-3 Dist. 200m/n°03 Alt. 2.0m/09:04h; 07.VIII.2006, S. S. Silva e J. Dias, Fêmea, Trilha H-4. Dist. 3700m/n°02. Alt. 1,2m; 01.VIII.2006, Ninho, Trilha M-2 n°1 Alt. 2,0m d 510m; Guyana, Mazaruni Settlement, 22.ix.37, Holotype 1 fêmea (MNH) [examinado por fotografia]; Guyana, paratype 1macho Mazaruni Settlement 22.ix.37 (MNH) [examinado por fotografia].

Comentários. Esta espécie era diagnosticada pela pontuação mais separada, “com espaço entre as pontuações com metade do diâmetro da pontuação” (Cooper, 1997), dando a esta espécie, um aspecto mais brilhante. No entanto, outras espécies apresentam esse brilho, e esse padrão de pontuação não foi observado nos exemplares estudados. Novo registro para o Pará.

***Mischocyttarus* sp. n 1**

Figs. 19, 25, 62, 66.

Diagnose. Clípeo mais alto do que largo; fronte de coloração ferruginosa e marca em forma de feijões amarelo pálido acima dos soquetes antenais.

Descrição. Fêmea. Comprimento da asa 10 mm. Cabeça em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clípeo mais alto do que largo (ACL/LCL: 1,15), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, quase obsoleto (AEM/LSA: 0,64); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima do olho do que do soquete antenal; lateral do clípeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,40). Região anterior do pronoto com uma lamela levantada e refletida, com uma invaginação no terço central da borda (Fig. 40a), lamela com três janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fóvea lateral; carena pronotal bem

desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente para a lateral, em direção à margem anterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra interna do tarso posterior com ápice arredondado, não alargado em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, 4/5 do comprimento do dorso, margem da válvula propodeal subaguda. Primeiro segmento metasomal relativamente curto (CP/CMP: 0,73), estreito na base mais do que duas vezes mais largo no ápice (LPB/LPA: 0,43); espiráculo pouco proeminente. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,0).

Cor. Amarelo. Linha bem delimitada acima do escapo antenal; extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal com limites difusos e sem formar uma aba triangular acima dos soquetes; listra fraca ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; faixa na região dianteira do pronoto, quase do tamanho da carena; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras amarelas largas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar, marca em forma de “Y” no; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; quilha central do orifício propodeal; linha nas coxas médias e posteriores, preto. Região ventral das antenas; região frontal da cabeça acima das antenas, exceto duas manchas amarelo pálido em torno dos soquetes; linhas posterior e anterior nos fêmures dianteiros, médios e traseiros, e na tíbia dianteira; tíbias média e posterior, todos os tarsos quase inteiramente; metasoma, ferruginoso. Região dorsal das antenas, marrom escuro. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Desconhecido.

Ninho. Ninho de cartão, sem envelope, preso ao substrato por um pedúnculo curto (0,2 mm) e excêntrico. Favo horizontal com cerca de 5 cm de largura. Apenas uma fileira de células dispostas como em duas escadas direcionadas para lados opostos (Fig. 54), onde a primeira célula é presa ao pedúnculo e as demais são adicionadas um pouco abaixo para cada lado. O exemplar observado possui 14 células, e cada célula tem 3,5 mm de largura e 7mm de profundidade. O ninho é de coloração marrom com algumas manchas mais claras, e superfície lustrosa e brilhante. Casulo da pupa não é coberto por material vegetal.

Comentários. Essa espécie se assemelha à *M. malaris* pela invaginação da carena e da lamela pronotal. No entanto, o ninho desta espécie se diferencia totalmente de todas as outras espécies já descritas de *Megacanthopus*. A coloração pode confundir com a de outras espécies deste mesmo grupo.

Distribuição geográfica. Brasil: Pará, Melgaço, Flona de Caxiuanã.

Material examinado. Brasil, Pará, Melgaço, FLONA Caxiuanã PPBio, 05.XI.2006, S. S. Silva, J. Dias, (MPEG), 7 fêmeas.

***Mischocyttarus* sp. n. 2**

Fig. 20, 26, 60, 61, 66.

Diagnose. Coloração amarelo forte, quase alaranjado, carena pronotal em vista lateral divergindo da margem anterior do pronoto.

Descrição. Fêmea. Comprimento da asa de 11,5 – 13 mm. Cabeça em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clípeo mais alto do que largo (ACL/LCL: 1,2), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, largo (AEM/LSA: 0,64); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima do olho do que do soquete antenal; lateral do clípeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, duas vezes separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,5); sem carena occipital. Região anterior do pronoto com uma lamela levantada e bastante refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), lamela com três janelas grandes transparentes, margem terminando em forma de dente bem acentuado, direcionado para baixo, e sem margem secundária; sem fóvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente para a lateral, em direção à margem posterior do pronoto, divergindo bastante da margem anterior. Garra interna do tarso posterior com ápice arredondado, não alargado em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, 4/5 do comprimento do dorso, margem da válvula propodeal subaguda. Primeiro segmento metasomal relativamente curto (CP/CMP: 0,85), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,43); espiráculo pouco proeminente. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,3).

Cor. Amarelo escuro. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando com uma aba triangular logo acima deste; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa no terço central da região dianteira do pronoto; lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras amarelas largas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-

escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” no mesepisternal; margem posterior da mesopleura próxima às coxas médias; faixa central do propódeo; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo, com uma interrupção no meio; faixa sub-lateral que vai do orifício metapleural superior até a margem posterior do propódeo; quilha central do orifício propodeal, preto. Região ventral das antenas; linha nas coxas médias e posteriores; linhas fêmures médios e traseiros; túbias médias e posteriores quase inteiras; tarsomeros das pernas médias e posteriores inteiros; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais, amarelos), ferruginoso a marrom. Região dorsal das antenas, marrom escuro. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Aspectos gerais de estrutura e coloração semelhantes à fêmea. Clípeo com margem arredondada, antena espiralada no terço distal; segmento antenal 13 achatado e pouco dilatado lateralmente (largura do ápice menor que duas vezes a largura da base do segmento). Clípeo com numerosas cerdas longas e prateadas.

Ninho. Ninho de cartão, preso ao substrato por um pedúnculo curto (0,3 mm) e excêntrico. Favo vertical com 3,8cm de comprimento e 2cm de largura. Paredes retas divergindo a partir do ápice, o qual começa com duas e chega até seis células, diminuindo novamente. Parede um pouco sinuosa, mostrando os limites das células. O favo estudado possui 42 células, e cada célula possui 4mm de largura e 1,2cm de profundidade. Coloração marrom claro com bandas marrom escuro e superfície lustrosa e brilhante.

Distribuição geográfica. Brasil (AP).

Material examinado. Brasil, Amapá, Ferreira Gomes, FLONA do Amapá, 07.IX.2016, S. P. Felizardo, 7 fêmeas, 3 machos, 1 ninho (MPEG).

Comentários. Os indivíduos desta espécie assemelham-se com os de *M. saturatus*. Porém, estas espécies distinguem-se por características discretas na carena pronotal, a qual segue quase paralela a margem anterior do pronoto em *M. saturatus*, enquanto que, em *M. sp. n 2*, estas são divergentes. A espécie é claramente uma espécie diferente, visto que a arquitetura do ninho é muito diferente. O ninho da nova espécie tem características semelhantes ao de *M. parallelogrammus*: paredes laterais retas divergindo a partir do ápice até atingir seis células, depois diminuindo novamente, mas não chega à forma um paralelogramo; e paredes do favo com coloração estratificada.

***Mischocyttarus* sp. n. 3**

Figs. 21, 27, 37, 66.

Diagnose. Fronte quase toda preta, mesoscuto e lobos postero-laterais do pronoto marrons, segmento antenal 13 achatado e não alargado.

Descrição. Macho. Comprimento da asa 8 mm. Segmento 13 da antena achatado, mas não dilatado lateralmente (largura do ápice igual à largura da base do segmento). Cabeça em vista frontal, tão larga quanto alta (AC/LC: 1,0); clipeo mais largo do que alto (ACL/LCL: 1,16), com ápice arredondado; espaço malar, na região mais estreita, quase obsoleto (AEM/LSA: 0,30); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima do olho do que do soquete antenal; lateral do clipeo mais da metade do comprimento tocando os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO: 0,38 – 0,43); (DOP/DOPO em torno de 0,42); sem carena occipital;. Região anterior do pronoto com uma lamela levantada e muito pouco refletida (Fig. 33a), lamela sem janelas transparentes, margem terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fôvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente para a lateral, seguindo quase paralelamente a margem anterior do pronoto. Garra interna do tarso posterior com ápice arredondado, não alargado em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, 4/5 do comprimento do dorso, válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto (CP/CMP: 0,8), estreito na base e cerca de duas vezes mais largo no ápice (LPB/LPA: 0,40); espiráculo pouco proeminente. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,0).

Superfície e integumento. Pontuações finas e muito próximas. Mandíbulas brilhantes, com pontuações quase imperceptíveis algumas pontuações médias espaçadas. Clipeo com micropontuações muito unidas, terço ventral com numerosas pontuações médias de onde saem cerdas eretas mais longas. Cabeça com pontuações finas e muito próximas, fronte com pontuações maiores. Mesonoto com pontuações finas lateralmente e maiores no centro, próximas e abundantes; Pronoto, mesopleura e propódeo com micropontuações com aparência granulada.

Pilosidade. Olhos sem pilosidade. Cabeça e tórax com pubescência branca, curta e moderadamente densa; fronte e clipeo com numerosas cerdas longas prateadas mandíbulas com

cerdas avermelhadas espalhadas e; pernas e abdome com pubescência amarelada, densa e decumbente, pecíolo com pubescência abundante e evidente nas laterais e abaixo.

Cor. Amarelo alaranjado. Segmentos 3 a 8 da antena; fronte da altura dos soquetes antenais até a margem inferior do clipeo; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal, porém não os tocando; listra fraca ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos, preto. Lobos postero-dorsais do pronoto quase inteiros; mesonoto, exceto duas listras amarelas largas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; faixa central do propódeo; linhas posterior e anterior nos fêmures dianteiros, médios e traseiros; metasoma, marrom. Asas hialinas com venação marrom.

Fêmea. Desconhecida.

Ninho. Desconhecido.

Distribuição geográfica. Brasil (MT).

Material examinado. Brasil, Mato Grosso, Buriti, 08.II.1961, J. & B. Bequyné, 1macho (MPEG).

Comentários. Essa espécie possui o segmento 13 da antena muito semelhante à espécie *M. inexpectatus*, porém, diferencia-se desta em tamanho e coloração. Além do dente no pronoto, ausente em *M. inexpectatus* e presente em *M. sp. n. 3*.

Mischocyttarus sp. n. 4

Figs. 22, 28, 41, 63, 66.

Diagnose. Lamela pronotal pouco refletida com dente lateral pouco desenvolvido.

Descrição. Fêmea. Comprimento da asa de 12 mm. Cabeça em vista frontal, tão alta quando larga (AC/LC: 0,99); clipeo tão largo quanto alto (ACL/LCL: 1,0), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, muito estreito (AEM/LSA: 0,37); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima do olho do que do soquete antenal; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,40).

Região anterior do pronoto com uma lamela levantada e pouco refletida, sem invaginação (Fig. 34a), lamela com três janelas transparentes muito pequenas, margem terminando em forma de um dente pouco desenvolvido (Fig. 33b) direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fôvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente para a lateral, em direção à margem posterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra interna do tarso posterior com ápice arredondado, não alargado em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, 4/5 do comprimento do dorso, válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto (CP/CMP: 0,8), estreito na base e ápice menor que duas vezes a largura da base (LPB/LPA: 0,49); espiráculo pouco proeminente. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,2).

Cor. Amarelo pálido. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando com uma aba triangular logo acima deste; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa no terço central da região dianteira do pronoto; faixa nos lobos postero-dorsais do pronoto; mesonoto, exceto duas listras amarelas largas; terços anterior e posterior e linha central vertical do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar e sulco mesepisternal até margem posterior próxima às coxas médias; faixa central do propódeo; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo, interrompida no meio; quilha central do orifício propodeal, tarsomeros 3 a 5 das pernas médias e posteriores inteiros, preto. Linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiros; linha nas tíbias médias e posteriores. Região ventral das antenas; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais, amarelos), ferruginoso a marrom. Região dorsal das antenas, marrom escuro. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Desconhecido.

Ninho. Ninho de cartão, sem envelope, preso ao substrato por um pedúnculo muito curto (2mm) e central. Favo circular, com cerca de 1,5 cm de comprimento e 1 cm de largura. Células com 4 mm de largura e 1,2 cm de profundidade. Coloração marrom acinzentado, e superfície lisa e pouco lustrosa.

Distribuição geográfica. Brasil (AP).

Material examinado. Brasil, Amapá, Ferreira Gomes, FLONA do Amapá, 08.IX.2016, S. P. Felizardo, 2 fêmeas (MPEG).

***Mischocyttarus* sp. n. 5**

Figs. 23, 29, 66. 15, 21.

Diagnose. Largura da cabeça acentuada, os olhos não encostam no clipeo e o comprimento do espaço malar é igual à largura do soquete antenal.

Descrição. Fêmea. Comprimento da asa de 12,4 – 13,5 mm. Cabeça, em vista frontal, mais larga do que alta (AC/LC: 0,95); clipeo tão alto quanto largo (ACL/LCL: 1,01), com ápice truncado; espaço malar, na região mais estreita, muito largo (AEM/LSA: 1,0); fosseta tentorial cerca de duas vezes mais próxima dos olhos do que do soquete antenal; lateral do clipeo não toca os olhos; ocelos dispostos como em um triângulo equilátero, cerca de duas vezes e meio separados dos olhos, (DOP/DOPO em torno de 0,40); sem carena occipital; região anterior do pronoto com uma lamela levantada e pouco refletida, sem invaginação no terço central da borda (Fig. 34a), terminando em forma de dente direcionado para baixo e sem margem secundária; sem fôvea lateral; carena pronotal bem desenvolvida, convexa, diminuindo gradativamente na lateral, direcionada à margem posterior do pronoto. Mesoscuto tão comprido quanto largo (MLM/CM: 1,0). Garra tarsal interna posterior com ápice arredondado, não alargado ou em forma de colher; sulco propodeal raso e estreito, desenvolvido em 4/5 do comprimento do dorso; válvula com contorno subtriangular. Primeiro segmento metasomal relativamente curto, (CP/CMP: 0,8), com o ápice mais de duas vezes maior do que a base do pecíolo (LPB/LPA: 0,43); espiráculos pouco proeminentes. Asa anterior bastante longa (CPCD/CMP: 2,2).

Cor. Amarelo. Extremidade dos dentes das mandíbulas; área em torno dos ocelos, a qual projeta dois “braços” na direção do soquete antenal terminando em uma aba triangular acima dos soquetes; listra ao longo do occipício conectada à margem superior e posterior dos olhos e à mancha dos ocelos; margem externa do olho, até a altura do sino ocular; faixa nos lobos postero-dorsais do pronoto; mesonoto, exceto duas listras largas, amarelas; dois terços posteriores do escutelo; terço posterior do pós-escutelo; área subalar; marca em forma de “Y” ne mesepisterno; faixa central do propódeo; quilha central do orifício propodeal, preto. Antenas; faixa lateral que vai da margem posterior do pós-escutelo até a base do propódeo; linha nas coxas médias e posteriores; linhas nos fêmures médios e traseiros; tíbias médias e posteriores quase inteiras;

tarsomeros das pernas dianteiras, médias e posteriores; metasoma (exceto margem posterior dos segmentos metasomais amarelos), ferruginoso. Asas hialinas com venação marrom.

Macho. Desconhecido.

Ninho. Desconhecido.

Distribuição geográfica. Brasil (PA).

Material examinado. BRASIL, **Pará**, Belém, PEUT,

Comentários. Esta espécie é claramente diferenciada pelo espaço malar tão largo quanto a largura do soquete antenal e o clípeo não tocando nos olhos, características que não são apresentadas por nenhuma outra espécie descrita aqui. A coloração é de um tom ferruginoso muito claro, comparado com as outras.

Chave dicotômica de espécies

1. Clípeo amarelo com mancha preta. Aspecto geral do tegumento quase totalmente preto ou marrom muito escuro. Se amarelo, marca na mesopleura com forma da letra “H”.....*parallelogrammus* Zikán.
- Aspecto geral do tegumento amarelo ou castanho.....2
2. Margem anterior do pronoto com lamela pouco reflexa e sem fenestras3
- Margem anterior do pronoto com lamela muito reflexa (mais de 180°).....4
3. Lamela pronotal não terminando lateralmente em um dente.....*nexpectatus* Cooper.
- Lamela pronotal terminando lateralmente em um dente***Mischocyttarus* sp. 4**
4. Gáster e primeiro segmento metassomal completamente preto ou marrom muito escuro. Segmento 13 da antena do macho achatado, e um pouco alargado (largura do ápice menos que o dobro da largura da base do segmento).....*melanopygus* Richards.
- Gáster marrom claro ou castanho. Se preto, pelo menos o externo parcialmente amarelo.....5

5. Lamela pronotal com uma interrupção no centro. Segmento 13 da antena do macho não achatado e extremidade afilada*malaris* Cooper.
- Lamela pronotal contínua.....6
6. Carena pronotal alta e terminando abruptamente nas laterais.....parte de *colaris* (Ducke)
- Carena pronotal terminando gradualmente nas laterais.....7
7. Margem posterior do propódeo com linha escura com duas interrupções laterais. Marca na mesopleura reduzida ou ausente. Tergo preto com bordas amarelas.....*superus* Richards.
- Margem posterior do propódeo com linha escura contínua.....8
8. Coloração amarelo queimado a alaranjado9
- Coloração amarelo ou amarelo pálido10
9. Linhas laterais e sublaterais do propódeo completas. Mancha na mesopleura com duas projeções direcionadas para cima. Ninho com duas fileiras de células e lados paralelos.....*saturatus* Zikán.
- Linhas laterais e sublaterais do propódeo incompletas. Manchas na mesopleura com forma semelhante a letra “Y”. Ninhos com mais de três fileiras de células..... ***Mischocyttarus* sp. 2**
10. Coloração amarelo muito pálido.....11
- Coloração amarelo a castanho.....12
11. Marcas em forma de feijões mais claro que o resto do tegumento na região acima dos soquetes antenais. Ninho de favo horizontal com uma fileira de células..... ***Mischocyttarus* sp. 1**
- Macho. Extensa mancha preta da região acima dos soquetes antenais até a ponta do clipeo. Segmento 13 da antena achatado, porém não dilatado.....***Mischocyttarus* sp. 3**
12. Espaço malar muito longo (maior ou igual a largura do soquete antenal). Clipeo não tocando a lateral dos olhos.....***Mischocyttarus* sp. 5**
- Espaço malar normal (cerca de metade da largura do soquete antenal). Clipeo tocando a lateral dos olhos.....13
13. Metassoma quase todo preto, parte do externo amarelo.....14

- Linhas laterais e sublaterais incompletas. Mancha na mesopleura com forma semelhante a letra “Y”.....parte de *collaris* (Ducke)
- 14. Linhas laterais e sublaterais do propódeo completas. Mancha na mesopleura com duas projeções direcionadas para cima. Margem dos segmentos do tergo amarelas.....*collarellus* Richards.
- Coloração uniforme, quase sem manchas ou com manchas marrons muito claras. Sem linhas no pronoto. Tergo marrom e sem bandas amarelas nas margens.....*belemensis* Cooper.

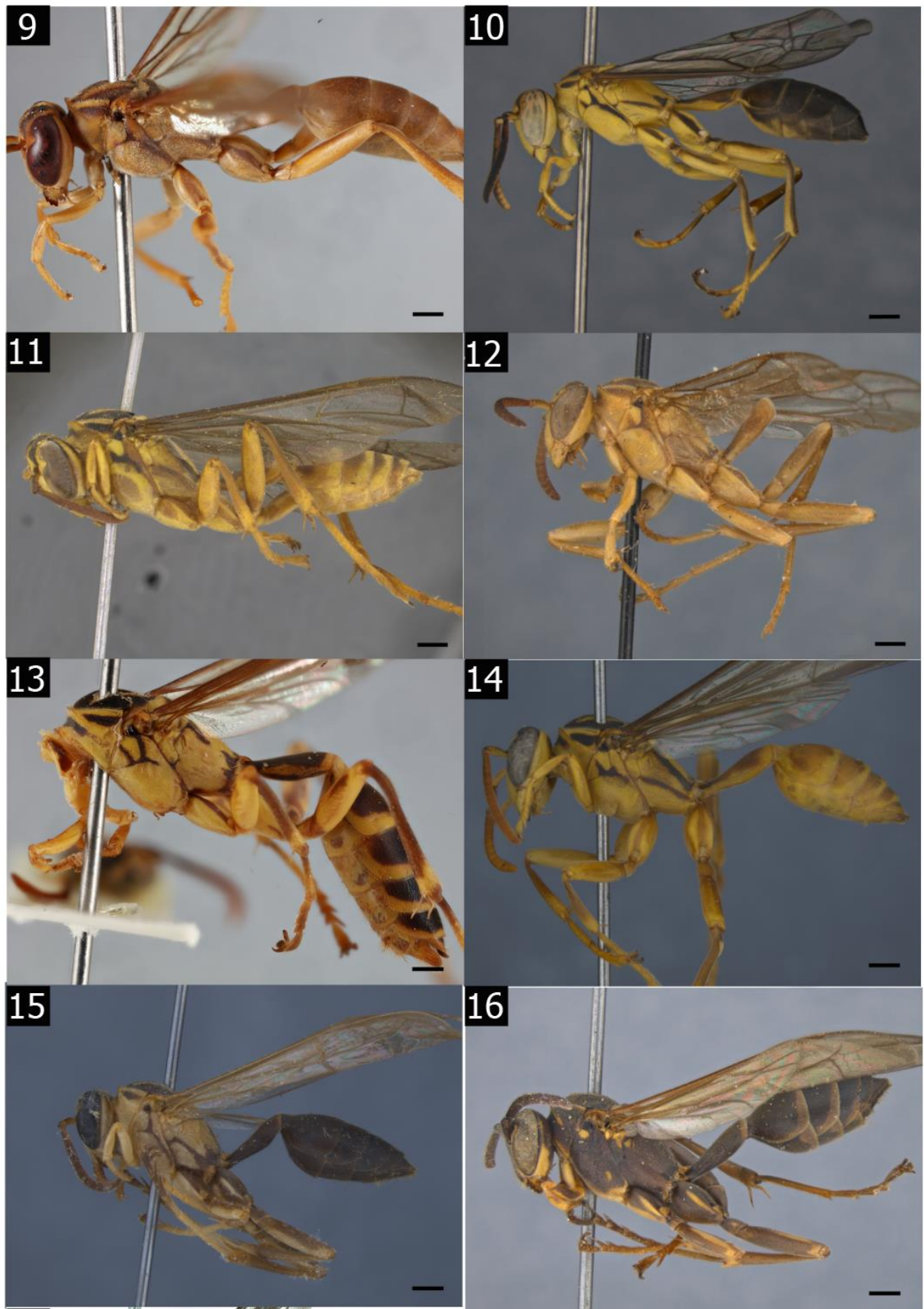


Figura 18 - 16. Vista lateral. 9-*Mischocyttarus belemensis*, 10-*M. clavicornis*, 11-*M. collaris*, 12-*M. collarellus*, 13-*M. inexpectatus*, 14-*M. malaris*, 15-*M. melanopygus*, 16-*M. parallelogrammus*, 17-*M. saturatus*, 18-*M. superus*.

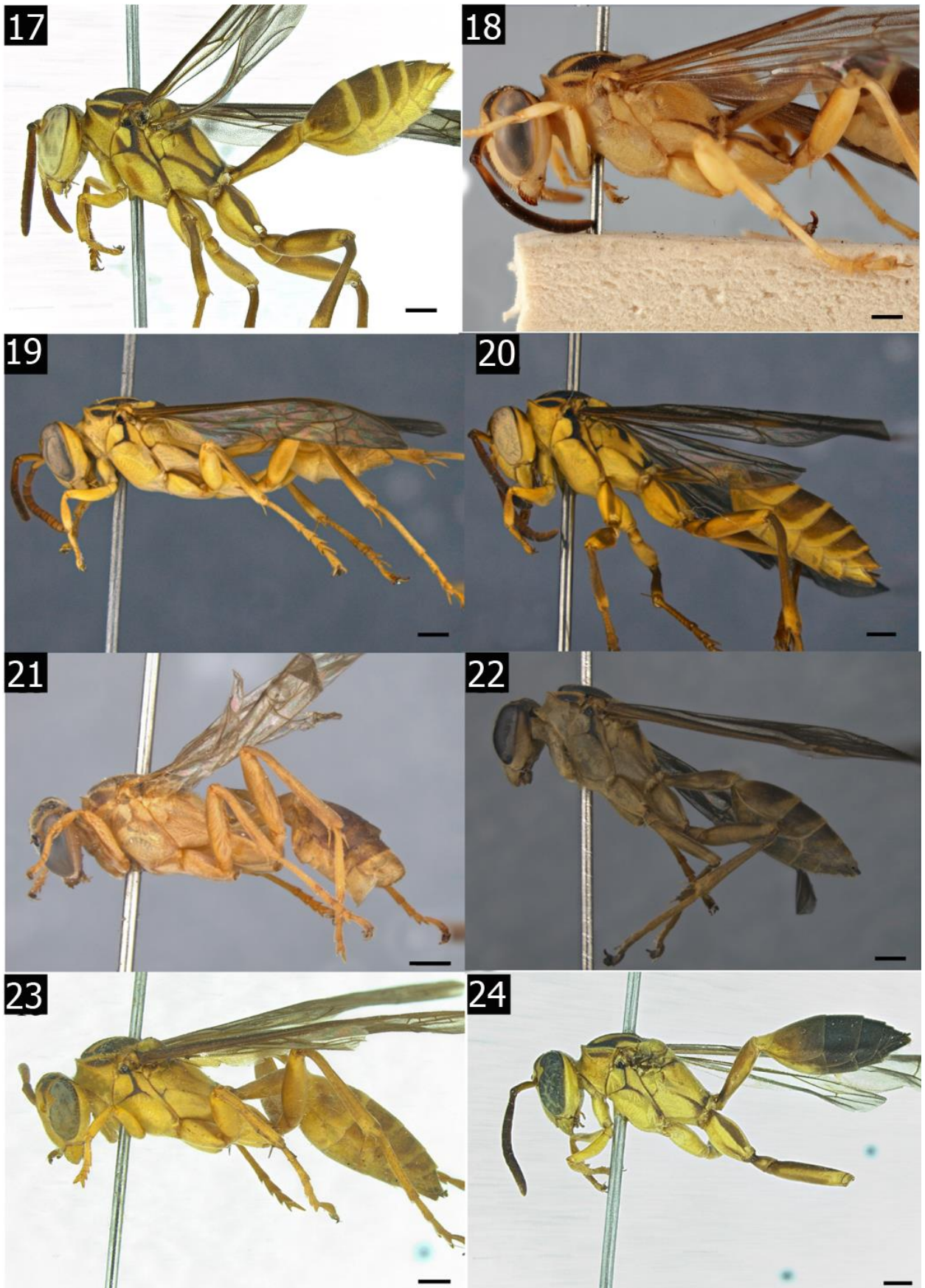


Figura 17 – 24. Vista lateral. 17-*M. saturatus*, 18-*M. superus*. 19-*Mischocyttarus* sp. n. 1, 20-*M.* sp. n. 2, 21-*M.* sp. n. 3, 22-*M.* sp. n. 4, 23-*M.* sp. n. 5, 24-*M. collaris* (variação).



Figura 25-30. Vista frontal da cabeça. 25-*Mischocyttarus* sp. n. 1, 26-*M.* sp. n. 2, 27-*M.* sp. n. 3, 28-*M.* sp. n. 4, 29-*M.* sp. n. 5, 30- *M. collaris* (variação).

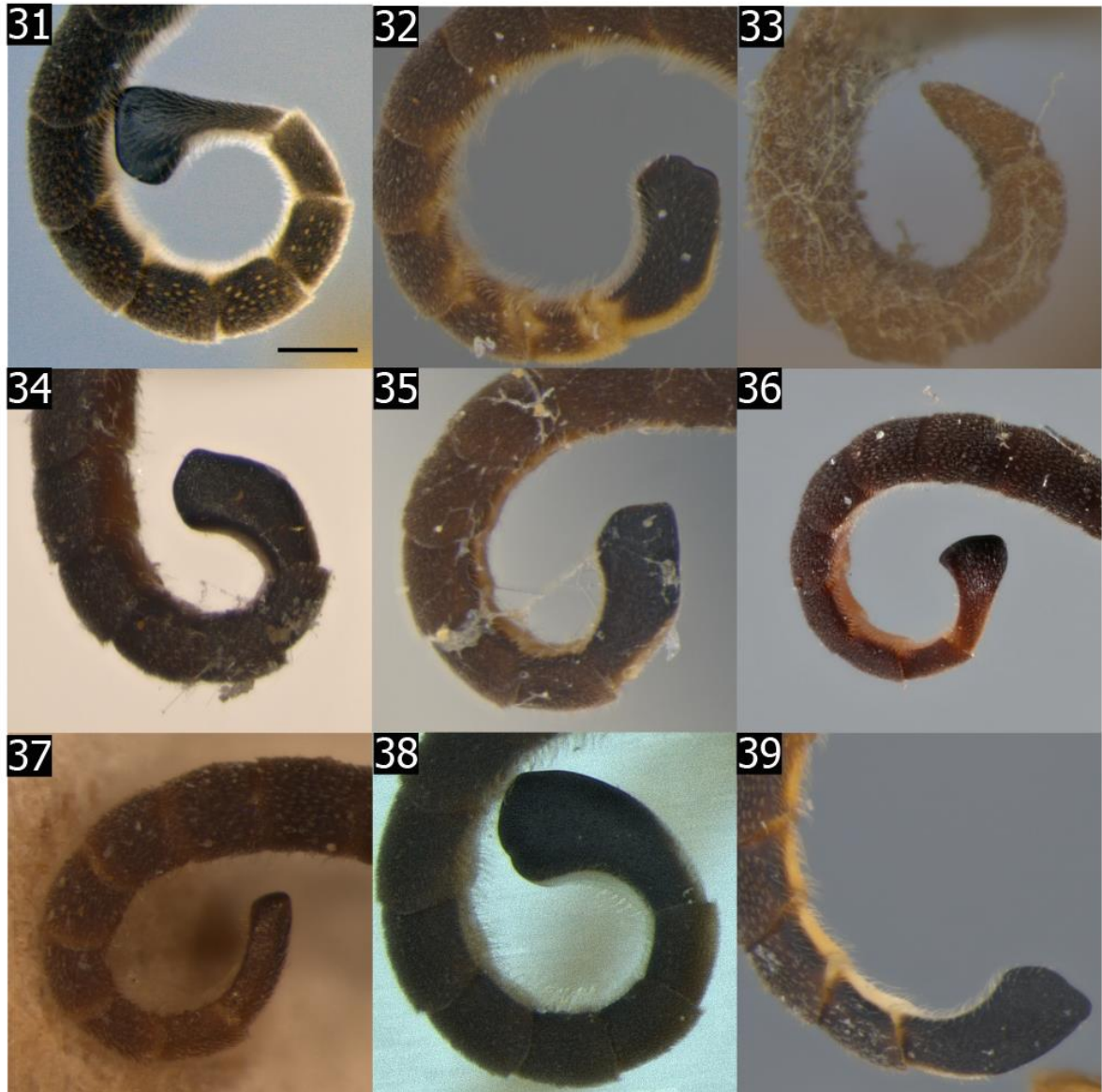


Figura 31-39. Segmento 13 da antena do macho. 31-*Mischoctytarus clavicornis*, 32-*M. collaris*, 33-*M. malaris*, 34 -*M. melanopygus*, 35-*M. parallelogrammus*, 36-*M. superus*, 37-*M. sp. n. 3*, 38- *M. collaris* (variação), 39-*M. saturatus*.

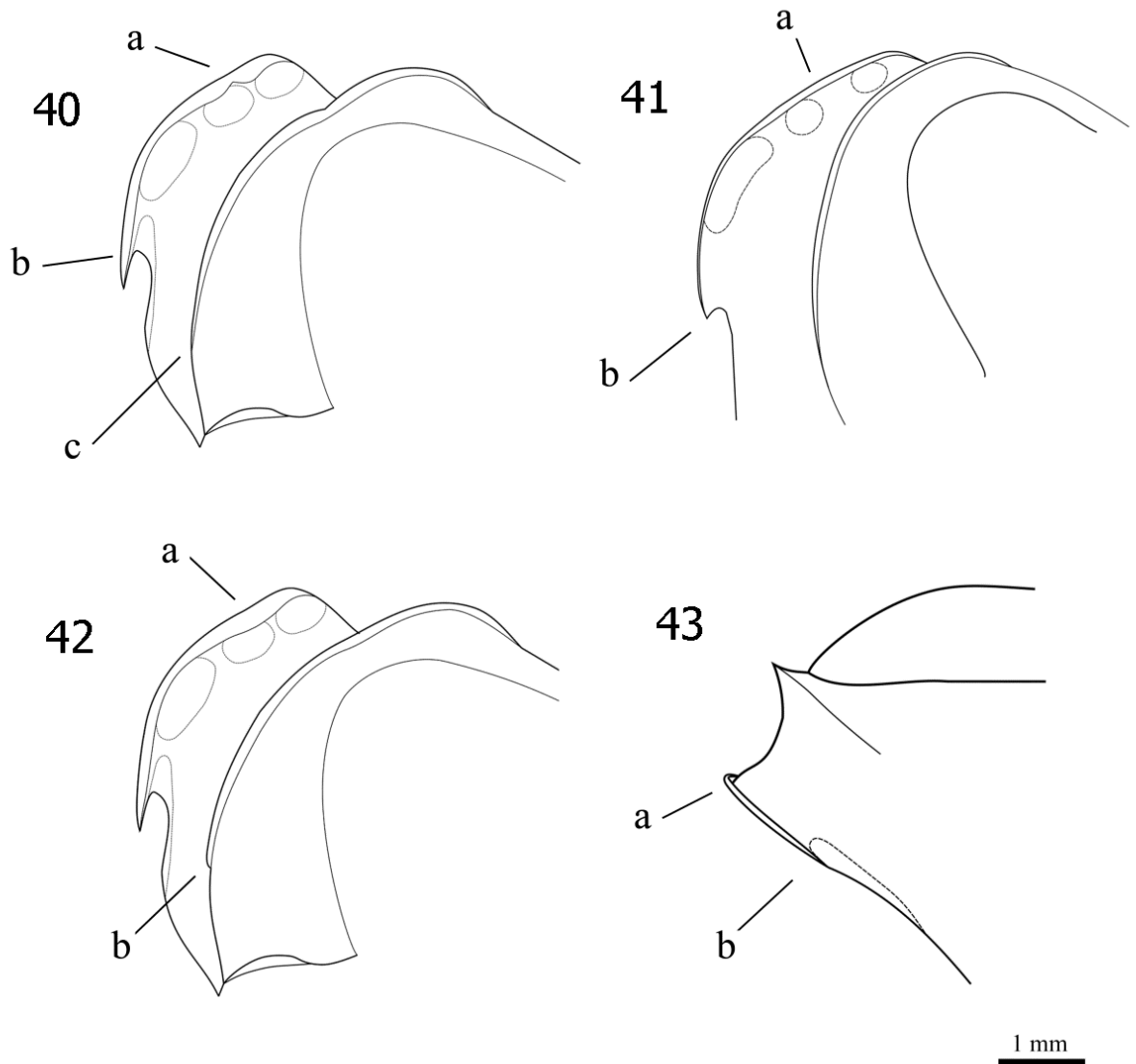


Figura 40-43. Desenho esquemático da lamela e da carena pronotal. Em 40-*M. malaris* (a- detalhe da lamela pronotal, b-dente da lamela pronotal, c- final da carena pronotal), 41-*M.sp.* n. 4, 42-*M. collaris*, 43-*M. inexpectatus*.



Figura 44-63. Ninhos. 44,45-*Mischoctytarus clavicornis*, 46,47-*M. collaris*, 48-49-*M. collarellus*, 50-*M. inexpectatus*, 51-*M. malaris*, 52,53-*M. melanopygus*, 54,55-*M. parallelogrammus*, 56-*M. saturatus*, 57- *M. collaris* (variação), 58,59-*M. superus*, 60,61-*M. sp. n. 2*, 62-*M. sp. n. 1*, 63-*M. sp. n. 4* (Para melhor ideia do tamanho, considerar cada célula com 3 ou 4 milímetros de largura).

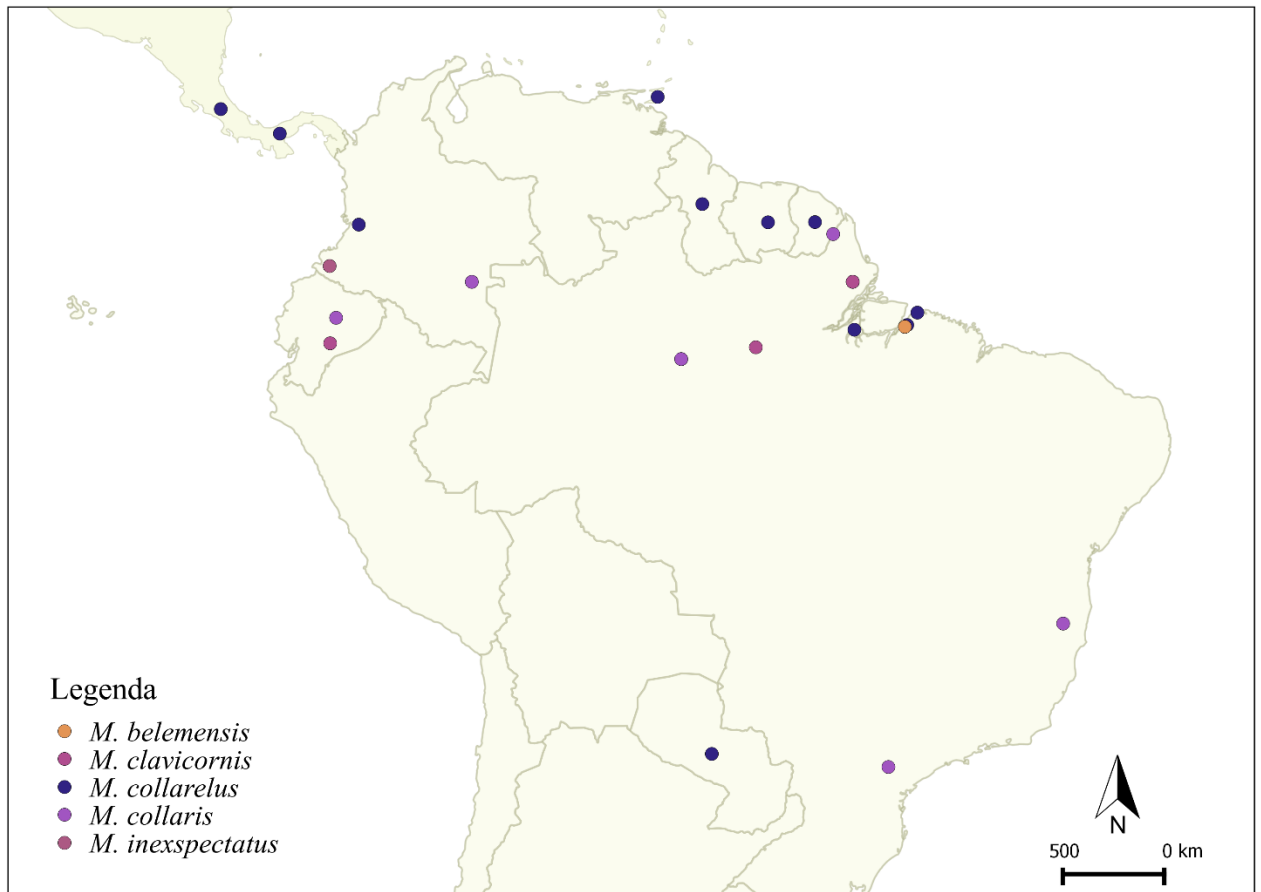


Figura 64: Mapa de distribuição das espécies *M. belemensis*, *M. clavicornis*, *M. collarelus*, *M. collaris* e *M. inexpectatus*.

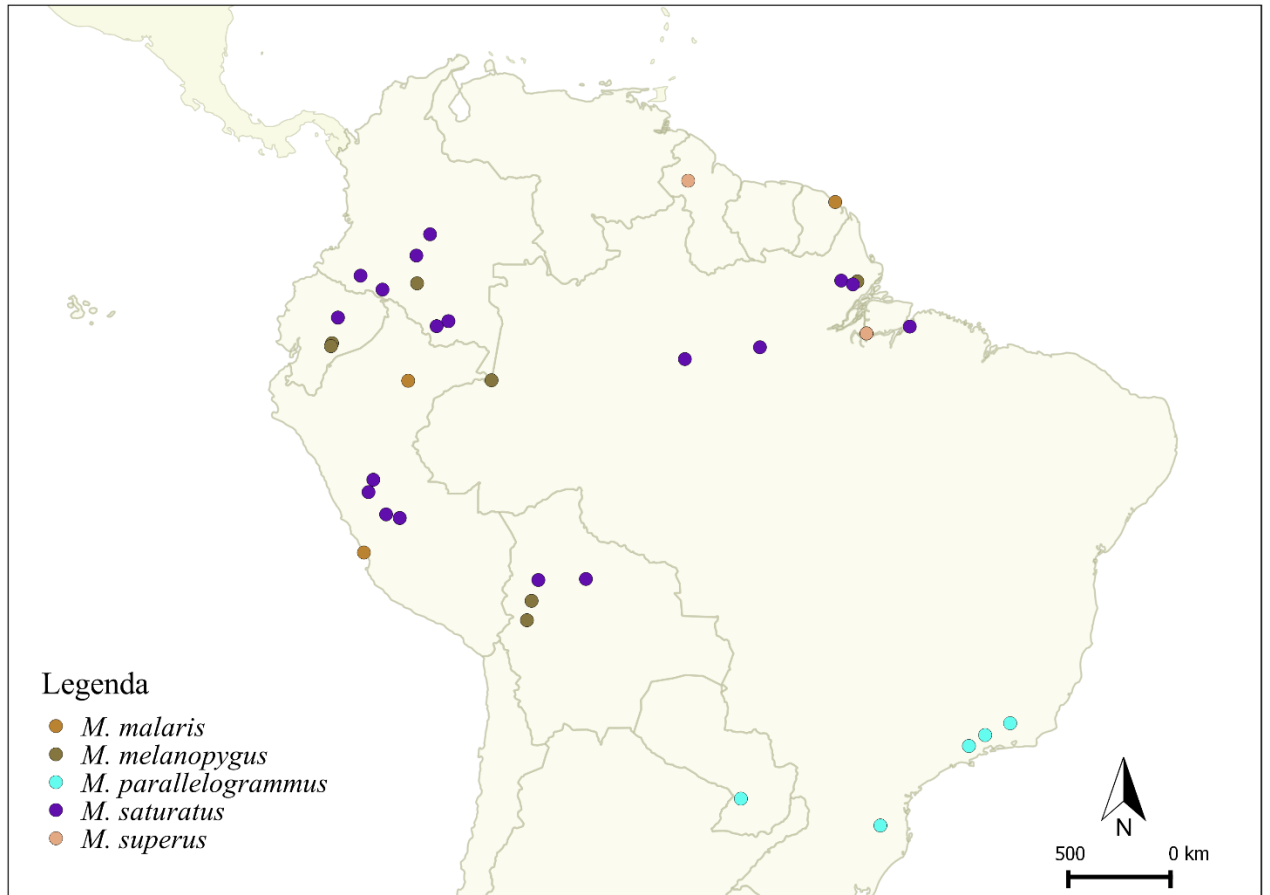


Figura 65: Mapa de distribuição das espécies *M. malaris*, *M. melanopygus*, *M. parallelogrammus*, *M. saturatus* e *M. superus*.

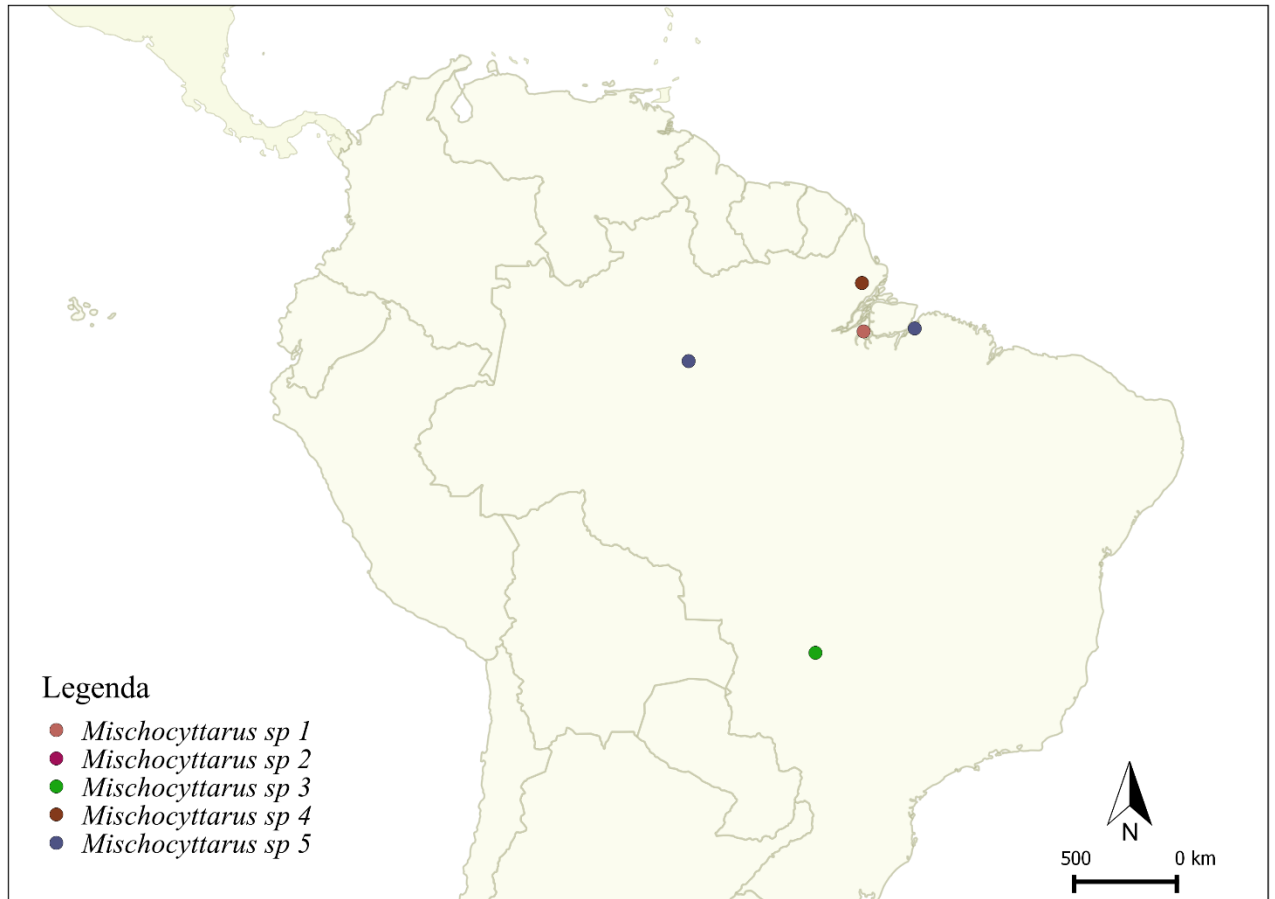


Figura 66: Mapa de distribuição das espécies *Mischocyttarus sp. n. 1*, *Mischocyttarus sp. n. 2*, *Mischocyttarus sp. n. 3*, *Mischocyttarus sp. n. 4* e *Mischocyttarus sp. n. 5*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barker, F. K.; Lutzoni, F. M. (2002) The utility of the incongruence length difference test. *Systematic Biology* 51: 625-637.
- Bequaert, J. (1933). The nearctic social wasps of the subfamily Polybiinae (Hymenoptera: Vespidae). *Entomologica Americana* (n. ser.) 13: 87–150.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Carpenter, J. M. (1982) The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*. 7: 11-38.
- Carpenter, J. M. (1991) Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In Ross, K. G. and R. W. Matthews (eds.), *The Social Biology of Wasps*: 7-32. Cornell University Press, Ithaca.
- Carpenter, J. M. & Marques, O. M. (2001) Contribuição ao Estudo dos Vespídeos do Brasil. *Série Publicações Digitais 3*, Universidade Federal da Bahia, Departamento de Fitotecnia, CD.
- Cooper, M. (1996a). The subgenus *Monogynoecus* Richards of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae, Polistinae) with descriptions of two new species. *Entomologist's Monthly Magazine* 132: 23–28.
- Cooper, M. (1996b). The *mendax* group of *Mischocyttarus* (Hym., Vespidae, Polistinae) with descriptions of new species. *Entomologist's Monthly Magazine* 132: 273–280.
- Cooper, M. (1997a). A new subgenus of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 133: 117–129.
- Cooper, M. (1997b). The subgenus *Megacanthopus* Ducke of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae), with a key and three new species. *Entomologist's Monthly Magazine* 133: 217–223.
- Costa, M. A. *et al.* (2003) Molecular phylogeny of the stingless bees (Apidae, Apinae, Meliponini) inferred from mitochondrial 16S rDNA sequences. *Apidologie* 34: 73–84.
- Cunningham, C. W. (1997) Is incongruence between data partitions a reliable predictor of phylogenetic accuracy? Empirically testing an interactive procedure for choosing among phylogenetic methods. *Systematic Biology* 46: 464-478.

- Ducke, A. (1904). Sobre as vespidas sociaes do Pará. *Boletim do MuseuGoeldi* 4: 317–374.
- Farris, J. S.; Källersjö, M.; Kluge, A. G.; Bult, C. (1995a) Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Farris, J. S.; Källersjö, M.; Kluge, A. G.; Bult, C. (1995b) Constructing a significance test of incongruence. *Systematic Biology* 44: 570-572.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution*, 39(4): 783-791.
- Gadagkar, R. (2001). *The social biology of Ropalidia marginata: toward understanding the eusociality*. Harvard University Press. London. 368p.
- Guindon, S. & Gascuel, O. (2003) A Simple, Fast, and Accurate Algorithm to Estimate Large Phylogenies by Maximum Likelihood. *Systematic Biology*, 52(5): 696-704.
- Goloboff, P. A.; J. S. Farris & K. C. Nixon. (2008). T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.
- Goloboff, P. A. (1993a). Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83–91.
- Goulet, H., and J. T. Huber. (1993). Hymenoptera of the world: An identification guide to families. Agriculture Canada Publication 1894/E: 537–557.
- Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001) MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17 (8):754-755.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41:95-98.
- Hendy, M. D. e Penny, D. (1982). Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Math Bioscience*. **59**: 277-290.
- Jeanne, R. L. (1991). The swarm-founding Polistinae. In: K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.), *The Social Biology of Wasps*. Ch6, pp. 191-231. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Katoh, K. *et al.* . (2002) Mafft: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Res.*, 30, 3059–3066.

- Kumar, S.; Nei, M. Dudley, J. & Tamura, K. (2008) MEGA: A biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. *Briefings in Bioinformatics*, 9 (4): 299-306.
- Lopez-Osorio, F. *et al.* (2014) Phylogenetic relationships of yellowjackets inferred from nine loci (Hymenoptera: Vespidae, Vespinae, Vespula and Dolichovespula). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 73: 190–201
- Mason, W. R. M. Huber J. T. y Fernández, F. (2006). El orden Hymenoptera. *In*: Fernandez, F. & Sharkey, M. J. (Eds.), *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. pp. 1-6. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D. C.
- Nei, M. & Li, W.H. (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 76: 5269–5273.
- Peters *et al.*, (2017) Evolutionary History of the Hymenoptera, *Current Biology*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.027>
- Pickett, K. M. & Wenzel, J. W. (2004) Phylogenetic analysis of the New World *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae) using morphology and molecules. *Journal of the Kansas Entomological Society* 77 (4): 742-760.
- Piekarski, P. K. *et al.* (2018) Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). *Molecular biology and evolution* 35 (9), 2097-2109.
- Richards, O. W. (1978) *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. British Museum (Natural History), London, 580 pp.
- Ronquist, F. A. P.; Rasnitsyn, A. P.; Roy, K.; Eriksson, K. & Lindgren, M. (1999) Phylogeny of Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn (1988) data. *Zoologica Scripta* 28: 3-12.
- Ronquist, F. (1999). Phylogeny of Hymenoptera (Insecta): The state of the art – *Zoologica Scripta* 28, 3-11.
- Saussure, H. F. de. 1853–1858. *Études sur la famille des Vespides*. 2. Monographie des guêpes sociales, ou de la tribu des Vespiniens. Paris: Masson, and Geneva: J. Cherbuliez.

- Silveira, O. T. & Carpenter, J. M. (1995) *Protopolybia bituberculata*, a New Neotropical Social Wasp (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 103 (1), 48-54.
- Silveira, O. T. (2008) Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52 (4): 510-549.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi B., Liu H., Flook, P. (1994). Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals Entomol. Soc. Am.*, 87: 651-701.
- Sharkey, M. J. (2007) Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa* 1668: 521-548.
- Stamatakis A (2006) RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690. doi: 10.1093/bioinformatics/btl446
- Strassmann, J. E.; Solís, C. R.; Peters, J. M. & Queller, D.C. (1996) Strategies for finding and using highly polymorphic DNA microsatellite loci for studies of genetic relatedness and pedigrees, p.163-178, 528-549. In J.D. Ferraris & S.R. Palumbi (eds.), *Molecular methods in zoology and evolution*. Wiley-Liss, New York, 580p.
- Vaidya G, Lohman DJ, Meier R (2011) SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics* 27: 171–180. doi: 10.1111/j.1096-0031.2010.00329.x
- Varón, A., Vinh, L. S. & Wheeler, W. C. (2004) POY version 4: phylogenetic analysis using dynamic homologies. *Cladistics* 26: 72–85.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 70:121-146.
- Wenzel, J. W. (1991) Evolution of nest architecture. In: Ross, K. G. & Matthews, R. W. (Eds.), *The social biology of wasps*. Ithaca, Cornell University Press, New York, pp. 480-519.
- Wenzel, J. W. (1998) A Generic Key to the Nests of Hornets, Yellowjackets, and Paper Wasps Worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). *American Museum Novitates*, 3224, 1-39.
- Wheeler, W.C. (2003) Implied alignment: a synapomorphy based multiple sequence alignment method and its use in cladogram search. *Cladistics* 19: 261–268.

Xia, X., & Xie, Z. (2001) DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. *Journal of Heredity*, 92: 371-373.

APÊNDICE

RELAÇÃO DE ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DA TESE

1. SILVEIRA, ORLANDO TOBIAS; FURTADO, NERCY VIRGINIA RABELO; GAMA, JOSÉ MADSON DE FREITAS; **DE SEIXAS FELIZARDO, SHERLEM PATRICIA**; DOS SANTOS, IAN PATRICK VILHENA. Update to the knowledge of the social wasps of the Brazilian state of Amapá based on the vespid collection of the Amapá Research Institute (IEPA) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). ZOOTAXA **JCR**, v. 4563, p. 267-296, 2019.

2. **FELIZARDO, SHERLEM PATRICIA DE SEIXAS**; SANTOS, IAN PATRICK VILHENA DOS ; SILVEIRA, ORLANDO TOBIAS . Notes on the nest of the social wasp *Pseudopolybia langi* (Hym., Vespidae, Polistinae). REVISTA BRASILEIRA DE ENTOMOLOGIA **JCR**, v. 62, p. 90-96, 2018.

3. BORGES, R. C.; **DE SEIXAS FELIZARDO, S. P.**; DOS SANTOS, J N. A.; SILVEIRA, O T. Nest building by a neotropical social wasp using Cecropia trichomes as main construction material (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). INSECTES SOCIAUX **JCR**, v. 64, p. 403-413, 2017.

4. **FELIZARDO, S.P.S.**; BORGES, R. C.; SANTOS-JR, J. N. A. ; Silveira, O.T. Two more social wasp species (Vespidae, Polistinae) collect mullerian bodies from Cecropia trees (Urticaceae). SOCIOBIOLOGY **JCR**, v. 64, p. 451-455, 2017.

5. SILVEIRA, ORLANDO TOBIAS; **DE SEIXAS FELIZARDO, SHERLEM PATRICIA**; DOS SANTOS, SUZY MELRY CARDOSO. Note on predation of the brood of *Mischocyttarus injucundus* (de Saussure) by another social wasp in Caxiuanã, Pará, Brazil, with new records of species for the Ferreira Penna Research Station (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). Revista Brasileira de Entomologia (Impresso) **JCR**, v. 60, p. 114-116, 2016.

6. SILVEIRA, ORLANDO TOBIAS; SILVA, SUZANNA DE SOUSA; **FELIZARDO, SHERLEM PATRICIA DE SEIXAS**. Notes on social wasps of the group of *Mischocyttarus (Omega) punctatus* (Ducke), with description of six new species (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). Revista Brasileira de Entomologia (Impresso) **JCR**, v. 59, p. 154-168, 2015.