



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

MARIO NICOLAS DAZA GONGORA

FEIRA DE SANTANA, BAHIA  
2023



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

**Análise filogenética do gênero de vespas sociais Neotropical *Chartergellus*  
Bequaert, 1938 (Hymenoptera: Vespidae: Polistine: Epiponini)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

MARIO NICOLAS DAZA GONGORA  
ORIENTADOR: DR. SERGIO RICARDO ANDENA

FEIRA DE SANTANA, BAHIA

2023

Ficha Catalográfica - Biblioteca Central Julieta Carteado - UEFS

G64a

Gongora, Mario Nicolas Daza

Análise filogenética do gênero de vespas sociais neotropical *chartergellus* bequaert, 1938 (hymenoptera: vespidae: polistine: epiponini) / Mario Nicolas Daza Gongora – 2023.

60 f.: il.

Orientador: Sergio Ricardo Andena.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Feira de Santana, 2023.

1. Vespas sociais. 2. Análise filogenética. 3. Taxonomia. I. Título. II. Andena, Sergio Ricardo, orient. V. Universidade Estadual de Feira de Santana.

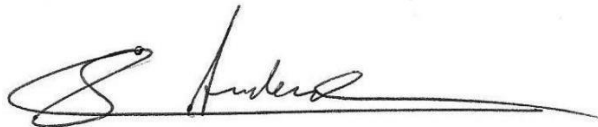
CDU 595.798

MARIO NICOLAS DAZA GÓNGORA

ANÁLISE FILOGENÉTICA DO GÊNERO DE VESPAS SOCIAIS NEOTROPICAL  
*CHARTERGELLUS* BEQUAERT, 1938 (*HYMENOPTERA*: VESPIDAE: POLISTINE:  
EPIPONINI)

Aprovada em: 27/11/2023

BANCA EXAMINADORA



Dr. Sergio Ricardo Andena

Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS)  
Orientador e Presidente da Banca

Documento assinado digitalmente



SIDNEI MATEUS

Data: 28/11/2023 07:33:16-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Sidnei Matheus

Universidade de São Paulo – (USP)

FERNANDO  
BARBOSA

Digitally signed by FERNANDO BARBOSA  
NOLL:13333175819  
DN: C=BR, O=CP-Brasil, OU=AC SOLLUTI Multipla  
v5, OU=14483179000190, OU=Presencial, OU=  
Certificado PF A3, CN=FERNANDO BARBOSA  
NOLL:13333175819

NOLL:1333317581  
9

Person attest to the accuracy and integrity of this  
Location:  
Date: 2023.11.27 16:34:59-0300  
Foxit PDF Reader Version: 2023.2.0

Dr. Fernando Barbosa Noll

Universidade Estadual Paulista – (UNESP)

Feira de Santana, Bahia

Novembro, 2023

Más allá de la noche que me cubre,  
negra como el abismo de polo a polo,  
agradezco a cualquier dios que exista  
por mi alma inconquistable.

Caído en las feroces garras de las circunstancias  
no me he lamentado ni he dado gritos.  
Bajo los golpes del destino  
mi cabeza sangra, pero no se inclina.

Más allá de este lugar de ira y lágrimas  
yace el inminente horror de la sombra,  
y, sin embargo, la amenaza de los años  
me encuentra y me encontrará sin miedo.

No importa cuán estrecha sea la puerta,  
cuán cargada de castigos la sentencia.  
Soy el amo de mi destino:  
soy el capitán de mi alma.

William E. Henley, *Invictus* (1875)

## AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Mario e Maria, que sempre me apoiaram em minhas escolhas acadêmicas

Ao meu orientador, o “Profe.” Sergio, que aceitou o grande desafio de me orientar e me proporcionou a oportunidade de trabalhar com o grupo de vespas sociais, além das trocas de informações, correções e auxílio nas identificações taxonômicas.

Ao Dr. Fernando B. Noll, pela maravilhosa oportunidade de me receber no Lab. Aculeata (IBILCE-UNESP), e pelo material e suporte oferecidos durante a visita à coleção de vespas.

Ao Dr. Alexandre Somavilla, por todas as suas valiosas contribuições, material taxonômico fornecido e discussões filogenéticas que levarem a melhorar em grande medida o presente trabalho.

Aos doutores James M. Carpenter, Carlos E. Sarmiento e Gabriel Melo, pelo envio e empréstimo de material para a elaboração da análise filogenética.

Ao Dr. Cassio Van der Berg pelo suporte nas análises filogenéticas.

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia Evolução da Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), e especialmente ao coordenador Caio Graco, pela oportunidade concedida, facilidades oferecidas durante o curso e grande gestão para o desenvolvimento do meu projeto de mestrado.

A todos os pesquisadores do Lab. Aculeata: Gustavo, Edu, Eduardo, Marjorie, Ana, Rogerio, Ivan e Lara, pela hospitalidade e por sempre estarem dispostos a me ajudar em qualquer momento.

À minha colega Gabriela Araújo, por me ajudar em qualquer momento durante todo o curso do mestrado.

Aos meus amigos, por me proporcionarem sua grande amizade e tornarem minha estadia no Brasil maravilhosa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), pela bolsa de mestrado concedida (Financiamento 001).

## RESUMO

Dentro das vespas sociais, Epiponini (Polistinae) possui o maior número de gêneros registrados para a região neotropical. O gênero *Chartergellus* Bequaert, 1938, possui 12 espécies que ocorrem desde a região norte da Costa Rica até o sudeste do Brasil. Desde a última revisão, cinco novas espécies foram descritas e não houve atualização da chave de identificação. No presente trabalho o monofiletismo de *Chartergellus* é testado e uma relação entre as espécies do gênero é apresentada, além de uma atualização da chave de identificação, com a adição das cinco espécies descritas recentemente. Para as análises filogenéticas, utilizou-se os critérios de parcimônia utilizando dados morfológicos, arquitetura do ninho e genitália do macho. Uma matriz com 19 táxons e 57 caracteres foi obtida. A análise filogenética resultou em um único cladograma com 185 passos, índice de consistência (CI) de 0.48 e índice de retenção (RI) de 0.61, com a inter relação entre as espécies como segue: ((*C. jeannei* + (*C. amazonicus* + (*C. afoveatus* + *C. zucchi*))) + ((*C. atectus* + *C. nigerrimus*) + ((*C. communis* + *C. puntactor*) + ((*C. flavoscutellatus* + *C. zonatus*) + (*C. sanctus* + *C. golfitensis*))))). De maneira geral, os clados recuperados concordam com o reportado na literatura e o gênero apresenta um alto nível de suporte. No apêndice B se apresenta a nova sinonímia entre *Chartergellus trinitatis* e *Pseudopolybia compressa* de Saussure, 1854, por apresentar fórmula palpal-labial (6-4) e presença de sulco dorsal na mesopleura

**Palavras-chave:** Epiponini; Análise filogenética; Taxonomia; *Chartergellus*.

## ABSTRAT

Within the social wasps, the tribe Epiponini (Polistinae) has the highest number of genera recorded in the neotropical region. The genus *Chartergellus* Bequaert, 1938, comprises 12 species occurring from the northern region of Costa Rica to southeastern Brazil. Since the last revision, five new species have been described, and there has been no update to the identification key. In the present study, the monophyly of *Chartergellus* is tested, and a relationship among the species of the genus is presented, along with an updated identification key, including the five recently described species. Phylogenetic analyses were employed using parsimony criteria, based on morphological data nest architecture and male genitalia. A matrix with 19 terminal taxa and 57 characters was obtained. The phylogenetic analysis resulted in a single tree topology, with 185 steps, consistency index (CI) 0,48 and retention index (RI) 0,61: ((*C. jeannei* + (*C. amazonicus* + (*C. afoveatus* + *C. zucchi*))) + ((*C. atectus* + *C. nigerrimus*) + ((*C. communis* + *C. punctactor*) + ((*C. flavoscutellatus* + *C. zonatus*) + (*C. sanctus* + *C. golfitensis*))))). In general, the recovered clades are in agreement with previous literature, and the genus showed a high level of support. In Appendix B, the new synonymy between *Chartergellus trinitatis* and *Pseudopolybia compressa* de Saussure, 1854, is presented due to the palpal-labial formula (6-4) and the presence of a dorsal sulcus on the mesopleura.

**Keywords:** Epiponini; Phylogenetic Analysis; Taxonomy; *Chartergellus*.



## INDICE

REFERENCIAL TEORICO.....	13
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	17
INFORMAÇÕES SOBRE A DISSERTAÇÃO.....	22
Artigo: <b>Análise filogenética do gênero de vespas sociais neotropical <i>Chartergellus Bequaert (1938) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini)</i></b> .....	23
Resumo.....	24
Introdução .....	24
Materiais e Métodos.....	26
Resultados.....	28
Discussão .....	34
Agradecimentos.....	41
Contribuição dos autores .....	41
Referências bibliográficas .....	42
APÊNDICE A. material morfológico analisado .....	45
APÊNDICE B. Nota taxonômica: Nova sinonímia de <i>Chartergellus trinitatis</i> .....	47
APÊNDICE C. Clados na árvore filogenética.....	54
APÊNDICE D. Mapa de distribuição das espécies do gênero <i>Chartergellus</i> .....	55
APÊNDICE E. Figuras.....	56

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Árvore mais parcimoniosa com 185 passos, índice de consistência (CI) de 0.48 e índice de retenção (RI) de 0.61. Os círculos fechados representam as sinapomorfias e os círculos vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem ao caráter suportado e os de baixo o estado de caráter. Os números em negrito abaixo de cada nó, apresentam o suporte do ramo recuperado da reamostragem simétrica..... 28

### Lista de figuras Apêndice B

**Figura 1.** (a) Fórmula palpal em *Chartergellus trinitatis* (b) Fórmula labial em *Chartergellus trinitatis* (c) Sulco dorsal em macho de *Chartergellus trinitatis* (d) Sulco dorsal em fêmea de *Chartergellus trinitatis*..... 50

**Figura 2.** (a) Morfologia externa do ninho de *Chartergellus trinitatis*. Fonte: Carpenter et al. (2019) (b) Morfologia externa do ninho de *Pseudopolybia compressa* Res. Ducke. Fonte: Somavilla, A. (Reserva Ducke) (c) Morfologia interna do ninho de *Chartergellus trinitatis*. Fonte: Carpenter et al. (2019) (d) Morfologia interna do ninho de *Pseudopolybia cryptica* Fonte: Somavilla et al. (2021) ..... 51

### Lista de figuras Apêndice C

**Figura 1.** Clado A, conformado pelas espécies *C. jeannei*, *C. amazonicus*, *C. afoveatus* e *C. zuchii*. Os círculos fechados representam as sinapomorfias e os círculos vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem-se ao caráter suportado e os de baixo o estado de caráter..... 54

**Figura 2.** Clado B, composto pelas espécies *C. atectus*, *C. nigerrimus*, *C. communis*, *C. punctatior*, *C. flavoscutellatus*, *C. zonatus*, *C. sanctus*, *C. golfitensis*. Os círculos fechados representam as sinapomorfias e os círculos vazios as homoplasias. Os números acima de cada círculo referem ao caráter suportado e os de baixo o estado de caráter ..... 54

### Lista de figuras Apêndice D

**Figura 1.** Mapa de distribuição das espécies do gênero *Chartergellus* Bequaert, 1938. .... 55

## Lista de figuras Apêndice E

**Figura 1.** (a) Pronoto sem fôvea lateral em *C. afoveatus*; (b) Pronoto com fôvea lateral em *C. communis*; (c) Gena com pubescência completa em *C. afoveatus* (d) Gena com pubescência até a metade em *C. communis* (e) Clípeo com pubescência completa em *C. afoveatus*; (f) Clípeo com pubescência ausente nos lóbulos laterais e o ápice em *C. atectus*..... 56

**Figura 2.** (a) Metasoma com bandas de coloração em *C. afoveatus*; (b) Metasoma em *C. communis*; (c) Escutelo completamente amarelo em *C. flavoscutellatus* (d) Escutelo completamente negro em *C. communis* (e) Escutelo com banda amarela só na região anterior em *C. jeannei* (f) Olhos sem cerdas e em contato com o clípeo em *C. flavoscutellatus*..... 57

**Figura 3.** (a) Olhos sem cerdas em *C. communis*; (b) Olhos com cerdas em *C. zuchii*; (c) Estreitamento abrupto da margem inferior da gena em *C. nigerrimus*; (d) Estreitamento gradual da margem inferior da gena em *C. communis*; (e) Tamanho do espaço malar em *C. nigerrimus* (f) Tamanho do espaço malar em *C. communis*..... 58

**Figura 4.** (a) Metanotum sem banda de coloração em *C. nigerrimus* (b) Metanotum com banda de coloração amarela em *C. communis* (c) Clípeo com pubescência só na região anterior e em contacto com os olhos em *C. amazonicus* (d) Clípeo com pubescência até a metade ou mais e estreitamente contacto ou levemente separado dos olhos em *C. jeannei* (e) Escutelo sem banda de coloração em *C. amazonicus* (f) Escutelo com banda de coloração só na região anterior em *C. jeannei*. ..... 59

**Figura 5.** (a) Vista dorsal da pubescência e pontuação em *C. amazonicus*; (b) Vista dorsal da pubescência e pontuação em *C. jeannei*; (c) Clípeo separado dos olhos em *C. zuchii*; (d) Clípeo em contato com os olhos em *C. punctatior*; (e) Clípeo amplamente separado dos olhos em *C. sanctus*; (f) Mandíbula com a borda basal projetada em *C. zuchii*. ..... 60

**Figura 6.** (a) Mesoescuto e humero com pontuação marcada em *C. punctatior*; (b) Mesoescuto e humero com pontuação fraca e esparsa em *C. atectus*; (c) Mesopleura com fenda escrobal raso e pontuação marcada (d) Mesopleura com fenda escrobal profundo e pontuação esparsa em *C. atectus*. ..... 61

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Matriz de dados morfológica construída no programa Winclada para a análise filogenética do gênero *Chartergellus*. O símbolo “?” significa dados faltantes .....33

## REFERENCIAL TEÓRICO

As vespas sociais ou marimbondos, constituem um grupo de insetos tradicionalmente reconhecido por seus hábitos comportamentais, que variam desde sistemas defensivos coordenados até uma organização social bem estabelecida (Torres et al. 2012). O grupo de vespas sociais faz parte da ordem Hymenoptera: Vespidae, que, juntamente com famílias conhecidas por desempenhar funções ecológicas como polinização (Apidae), dispersão de sementes (Formicidae), controle biológico (Braconidae e Ichneumonidae) etc, além de uma vasta quantidade de outras famílias, representam aproximadamente 150 mil espécies descritas (Araújo et al. 2019).

Vespidae possui como principais características: antenas com 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos, margem interna dos olhos medianamente emarginada, o pronoto é estendido lateralmente alcançando a tégula; o comprimento da primeira célula discoidal das asas anteriores é sempre maior que a basal e há presença de espinhos nos parâmeros da genitália dos machos (Sarmiento & Carpenter, 2006). A família é representada por 5465 espécies em todo o mundo e é amplamente diversificada nas regiões tropicais (Carpenter & Gadallah, 2022). Está composta por seis subfamílias, que são organizadas de acordo com o nível de sociabilidade: espécies solitárias (Eumeninae, Euparagiinae e Masarinae) e espécies eusociais (Stenogastrinae, Vespinae, Polistinae) (Noll et al. 2020). De acordo com as relações filogenéticas de Carpenter (1993) e Pickett e Carpenter (2010), sugere-se que todas as subfamílias são monofiléticas, e a eussocialidade surgiu uma única vez no clado (Stenogastrinae + (Polistinae + Vespinae)). No entanto, no trabalho de Piekarski et al. (2018) baseado em informações moleculares, sugere-se que a eussocialidade tenha surgido mais de uma vez no grupo e apresenta diferentes relações entre as subfamílias.

Dentro das subfamílias mencionadas, Polistinae com distribuição cosmopolita, contém a maior riqueza, diversidade e variedade de comportamento dentro das vespas sociais com aproximadamente 1000 espécies distribuídas em 25 gêneros e 4 tribos (Martin, 2020). Embora a maioria das espécies tenha sido registrada em ambientes naturais, algumas, devido aos seus hábitos oportunistas, podem ser encontradas em ambientes urbanizados, interagindo indiretamente com os seres humanos, o que pode causar certo desconforto. Essa interação muitas vezes desvia a atenção das diversas funções ecológicas que as vespas podem desempenhar (Sumner et al. 2018).

Apesar que as vespas não serem consideradas polinizadores primários e não terem recebido grande importância nos processos ecológicos, apresentam uma grande variedade de funções ecológicas que as tornam um modelo biológico ideal para o estudo dos ecossistemas (Brock et al. 2021). Southon et al. (2019), registram que as larvas das vespas sociais são em sua maioria alimentadas com proteína animal, principalmente obtida pela caça ativa de larvas de outros insetos em sua maioria lepidópteros e dípteros. Essa característica as torna elementos controladores de populações de diferentes tipos de insetos fitófagos (Picanço et al. 2010). No caso dos adultos, a dieta consiste principalmente em líquidos ou partículas geralmente açucaradas, com fontes principais como pólen, néctar e hemolinfa de alguns insetos entre outros, essas preferências alimentares contribuem indiretamente na polinização de algumas espécies de plantas (Melo et al. 2011). Características mais gerais, como a capacidade de estabelecer colônias de acordo com sua distribuição e em diferentes tipos de biomas (Clemente et al. 2020) e a sensibilidade a mudanças repentinas nas condições bióticas (Dejean et al. 2011), tornam as vespas organismos adequados para a avaliação do estado de conservação de diferentes áreas naturais (Brock et al. 2021).

A grande variedade de arquitetura de ninhos é uma característica destacada entre os Polistinae. Segundo Wenzel (1998), os ninhos podem ser elaborados com diferentes tipos de fibras vegetais ou barro e em diferentes tipos de substrato, como construções humanas, árvores, folhas, buracos e rochas, permanecendo ativos por muitos anos e podendo abrigar centenas ou milhares de organismos. Dependendo do tipo de iniciação de colônia, seja enxames ou solitária, Richards, (1978); Wenzel (1998); Carpenter e Marques, (2001) apresentam a classificação dos ninhos em três tipos: Stelocitaros (de Saussure); um ou mais favos prendem-se ao substrato, se não apresentam invólucro são denominados gimnodomos (*Polistes*, *Mischocyttarus*), se apresentam involucro são denominados caliptodomos; Astelocítaro (Richards & Richards, 1951): contém um único favo e involucro em forma de cúpula, sendo as células fixadas diretamente ao substrato; Frangmocítaros (de Saussure): o favo inicial é fixado ao substrato e o invólucro está em contato com as laterais dos favos.

As primeiras relações filogenéticas de Polistinae foram propostas por Carpenter (1991, 1993) e Wenzel e Carpenter (1994). Com base em caracteres morfológicos a subfamília é dividida nas tribos Ropalidiini (4), Polistini (1), Mischocyttarini (1) e Epiponini (19). Nos trabalhos de Arevalo et al. (2004), Pickett e Carpenter (2010) baseados em dados moleculares os grupos basais estão bem resolvidos e as tribos são suportadas com grupos

monofiléticos. Das quatro tribos mencionadas apenas Ropalidiini ocorre nos trópicos orientais e Australia, das outras três ocorrem na região neotropical (Silveira et al. 2021).

Mischocyttarini com um único gênero: *Mischocyttarus*, é o maior entre as vespas sociais com 250 espécies distribuídas em 11 subgêneros que ocorrem essencialmente na região neotropical com poucas espécies no sudeste dos Estados Unidos e Columbia Britânica (Silveira et al. 2021). Polistini também com um único gênero cosmopolita: *Polistes*, têm 238 espécies descritas, sendo registradas 94 para o novo mundo (Somavilla et al. 2021; Somavilla & Carpenter, 2022). Os Epiponini representam a tribo mais diversa de vespas sociais neotropicais com 19 gêneros, são conhecidas por sua característica exclusiva de fundação de colônia por meio de exame onde várias rainhas são acompanhadas por um grande número de operárias (Carpenter, 2004; Silveira et al. 2021). Além disso, apresentam diferentes características sociais como a presença de duas ou mais rainhas na mesma colônia (Poliginia) (Jeanne, 2021).

Dentro dos gêneros de Epiponini, existem diferentes propostas filogenéticas e revisões taxonômicas que contribuem com a organização da tribo (Silveira et al. 2021): *Angiopolybia* (Andena et al. 2007a; Barroso et al. 2022), *Apoica* (Pickett & Wenzel, 2007); *Asteloeca* (Carpenter et al. 2004) *Brachygastra* (Andena et al. 2012), *Charterginus* (Andena et al. 2009a), *Epipona* (Andena et al. 2009b), *Protopolybia* (Junior et al. 2015), *Pseudopolybia* (Andena et al. 2007b, Somavilla et al. 2021), *Synoeca* (Menezes et al. 2015), porém, gêneros como *Agelaia*, *Chartergellus*, *Leipomeles*, e *Parachartergus*, ainda não recebem uma abordagem filogenética ou taxonômica desde o trabalho de Richards (1978).

O gênero Neotropical *Chartergellus* é reconhecido por apresentar cerda curvada no terceiro palpômero labial; fórmula palpal 5:3; metanoto arredondado, carena occipital ausente e sulco dorsal no mesepisternum (Somavilla & Andena, 2019). É composto por treze espécies estritamente neotropicais, das quais dez ocorrem no Brasil, sendo cinco endêmicas (Somavilla et al. 2021). Diferentes trabalhos registram a *Chartergellus* como um excelente modelo biológico para o desenvolvimento de estudos que variam desde ecológicos até de importância médica (Chavarria & West-Eberhard, 2010).

Mateus et al. (1999), descreveram diferentes ninhos de *C. communis* onde determinaram o tamanho médio das colônias com aproximadamente 1342 células, concluindo que o gênero faz parte do grupo de vespas da tribo que apresenta tamanho de colônia relativamente pequeno. Chavarria e West-Eberhard (2010), apresentam informação sobre a história natural do gênero com dados de comportamento e desenvolvimento da colônia em *C.*

*punctatior* e *C. golfitensis*. Finalmente se tem estudos mais especializados que caracterizam os peptídeos presentes no veneno de *C. communis* (Lopes et al. 2017), e avaliam o potencial antitumoral do peptídeo *Chartergellus*-CP1 em linhagens celulares de câncer de mama humano, obtendo efeitos citotóxicos do peptídeo (Lopes et al. 2022).



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andena, S. R., Noll, F. B., Carpenter, J. M., & Zucchi, R. (2007a). Phylogenetic analysis of the Neotropical social wasps of the genus *Angiopolybia* Araujo, 1946 (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). *Zootaxa*, 1427(1), 57-64.
- Andena, S. R., Noll, F. B., Carpenter, J. M., & Zucchi, R. (2007b). Phylogenetic analysis of the neotropical *Pseudopolybia* de Saussure, 1863, with description of the male genitalia of *Pseudopolybia vespiceps* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *American Museum Novitates*, 2007(3586), 1-11.
- Andena, S. R., Noll, F. B., & Carpenter, J. M. (2009a). Cladistic analysis of *Charterginus* Fox, 1898 (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). A neotropical genus of social wasps. *Journal of Natural History*, 43(19-20), 1183-1193.
- Andena, S. R., Carpenter, J. M., & Pickett, K. M. (2009b). Phylogenetic analysis of species of the neotropical social wasp *Epipona* Latreille, 1802 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini). *ZooKeys*, 20(2), 385-398.
- Andena, S. R., & Carpenter, J. M. (2012). A phylogenetic analysis of the social wasp genus *Brachygastra* Perty, 1833, and description of a new species (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *American Museum Novitates*, 2012(3753), 1-38.
- Araújo, R. C. S., Lima, G. S., de Sousa, P. O., de Carvalho, J. A. R., & Rocha, T. L. (2019). Entomofauna da Área de Proteção Ambiental Morros Garapenses: Conhecimento e Educação Ambiental. *Revista Brasileira de Meio Ambiente*, 7(2). DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.3524765>
- Arevalo, F., Zhu, Y., Carpenter, J. M. & Strassmann, J. E. (2004). The phylogeny of the social wasp subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial CO1 sequence, and morphological characters. *BMC Evolutionary Biology*, 4: 1-8 DOI:[10.1186/1471-2148-4-8](https://doi.org/10.1186/1471-2148-4-8)
- Barroso, P. C. S., Menezes, R. S. T., de Oliveira, M. L., & Somavilla, A. (2022). A systematic review of the Neotropical social wasp genus *Angiopolybia* Araujo, 1946 (Hymenoptera: Vespidae): species delimitation, morphological diagnosis, and geographical distribution. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 80, 75-97.

- Carpenter, J. M. (1991). Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In: Ross, K. G. & Mathews, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, 677 pp
- Carpenter, J. M. (1993). Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America. In: Goldblatt, P. (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, 648p.
- Carpenter, J. M. (2004). Synonymy of the genus *Marimbonda* Richards, 1978, with *Leipomeles Möbius*, 1856 (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae), and a new key to the genera of paper wasps of the New World. *American Museum Novitates*, (3465), 1-16.
- Carpenter, J. M., & Gadallah, N. S. (2020). Biodiversity of the aculeate wasps (Hymenoptera: Aculeata) of the Arabian Peninsula: Vespoidea, Vespidae. *Zootaxa*, 4754(1), 191-216.
- Carpenter, J. M., & Marques, O. M. (2001). Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil. *Universidade Federal da Bahia, Departamento de Fitotecnia, Bahia, CD-ROM*, 147p.
- Carpenter, J. M., Do Nascimento, F. S., Mateus, S., Noll, F. B., & Kojima, J. I. (2004). A revision of the genus *Asteloeca* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). *American Museum Novitates*, 2004(3427), 1-12.
- Chavarría-Pizarro, L. & West-Eberhard, M.J. (2010). The behavior and natural history of *Chartergellus*, a little-known genus of neotropical social wasps (Vespidae Polistinae Epiponini). *Ethology, Ecology and Evolution*, 22: 317-343.
- Clemente, M. A., Guevara, R., Moleiro, H. R., Silveira, O. T., & Giannotti, E. (2020). Community structure and composition of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in different vegetation types in Sao Paulo, Brasil. *Sociobiology*, 67(3), 449-461.
- Dejean, A., Cereghino, R., Carpenter, J. M., Corbara, B., Hérault, B., Rossi, V., ... & Bonal, D. (2011). Climate change impact on Neotropical social wasps. *PLoS One*, 6(11), e27004.
- Jeanne, R. L. (2021). The evolution of swarm founding in the wasps: Possible scenarios. 23-46. In Prezoto, F., Santos Nascimento, B., Correa, B. & Somavilla, A. (Eds). *Neotropical Social Wasps: Basic and applied aspects*. Springer Nature Switzerland AG. ISBN 978-3-030-53510-0. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-53510-0>
- Junior, J., Silveira, O. T., & Carpenter, J. M. (2015). Phylogeny of *Protopolybia* Ducke, 1905 and taxonomic revision of the *Protopolybia exigua* species-group (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae), with description of four new species. *Zootaxa*, 3956(2), 151-182.

- Lopes, K. S., Campos, G. A. A., Camargo, L. C., de Souza, A. C. B., Ibituruna, B. V., Magalhães, A. C. M., ... & Mortari, M. R. (2017). Characterization of two peptides isolated from the venom of social wasp *Chartergellus communis* (Hymenoptera: Vespidae): Influence of multiple alanine residues and C-terminal amidation on biological effects. *Peptides*, *95*, 84-93.
- Lopes, K. S., Mortari, M., Oliveira, H., & Bastos, V. (2022). Antitumoral potential of Chartergellus-CP1 peptide from *Chartergellus communis* wasp venom in two different breast cancer cell lines (HR+ and triple-negative). *Toxicon*, *216*, 148-156. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2022.07.004>
- Mateus, S., Noll, F. B., & Zucchi, R. (1999). Caste differences and related bionomic aspects of *Chartergellus communis*, a neotropical swarm-founding polistine wasp (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini). *Journal of the New York Entomological Society*, 390-405.
- Martin, S. J. (2020). The Old World Versus New World Social Wasps: Similarities, Differences, and Threats, 317-326. In Prezoto, F., Santos Nascimento, B., Correa, B. & Somavilla, A. (Eds). *Neotropical Social Wasps: Basic and applied aspects*. Springer Nature Switzerland AG. ISBN 978-3-030-53510-0. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-53510-0>
- Mello, M. A., de Mendonça Santos, G. M., Mechi, M. R., & Hermes, M. G. (2011). High generalization in flower-visiting networks of social wasps. *Acta Oecologica*, *37*(1), 37-42.
- Menezes, R. S. T., Brady, S. G., Carvalho, A. F., Del Lama, M. A., & Costa, M. A. (2015). Molecular phylogeny and historical biogeography of the neotropical swarm-founding social wasp genus *Synoeca* (Hymenoptera: Vespidae). *PLoS One*, *10*(3), e0119151.
- Picanço, M. C., de Oliveira, I. R., Rosado, J. F., da Silva, F. M., da Costa Gontijo, P., & da Silva, R. S. (2010). Natural Biological Control of *Ascia monuste* by the Social Wasp *Polybia ignobilis*(Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*, *56*(1), 67-76.
- Pickett, K. M., & Wenzel, J. W. (2007). Revision and cladistic analysis of the nocturnal social wasp genus, *Apoica* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). *American Museum Novitates*, *2007*(3562), 1-30.
- Pickett, K. M. & Carpenter, J. M. (2010) Simultaneous analysis and the origin of Eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, *68*, 3- 33.
- Piekarski, P. K.; Carpenter, J. M.; Lemmon, A. R.; Lemmon, E. M. & Sharanowski, B. J. (2018) Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution on Wasps

(Vespidae). *Molecular Biology and Evolution*, 35 (9), 2097-2109.  
DOI: [10.1093/molbev/msy124](https://doi.org/10.1093/molbev/msy124)

Richards, O. W. (1978). *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. London: British Museum (Natural History), 580 p.

Sarmiento, C. E. & Carpenter, J. M. (2006). Capítulo 50: Familia Vespidae. In: Fernández, F. & Sharkey, M.J (Eds). *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Serie Entomología Colombiana, Sociedad Colombiana de Entomología, Bogotá D.C., Colombia, 896 pp.

Silveira, O. T., Andena, S. R., Somavilla, A., & Carpenter, J. M. (2021). Phylogeny and classification of the Neotropical social wasps. 267-291. In Prezoto, F., Santos Nascimento, B., Correa, B. & Somavilla, A. (Eds). *Neotropical Social Wasps: Basic and applied aspects*. Springer Nature Switzerland AG. ISBN 978-3-030-53510-0. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-53510-0>

Somavilla, A., & Andena, S. R. (2019). A new species of the swarming social wasp *Chartergellus bequaert*, 1938 (Vespidae: Polistinae: Epiponini) from Acre, Brasil. *Volume 66, Número 4, Pags. 602-605*.

Somavilla, A., & Carpenter, J. M. (2022). Description of a new amazonian species of *Polistes* (Epicnemius)(Vespidae: Polistinae: Polistini). *Entomologica Americana*, 128(1-4), 11-16.

Somavilla, A., Oliveira, M. L. D., & Silveira, O. T. (2012). Guia de identificação dos ninhos de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 56, 405-414.

Somavilla, A., Barroso, P. C., Aragão, M., Mateus, S., & Menezes, R. S. (2021). An integrative taxonomic and phylogenetic approach reveals a new Neotropical swarm-founding social wasp, *Pseudopolybia cryptica* sp. n.(Vespidae: Polistinae: Epiponini). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 79, 25-35.

Somavilla, A., Barbosa, B. C., de Souza, M. M., & Prezoto, F. (2021). List of species of social wasps from Brasil. 293-316. In Prezoto, F., Santos Nascimento, B., Correa, B. & Somavilla, A. (Eds). *Neotropical Social Wasps: Basic and applied aspects*. Springer Nature Switzerland AG. ISBN 978-3-030-53510-0. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-53510-0>

Southon, R. J., Fernandes, O. A., Nascimento, F. S., & Sumner, S. (2019). Social wasps are effective biocontrol agents of key lepidopteran crop pests. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1914), 20191676.

Sumner, S., Law, G., & Cini, A. (2018). Why we love bees and hate wasps. *Ecological Entomology*, 43(6), 836-845.

Torres, V. O., Montagna, T. S., Raizer, J., Antonialli-Junior, W. F., & Jeanne, R. (2012). Division of labor in colonies of the eusocial wasp, *Mischocyttarus consimilis*. *Journal of insect science*, 12(1). DOI: [10.1673/031.012.2101](https://doi.org/10.1673/031.012.2101)

Wenzel, J. W. (1998). Generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). *American Museum Novitates*, 3224, 1-39.

Wenzel, J.W. & Carpenter, J.M. (1994). Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. In: Eggleton P, Vane-Wright R (eds). *Phylogenetics and Ecology*. Academic Press, London, pp 79-101.

## INFORMAÇÕES SOBRE A DISSERTAÇÃO

A presente dissertação foi elaborada em capítulo único seguindo as normas estabelecidas pela revista *Sociobiology*, no Apêndice A se lista o material revisado da análise filogenética. No Apêndice B é apresentado em formato de nota científica a nova sinonímia entre *Chartergellus trinitatis* e *Pseudopolybia compressa*. Por fim, nos Apêndices C, D e E, estão incluídas as figuras que representam os clados da árvore filogenética, o mapa de distribuição e chave de identificação das espécies.

**Título resumido:** Análise filogenética do gênero *Chartergellus*

Tipo de manuscrito: **Artigo**

**Análise filogenética do gênero de vespas sociais neotropical *Chartergellus* Bequaert  
(1938) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini)**

Mario. N. Daza-Gongora<sup>1</sup>, Sergio. R. Andena<sup>1</sup>, Fernando. B. Noll<sup>2</sup>, James. M. Carpenter<sup>3</sup>

1. Programa de pós-graduação em Ecologia e Evolução, Divisão de Entomologia, Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Feira de Santana, Av. Transnordestina, s n, CEP 44036-900, Feira de Santana, BA, Brasil.

2. Dept. de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas (IBILCE), Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), São José do Rio Preto, SP, Brazil

3. Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History

**Palavras-chave:** vespas sociais, análise filogenética, taxonomia, *Chartergellus*, chave de identificação

**Autor para correspondência:**

Mario Nicolas Daza Góngora

Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Av. Transnordestina, s n, Novo Horizonte  
- CEP 44036-900

E-mail: dazagmn@gmail.com

## RESUMO

O gênero de vespas sociais neotropical *Chartergellus* com 12 espécies descritas é revisado. A análise filogenética das espécies do gênero, usando caracteres morfológicos e de ninho, resultou em uma única árvore filogenética com 185 passos, índice de consistência 0,48 e índice de retenção 0.61. As relações entre as espécies é a seguinte: ((*C. jeannei* + (*C. amazonicus* + (*C. afoveatus* + *C. zucchi*))) + ((*C. atectus* + *C. nigerrimus*) + ((*C. communis* + *C. punctator*) + ((*C. flavoscutellatus* + *C. zonatus*) + (*C. sanctus* + *C. golfitensis*))))). A monofilia do Gênero foi confirmada e uma nova chave de identificação é apresentada.

## INTRODUÇÃO

*Chartergellus* é um pequeno gênero de vespas sociais neotropicais com 12 espécies descritas: *Chartergellus amazonicus* Richards, *Chartergellus communis* Richards, *Chartergellus sanctus* Richards, *Chartergellus nigerrimus* Richards, *Chartergellus punctator* Richards, *Chartergellus atectus* Richards, *Chartergellus zonatus* Spinola. (Richards, 1978); *Chartergellus afoveatus* Cooper; *Chartergellus golfitensis* West-Eberhard; *Chartergellus jeannei* Andena & Soleman; *Chartergellus zucchi* Mateus & Andena, e *Chartergellus flavoscutellatus* Somavilla (Somavilla & Andena, 2019). Sua distribuição se estende desde a região norte da costa rica até o sudeste do Brasil (Silveira et al. 2021).

Richards, (1978) reconhece o gênero por apresentar cerda curva no terceiro palpômero labial; fórmula palpal 5:3; metanoto arredondado, carena occipital ausente e sulco dorsal no mesepisternum. Dentro as espécies do gênero, *Chartergellus afoveatus* é a única espécie que não apresenta fôvea pronotal (Cooper, 1993). Segundo Wenzel (1998), os ninhos de *Chartergellus* são tipicamente arbóreos tipo stelocitário caliptodomo, feitos de fibra vegetal longa, construídos diretamente no substrato com presença de favos múltiplos e pedicelo fibroso. O envelope geralmente tem cor cinza, o que serve para camuflar-se com o local de nidificação e que confere proteção adicional (Mateus et al. 1999, Silva et al. 2022).

De maneira geral, os ninhos das espécies apresentam o mesmo tipo de fundação em enxame, disposição de favos, pedicelos e envoltura (Chavarría & West-Eberhard, 2010), No entanto, dentro do gênero destacam-se duas exceções: Richards (1978) reportou que o ninho de *C. atectus* não possui envelope e é construído entre folhas que oferecem proteção; os espécimes analisados de *C. afoveatus* por Cooper, (1993) estavam coletando terra e barro ao momento da captura o que faz suspeitar que o ninho seja feito a partir desse material.



## Histórico taxonômico

Entre os Epiponini, *Chartergellus* foi identificado pela primeira vez por Bequaert (1938), onde erroneamente foi catalogado como um novo subgênero de *Parachartergus* para conter apenas uma espécie incomum: *Vespa frontalis* Fabricius 1804. Posteriormente, Richards (1978), ao fazer revisão detalhada desta espécie, encontrou diferenças marcadas nos palpos labiais, identificando a fórmula palpal 5:3 e não 6:4 como foi descrito por Bequaert (1938). Desta forma, o gênero *Chartergellus* foi estabelecido, e a espécie *Chartergellus frontalis* que apresentava diferentes variações, foi designada por Richards (1978) como *Chartergellus amazonicus* que é a espécie tipo do gênero. Além disso, na mesma revisão se apresentam as espécies: *Chartergellus communis* Richards, *Chartergellus sanctus* Richards, *Chartergellus nigerrimus* Richards, *Chartergellus punctatior* Richards, *Chartergellus atectus* Richards, *Chartergellus zonatus* Spinola. Posteriormente, foram descritas as seguintes espécies: *Chartergellus afoveatus* Cooper (Cooper, 1993), *Chartergellus golfitensis* West-Eberhard (West-Eberhard et al. 2010), *Chartergellus jeannei* Andena & Soleman (Grandinete et al. 2015), *Chartergellus zucchini* Mateus & Andena (Mateus et al. 2015), *Chartergellus flavoscutellatus* Somavilla (Somavilla & Andena, 2019).

## Posicionamento filogenético

Em Carpenter (1991), com base em caracteres morfológicos, foi proposto um clado no qual *Chartergellus* é grupo irmão de *Nectarinella*. Wenzel (1993), usando caracteres relacionados à arquitetura do ninho, posicionou *Chartergellus* em uma politomia com *Nectarinella* e *Leipomeles*. Nas filogenias de Wenzel e Carpenter (1994) e Noll et al. (2004), o ramo (*Pseudopolybia* + (*Parachartergus* + (*Leipomeles* + (*Nectarinella* + *Chartergellus*)))) é suportado como grupo monofilético estável.

Nas análises combinadas de eusocialidade da família Vespidae de Pickett e Carpenter (2010) e Piekarski et al. (2018), incluem-se representantes de *Chartergellus*, onde no primeiro trabalho *C. amazonicus* e *C. communis* corroboram as relações filogenéticas entre *Pseudopolybia* e *Chartergellus*. Vale ressaltar que entre as análises, outros gêneros como *Nectarinella*, *Leipomeles* e *Parachartergus* não foram amostrados; no segundo estudo, se utilizou apenas *C. amazonicus*. Recentemente, Noll et al. (2020) apresentam o maior trabalho sobre sistemática, evolução e arquitetura dos ninhos de Epiponini, onde as relações filogenéticas do gênero foram apresentadas da seguinte maneira: (*C. amazonicus* + (*C. jeannei* + (*C. zonatus* + (*C. atectus* + *C. communis*))))).

Devido à filogenia inconclusa resultante da adição de novas espécies proposta por Andena (2007) e não publicada, este trabalho apresenta a hipótese filogenética do gênero *Chartergellus*, baseada em dados morfológicos e na arquitetura do ninho, além disso, é fornecida a chave de identificação para as diferentes espécies.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Obtenção do Material**

Para reconstruir as relações entre as espécies do gênero *Chartergellus*, bem como testar sua monofilia, foi utilizado um total de 157 espécimes para o levantamento dos caracteres morfológicos, obtidos através da observação direta de fêmeas adultas (Apêndice A). O material foi fornecido via empréstimo pelos curadores responsáveis de cada coleção. As instituições marcadas com "\*" indicam que o material foi fornecido de maneira remota através de imagens:

**AMNH** (American Museum of Natural History, Estados Unidos da América)

**DZSJR** – **Hymenoptera** (Coleção de Hymenoptera, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", São José do Rio Preto, Brasil)

**ICN-UNAL** (Instituto de Ciências Naturales, Universidad Nacional de Colômbia) \*.

**INPA** (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil)

**MPEG** (Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil)

**MZUEFS** (Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana, Brasil)

**RPSP** (Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil)

## **Escolha dos terminais**

As 12 espécies descritas até o momento do gênero *Chartergellus* foram revisadas taxonomicamente e incluídas nas análises filogenéticas (Apêndice A). Partindo das relações observadas em Noll et al. (2020), para a polarização de caracteres por enraizamento dos grupos externos, foram selecionadas as espécies: *Agelaia cajennensis*, *Angiopolybia pallens*, *Pseudopolybia vespices*, *Leipomeles dorsata*, *Nectarinella xavatinensis* e *Parachartergus fraternus*, os últimos quatro gêneros compartilham com *Chartergellus* a cerda curvada no ápice do terceiro palpo labial (Nixon & Carpenter, 1993).

## **Levantamento dos caracteres**

O levantamento dos caracteres morfológicos para cada uma das regiões do corpo dos espécimes: cabeça, mesossoma e metassoma, foram realizados por meio de observação direta de fêmeas com auxílio de estereoscópio Leica MZ6 com câmera fotográfica acoplada. O uso de caracteres do ninho promove uma série de informações sobre a evolução do comportamento, por esta razão, foram obtidos a partir da informação publicada por Wenzel e Carpenter (1994), Wenzel (1998) e codificados para todas as espécies.

## **Análise filogenética**

Os caracteres morfológicos derivados do presente estudo foram montados em uma matriz de dados usando o software Winclada versão 1.61 (Nixon, 2002). Um total de 53 caracteres foram estudados, sendo 49 de fêmeas adultas, quatro da arquitetura do ninho e genitália respectivamente. Dentro da matriz foi atribuído o símbolo interrogação (“?”) para a informação desconhecida, o hífen (“-”) para aqueles cujos estados são inaplicáveis e (“[\$]”) para os estados polimórficos. Os caracteres foram tratados como aditivos (Farris, 1982), exceto os caracteres multiestado que foram tratados como não aditivos.

A hipótese filogenética foi obtida por meio do critério da parcimônia utilizando o software TNT, fazendo o uso da ferramenta New Technology Search: Sectorial Search no modo padrão, Ratchet com 200 iterações, Drift com 20 ciclos, 10 rodadas de Tree Fusing, e Random seed igual a 0 (Goloboff et al. 2008). Para verificar a robustez dos ramos, utilizou-se o suporte de Reamostragem Simétrica com 1000 replicações (Goloboff et al. 2008).



Abaixo são listados os caracteres com seus respectivos estados, na Tabela 1 é apresentada a codificação dos mesmos:

- 1. Terceiro palpomero labial:** (0) Sem cerda curva; (1) Com cerda curva
- 2. Segmentos palpo-maxilar:** (0) 6; (1) 5
- 3. Segmentos palpo-maxilar:** (0) 4; (1) 3
- 4. Olhos:** (0) Sem cerdas, (1) Com cerdas
- 5. Clípeo – Olhos:** (0) Em contacto com os olhos; (1) Estreitamente separado dos olhos; (2) Amplamente separado dos olhos
- 6. Clípeo pubescência:** (0) Por toda a superfície do clípeo; (1) Presente só no 1/3 superior do clípeo; (2) Presente cerca de 2/4 do clípeo com o ápice nu
- 7. Clípeo cerdas:** (0) Cerdas longas por todo o clípeo; (1) Cerdas por todo o clípeo, alongando-se na região basal; (2) Cerdas presentes apenas na região basal
- 8. Clípeo perfil:** (0) Convexo; (1) Compresso
- 9. Lobos laterais do clípeo:** (0) Lobo lateral plano, não projetado em direção à mandíbula; (1) Lobo lateral arredondado, projetado em direção à mandíbula
- 10. Margem lateral do clípeo:** (0) Reta; (1) Sinuosa
- 11. Pontuação do clípeo (Profundidade):** (0) Evanescente; (1) Rasa; (2) Profundo
- 12. Base da mandíbula:** (0) Não levantada; (1) Pouco levantada; (2) Distintamente levantada; (3) Fortemente levantada
- 13. Arco na base da mandíbula:** (0) Ausente; (1) Presente, levemente elevado não formando um arco abrupto; (2) Presente, abruptamente elevado formando um arco
- 14. Gena – pubescência:** (0) Presente apenas na metade superior; (1) Presente por toda a superfície; (2) Ausente em ¼ inferior
- 15. Gena – pontuação:** (0) Evanescente; (1) Presente
- 16. Linha interantenal:** (0) Rasa; (1) Profunda
- 17. Gena – cerdas:** (0) Ausente; (1) Presente curtas; (2) Presente longas

- 18. Fronte e vertex – pontuação:** (8) Evanescente; (1) Presente rasa; (2) Presente profunda.
- 19. Espaço malar:** (0) Menos do que o quarto artigo antenal; (1) O mesmo tamanho do que o quarto artigo antenal; (2) Mais longo do que o quarto artigo antenal
- 20. Carina occipital:** (0) Presente; (1) Ausente
- 21. Dimensões do clipeo:** (0) Tao largo quanto longo; (1) Mais largo que longo
- 22. Cerdas na mandíbula:** (0) Presente, nua na região central; (1) Presente, apenas na região inferior; (2) Presentes por toda a superfície
- 23. Margem inferior da Gena:** (0) Estreitando-se a partir do meio da Gena; (1) Estreitando-se gradualmente perto do espaço malar; (2) Estreitando-se abruptamente perto do espaço malar
- 24. Vista dorsal da Gena:** (0) Margem lateral reta, não projetada da margem dos olhos; (1) Margem lateral arredondada projetada por fora da margem dos olhos
- 25. Cerdas no escapo:** (0) Ausente ou curtas; (1) Presente, longas
- 26. Pronoto: Vista dorsal:** (0) Não projetado; (1) Projetado
- 27. Fóvea pronotal (Concavidade):** (0) Ausente ou em concavidade rasa; (1) Concavidade oval profunda.
- 28. Carena pronotal:** (0) Estendendo-se até o meio do pronoto; (1) Estendendo-se até o canto ventral do pronoto.
- 29. Forma da carena pronotal:** (0) Fraca ou afilada; (1) Lamelada; (2) Arredondada
- 30. Carena pronotal (Vista lateral):** (0) Não produzida; (1) Ligeiramente produzida; (2) Fortemente produzida
- 31. Cerdas na região anterior do pronoto (Vista lateral):** (0) Ausente; (1) Presente na região anterior; (2) Presente por todo o clipeo.
- 32. Carena pre-tegular:** (0) Estreita; (1) Largo ou ampla; (2) Ausente
- 33. Pronoto pubescência:** (0) Fraca; (1) Densa
- 34. Pronoto pontuação:** (0) Ausente ou muito esparso; (1) Evanescente separado por aprox. 1 diâmetro; (2) Marcado, separado por menos de 1 diâmetro; (3) Rugoso

- 35. Escudo pontuação:** (0) Ausente ou muito esparsos; (1) Evanescente separado por aprox. 1 diâmetro; (2) Marcado, separado por menos de 1 diâmetro; (3) Rugoso
- 36. Prominência na fóvea:** (0) Não projetada; (1) Projetada
- 37. Mesopleura: área superior esquerda:** (0) Arredondada; (1) Deprimida (concauidade abrupta).
- 38. Sulco dorsal na mesopleura:** (0) Presente (1) Ausente
- 39. Mesopleura: pontuação** (0) Ausentes ou muito esparsas; (1) Raso (separados por aproximadamente 1 diâmetro); (2) Profundo (Separados por menos de 1 diâmetro); (3) Rugosa
- 40. Fenda escrobal (Tamanho):** (0) Traço ou evanescente; (1) Largo; (2) Inconspícuo
- 41. Fenda escrobal (Profundidade):** (0) Sem profundidade; (1) Raso; (2) Profundo
- 42. Margem anterior do escudo:** (0) Completamente ovalado; (1) Ovalado, anteriormente trunco
- 43. Linha escutelar:** (0) Estendendo-se por todo o escutelo; (1) Estendendo-se até a região central; (2) Evanescente ou anteriormente
- 44. Concauidade propodeal:** (0) Plana; (1) Profunda; (2) Rasa
- 45. Válvula propodeal:** (0) Alargado anteriormente, estreito posteriormente; (1) Estreito por toda a extensão; (2) Mais largo por toda a extensão
- 46. Asas:** (0) Hialinas; (1) Enfuscadas; (2) Negras
- 47. Primeiro segmento metasomal:** (0) Mais longo que largo; (1) “Cape Shap”
- 48. Ninho: Envelope:** (0) Ausente; (1) Presente, uma única folha; (2) Presente laminar a imbricado
- 49. Pedicelos:** (0) Horizontais, suspensos do centro; (1) Inclinado, suspenso da borda
- 50. Entrada do ninho:** (0) Downward, (1) Simple hole
- 51. Entrada do ninho:** (0) Não impregnado ou emarginado; (1) Impregnado, emarginado.
- 52. Pedicelos:** (0) Ausente; (1) Presente simples; (2) Presente múltiplos independentes
- 53. Espinho do parâmero:** (0) Longo; (1) Curto

**54. Cerdas no espinho do parâmero: (0) Ausentes; (1) Presentes**

**55. Ângulo basal do parâmero: (0) Obtuso; (1) Afiado**

**56. Processo ventral do aedeago: (0) Não formando um "U" (1) Formando um "U"**

**57. Aedeago - dentição: (0) Curtos e finos; (1) Longos e esclerotizados**





## DISCUSSÃO

Fazendo a comparação com propostas filogenéticas anteriores da tribo Epiponini (Carpenter, 1991. Wenzel & Carpenter 1994), a posição do gênero *Chartergellus* em relação aos outros gêneros não mudou significativamente, já que, o gênero foi recuperado como grupo irmão de *Nectarinella*, com um alto nível de suporte e sinapomorfias exclusivas:

**C7. Clípeo cerdas: (1)** Cerdas por todo o clípeo, alongando-se na região basal.

**C9. Lobos laterais do clípeo: (1)** Lobo lateral arredondado, projetado em direção à mandíbula.

**C14. Gena – pubescência: (2)** Ausente em ¼ inferior.

**C18. Fronte e vertex – pontuação: (1)** Presente rasa.

**C22. Cerdas na mandíbula: (1)** Presente, apenas na região inferior

**C26. Pronoto: Vista dorsal: (1)** Projetado

**C29. Forma da carena pronotal: (2)** Arredondada

Embora, nosso resultado esteja parcialmente alinhado com a filogenia mais recente da tribo Epiponini (Noll et al. 2020), com topologia: (*Angiopolybia* + (*Agelaia* + (*Pseudopolybia* + (*Parachartergus* + (*Leipomeles* + (*Nectarinella* + *Chartergellus*)))))), no cladograma do presente trabalho, o posicionamento dos grupos externos em relação ao clado (*Nectarinella* + *Chartergellus*) é diferente (Fig. 1), isso pode ser causa que a análise foi realizada somente com caracteres morfológicos, devido ao déficit de informação molecular para as espécies analisadas particularmente do gênero *Chartergellus*. Como o objetivo do presente trabalho é o tratamento para *Chartergellus* e não dos grupos externos, refere-se aos trabalhos originais que estabelecem as relações entre os gêneros (Carpenter, 1991, Wenzel & Carpenter, 1994)

### Monofilia de *Chartergellus*

Na presente hipótese filogenética, *Chartergellus* foi recuperado como grupo monofilético suportado por seis sinapomorfias, três exclusivas para o gênero e três homoplasias, respectivamente:

**C31 Cerdas na região anterior do pronoto (Vista lateral):**

(2) Presente

**C32 Carena pre-tegular: (1) Larga**

**C42 Margem anterior do escudo: (1) Ovalado, anteriormente trunco**

**C43 Linha escutelar: (2) Evanescente ou anteriormente**

**C56. Aedeago "Ventral process": (1) Formando um "U"**

Apesar que, caracteres taxonômicos como a fórmula palpal-labial (5-3) e a perda da carena occipital serem amplamente usados para diagnosticar o gênero *Chartergellus* e listados por Richards (1978), Carpenter (1991) e Somavilla e Andena (2019), não fornecem informações filogenéticas para sustentar a monofilia do gênero. Isso ocorre porque esses caracteres são compartilhados com gêneros do grupo externo (Carpenter, 1991; Silveria & Santos-Junior, 2016). Os caracteres [C31 Cerdas na região anterior do pronoto (Vista lateral): (2) Presente] e [C32 Carena pre-tegular: (1) Larga] são registrados como sinapomorfias exclusivas para o gênero e são compartilhados por todas as espécies, embora, os padrões de pubescência e pilosidade em *Chartergellus* sejam relativamente diferentes dos demais grupos. Dentro dos Epiponini existe grande quantidade de polimorfismos, razão pela qual, não se pode inferir um padrão evolutivo exclusivo para o caráter (Takana Junior et al. 2015; da Silva et al. 2021). No caso do caráter [C46 Linha escutelar: (2) Evanescente ou anteriormente], é o único caráter sinapomórfico exclusivo que não está presente em todas as espécies do grupo. Segundo a hipótese aqui proposta, essa característica teria sido revertida secundariamente nas espécies *Chartergellus flavoscutellatus*, *C. jeannei* e *C. zonatus*. Por fim, o caráter [C44 Margem anterior do escudo: (1) Ovalado, anteriormente trunco] foi a única homoplasia morfológica recuperada para o gênero e compartilhada com *Angiopolybia* (Barroso et al. 2021).

Em relação à reamostragem simétrica, os valores de suporte para o gênero *Chartergellus* foram significantes com (89), embora na presente hipótese filogenética tenham sido utilizados apenas dados morfológicos e arquitetura de ninho, não é a primeira vez que *Chartergellus* é recuperado como monofilético. Nas análises combinadas (Morfologia, arquitetura de ninho e informação molecular) de Noll et al. (2020), recuperam o gênero com um alto nível de suporte (100).

## Relações entre as espécies de *Chartergellus*

Na hipótese filogenética proposta por Noll et al. (2020), a topologia do gênero é apresentada como: (*C. amazonicus* + (*C. jeannei* + (*C. zonatus* + (*C. atectus* + *C. communis*)))), onde *C. amazonicus*, aparece basal em relação as outras espécies, porém, a totalidade das espécies não são inclusas dentro da análise. No presente trabalho as espécies são divididas em dois clados principais: Clado A e Clado B.

Clado A, conformado por 4 espécies e com topologia: (*C. jeannei* + (*C. amazonicus* + (*C. afoveatus* + *C. zuchii*))) está suportado por quatro caracteres homoplásticos (Apendice C, Fig 1) e com *C. jeannei* como espécie basal do grupo. O caráter [C12. Base da mandíbula: (2) Distintamente levantada] é recuperado como sinapomorfico para *C. afoveatus* e *C. zuchii*, particularmente o caráter já foi de especial interesse para separar as espécies do gênero como é reportado na chave de Richards, (1978) e nas descrições de Cooper, (1993) e Mateus et al. (2015). Outros caracteres homoplásticos que suportam as relações do clado são [C25. Cerdas no escapo:(1) Presente, longas], [C30. Carena pronotal (Vista lateral): (2) Fortemente produzida] e [C40. Mesopleura: pontuação: (1) Raso (separados por aproximadamente 1 diâmetro)]. Particularmente, o posicionamento de *C. jeannei* e *C. amazonicus* no cladograma, concordam com as observações de Grandinete et al. (2015), pois, as duas espécies têm origem na Amazônia, compartilhando aparentemente o mesmo padrão de coloração.

Clado B, conformado por 8 espécies e com topologia: (((*C. atectus* + *C. nigerrimus*) + ((*C. communis* + *C. punctatior*) + ((*C. flavoscutellatus* + *C. zonatus*) + (*C. sanctus* + *C. golfitensis*)))) (Apêndice C, Fig. 2). O clado é suportado por dois caracteres homoplásticos compartilhados com espécies do Clado A, [C10. Margem lateral do clipeo: (0) Reta; (1) Sinuosa], [C11. Pontuação do clipeo (Profundidade): (2) Profundo] e uma sinapomorfia [C42. Sulco escrobal: (2) Profundo] com perda na espécie *C. flavoscutellatus*. O caráter anteriormente mencionado já foi objeto de consideração na chave de Richards (1978), pois, permite separar espécies dentro do grupo. As primeiras duas espécies em divergir (*C. atectus* + *C. nigerrimus*) tem em comum a forma achatada do clipeo [Caráter 8], embora, seja um caráter compartilhado com *C. communis* e *C. zonatus*, é exclusivo para o gênero, o que pode inferir um padrão evolutivo dentro de *Chartergellus* com origens de estado de caráter independente.

O caráter [C24. Vista dorsal da Gena: (1) Margem lateral arredondada projetada por fora da margem dos olhos] agrupa as espécies (*Chartergellus communis* + *C. punctatior*), compartilhado também com *C. zuchii* e *C. sanctus* dentro de *Chartergellus*. Mesmo que Richards (1978), agrupa taxonomicamente as espécies anteriormente mencionadas por

compartilhar “um arco abruptamente elevado na base da mandíbula” e não pôr o caráter referido; na hipótese aqui proposta, o caráter 24 que já foi usado para diagnosticar algumas espécies de Epiponini, parece ter relevância filogenética para *Chartergellus* (Carpenter et al. 2004). (*Chartergellus flavoscutellatus* + *C. zonatus*), estão suportadas por os padrões de pubescência e pilosidade no clipeo, além disso, ambas espécies compartilham linha escutelar estendendo-se até a região central [Caráter 45], tal agrupamento das espécies está alinhado com as observações de Somavilla e Andena (2019), onde, as variações amarelas de *C. zonatus* se assemelham a *C. flavoscutellatus*, diferenciando-se apenas na presença de pilosidade nos olhos e margens laterais do clipeo.

Desde uma abordagem geográfica, a grande maioria das espécies do Clado B tem sobreposição de espécies, (*C. atectus* + *C. nigerrimus*) são espécies que ocorrem na Colômbia e parte do bioma amazônico (Richards, 1978). (*Chartergellus communis* + *C. punctatior*) são amplamente registradas por toda a região neotropical (Richards, 1978; Chavarria-Pizarro & West-Eberhard, 2010; Silva et al. 2022). O clado composto por (*Chartergellus flavoscutellatus* + *C. zonatus*) é formado por espécies recorrentes na região amazônica brasileira, sendo *C. flavoscutellatus* exclusiva (Acre) e *C. zonatus* ocorrente também ao sudeste do Brasil (West-Eberhard et al. 2010; Somavilla & Andena, 2019). Por fim, o clado mais derivado recupera as espécies que tem localidade restrita e não compartilhada (*C. sanctus* + *C. golfitensis*), *C. sanctus* esta restricta para o sudeste do Brasil e *C. golfitensis* para a região norte da Costa rica (Richards, 1978; West-Eberhard et al. 2010), as duas espécies são suportadas pôr os padrões de pontuação na gena e o pronoto, embora, os caracteres anteriormente mencionados tenha sido amplamente usados para Epiponini, dentro de *Chartergellus*, aparentemente apresenta origens independentes, já que, é compartilhado por espécies dos dois clados mencionados.

### **Chave de identificação para as espécies do gênero *Chartergellus* Bequaert 1938**

Como resultado das análises morfológicas das diferentes espécies do gênero *Chartergellus*, se apresenta a chave atualizada para as 12 espécies descritas até o momento. A chave de identificação foi produzida tendo como base o trabalho de Richards (1978) (Apêndice D, Fig. 1-6).

**1.** Pronoto sem fóvea lateral (Fig. 1a). Gena com pubescência alcançando o espaço malar (Fig. 1c), Clipeo com pubescência cobrindo toda a superfície (Fig. 1e). Metassoma com amplas

- bandas amarelas nos tergos II – V e faixa dorsolateral amarela não continua no tergo II (Fig. 2a). (Bolívia) ..... ***C. afoveatus* Cooper**
- Pronoto com fóvea lateral (Fig. 1b), Gena com pubescência presente um pouco mais da metade (0.75) (Fig. 1d), nunca em contato com o espaço malar. Clípeo com pubescência até a metade ou mais, nunca atingindo os lóbulos laterais e o ápice (Fig. 1f). Metassoma podendo ter ou não bandas amarelas delgadas nos tergos I-III, faixa dorsolateral amarela no tergo II ausente (Fig. 2b) .....**2**
- 2. Escutelo completamente amarelo (Fig. 2c) .....3**
- Escutelo completamente negro (Fig. 2d) ou com banda amarela só na região anterior (Fig. 2e) .....**4**
- 3. Clípeo em contacto com os olhos. Olhos sem cerdas (Fig. 2f). (Brasil, Acre) ..... *C. flavoscutellatus* Somavilla**
- Clípeo estreitamente separado dos separado dos olhos. Olhos com cerdas curtas e esparsas. (Brasil)..... ***C. zonatus* Spinola**
- 4. Olhos sem cerdas (Fig. 3a) ..... 5**
- Olhos com cerdas (Fig. 3b) .....**6**
- 5. Região inferior da Gena estreitando-se abruptamente (Fig. 3c), espaço malar claramente mais longo que o quarto artículo antenal (Fig. 3e). Metanotum completamente negro (Fig. 4a). base das mandíbulas levantadas, mas não em uma borda estreita. Espécie de coloração negra (Fig. 3e). (Brasil, Colômbia, Ecuador, Peru) ..... *C. nigerrimus* Richards**
- Região inferior da Gena estreitando gradualmente (Fig. 3d), espaço malar tão longo como o quarto artículo antenal (Fig. 3f), base das mandíbulas com borda elevada. Metanotum com banda amarela (Fig. 4b). Face marrom avermelhado alcançando quase a região ocelar (Fig. 3f) (Brasil) ..... ***C. communis* Richards**

6. Face de coloração amarela (Fig. 4c) ou amarelo – avermelhado (Fig. 4d), olhos com cerdas cortas e esparsas .....7
- Face de coloração desde marrom avermelhado até marrom escuro (Fig. 1f), olhos com cerdas densas (Fig. 3b) ..... 8
7. Clípeo em contato com os olhos (Fig. 4c), pubescência no clípeo presente só na região anterior (Fig. 4c), escutelo completamente negro (Fig. 4e). Metasoma com pubescência rasa e pontuação marcada (Fig. 5a). Face amarelo (Fig. 4c). (Brasil, Colombia, Ecuador) ..... *C. amazonicus* Richards
- Clípeo estreitamente separado dos olhos (Fig. 4d), pubescência no clípeo presente mais da metade (Fig. 4d), escutelo com faixa amarela na região anterior (Fig. 4f). Metasoma com pubescência densa e pontuação fraca (Fig. 5b). Face amarelo avermelhado (Fig. 4d). (Brasil, Amazonas) ..... *C. jeannei* Andena & Soleman
8. Clípeo separado dos olhos (Fig. 5c) .....9
- Clípeo em contacto com os olhos ou rara vez estreitamente separado (Fig. 5d) .....10
9. Clípeo amplamente separado dos olhos (Fig. 5e); base das mandíbulas sem uma borda basal forte, escuto com pontuação coarse (Brasil, Espírito Santo) ..... *C. sanctus* Richards
- Clípeo levemente separado dos olhos (Fig. 5c), base das mandíbulas com uma borda basal forte (Fig. 5f), escuto com pontuação densa de tamanho meio, separada por aproximadamente 1 diâmetro. (Brasil, Acre) ..... *C. zucchi* Mateus & Andena
10. Fronte com marca de 3 pontas geralmente de cor marrom avermelhada com a ponta central quase em contato com o ocelo meio, área superior da mandíbula predominantemente branca. (Costa rica) ..... *C. golfensis* West-Eberhard
- Fronte com marca trunca ou arredondada (geralmente de cor marrom escuro), nunca em contato com a área ocelar (Fig. 1f), área superior da mandíbula predominantemente marrom escuro .....11

- 11.** Mesoescuto e úmero com pontuação densa e grossa (Fig. 6a). Mesopleura com pontuação profunda e fenda escrobal raso ou não profundo (Fig. 6c). Mandíbula com borda basal elevado. (Brasil, Colombia, Ecuador, Peru) ..... ***C. punctatior* Richards**
- Mesoescuto e humero com pontuação esparsa e rasa (Fig. 6b). Mesopleura com pontuação rasa e fenda escrobal profundo (Fig. 6d). Mandíbula sem borda basal elevado (Brasil, Colômbia, Guayana Francesa). ..... ***C. atectus* Richards**

Neste trabalho apresentamos a primeira hipótese filogenética para o gênero *Chartergellus* incluindo todas suas espécies. Assim como a proposta de Noll et al. (2020) o gênero foi recuperado como grupo monofilético. No entanto, alguns caracteres taxonômicos relevantes propostos por Richards (1978) resultarem sem informação filogenética para suportar exclusivamente *Chartergellus*. As relações entre as espécies tendem a seguir um padrão geográfico, pois, o posicionamento das espécies que compartilham localidade se evidencia no cladograma obtido. Este é o primeiro trabalho que fornece a chave de identificação atualizada para *Chartergellus*, incluindo proposta de novos caracteres e ilustrações que podem auxiliar nas identificações.

Por fim, embora a proposta filogenética esteja suportada neste trabalho apenas por dados morfológicos, é essencial adicionar dados moleculares. A combinação de dados filogenéticos provenientes de ambas fontes é fundamental, pois auxilia no estabelecimento de relações em espécies com similaridade morfológica.



## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos a Alexandre Somavilla (INPA) pelo empréstimo de material e informações valiosas na análise filogenética; Gabriel Melo (UFPR) e Carlos Sarmiento (UNAL) por fornecer informação sobre as espécies do gênero. Este trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

## **CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES**

MND: Conceituação, Análise formal, Investigação, Redação, Visualização, Supervisão

SRA: Conceituação, Análise formal, Supervisão

FBN: Análise formal, Supervisão

GB: Análise formal

JMC: Supervisão

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andena, S.R. (2007). Análise filogenética de alguns gêneros de vespas sociais neotropicais (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo. 161p.
- Barroso, P. C. S., Menezes, R. S. T., de Oliveira, M. L., & Somavilla, A. (2022). A systematic review of the Neotropical social wasp genus *Angiopolybia* Araujo, 1946 (Hymenoptera: Vespidae): species delimitation, morphological diagnosis, and geographical distribution. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 80, 75-97.
- Bequaert, J. (1938). A new *Charterginus* from Costa Rica, with notes on *Charterginus*, *Pseudochartergus*, *Pseudopolybia*, *Epipona*, and *Tatua* (Hymenoptera, Vespidae). *Rev. Entomol. (Rio de Janeiro)* 9: 99-117.
- Carpenter, J. M. (1991). Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In: Ross, K. G. & Mathews, R. W. *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, 677 pp
- Chavarría-Pizarro, L. & West-Eberhard, M.J. (2010). The behavior and natural history of *Chartergellus*, a little-known genus of neotropical social wasps (Vespidae Polistinae Epiponini). *Ethology, Ecology and Evolution*, 22: 317-343.
- Cooper M. (1993). A new species of *Chartergellus* (Hym., Vespidae, Polistinae, Polybiini) from Bolivia. *Entomologist's Monthly Magazine* 129: 165–166.
- da Silva, M., Mateus, S., & Noll, F. B. (2021). Castes and polymorphisms in Neotropical social wasps. *Neotropical Social Wasps: Basic and applied aspects*, 99-125.
- Farris, J. S. (1982). Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology*, 31(3), 328-334.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786.
- Grandinete, Y.C., Andena, S.R., Soleman, S.A. & Noll, F.B. (2015). *Chartergellus jeannei*, a New Species of the Swarming Social Wasps from the Amazon Forest (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Sociobiology*, 62: 120-123.
- Mateus, S., Noll, F. B., & Zucchi, R. (1999). Caste differences and related bionomic aspects of *Chartergellus communis*, a neotropical swarm-founding polistine wasp (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini). *Journal of the New York Entomological Society*, 390-405.
- Mateus, S., Nascimento, F.S., Aragão, M. & Andena, S.R. (2015). A new species of the

- neotropical social swarming wasp *Chartergellus* Bequaert (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Sociobiology*, 62: 105-108.
- Noll, F. B., Wenzel, J. W. & Zucchi, R. (2004). Evolution of caste in Neotropical swarmfounding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). *American Museum Novitates*, 3467: 1-24.
- Noll, F. B.; Silva, M.; Soleman, R. A.; Lopes, R. B.; Grandinete, Y. C.; Almeida, E. A. B.; Wezel, J. W. & Carpenter, J. M. (2020). Marimbondos: systematics, biogeography, and evolution of social behaviour of neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Cladistics*, 0, 1-19.
- Nixon, K. C. (2002). WinClada, version 1.00. 08. *published by the author, Ithaca, New York*.
- Nixon, K. C., & Carpenter, J. M. (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9(4), 413-426.
- Richards, O. W. (1978). *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. London, British Museum (Natural History), vii+580 p.
- Silva, E. S., Souza, M. M., Barbosa, B. C., Castro, B. M. C., Silva Junior, A. S. P., Zanetti, R., & Zanuncio, J. C. (2022). *Chartergellus communis* (Hymenoptera: Vespidae): nesting and nest camouflage in different phytophysiognomies in the states of Bahia and Minas Gerais, Brasil. *Brasilian Journal of Biology*, 82.
- Silveira, O. T., & Santos-Junior, J. N. A. D. (2016). *Nectarinella manauara*, new species and record of the genus from Brazilian Amazonia (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 60, 238-240.
- Silveira, O. T., Andena, S. R., Somavilla, A., & Carpenter, J. M. (2021). Phylogeny and classification of the Neotropical social wasps. 267-291. In Prezoto, F., Santos Nascimento, B., Correa, B. & Somavilla, A. (Eds). *Neotropical Social Wasps: Basic and applied aspects*. Springer Nature Switzerland AG. ISBN 978-3-030-53510-0. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-53510-0>
- Somavilla, A., & Andena, S. R. (2019). A new species of the swarming social wasp *chartergellus bequaert*, 1938 (Vespidae: Polistinae: Epiponini) from Acre, Brasil. *Volume 66, Número 4, Pags. 602-605*.
- Tanaka Junior, G. M., Soleman, R. A., & Noll, F. B. (2010). Morphological and physiological variation between queens and workers of *Protonectarina sylveirae* (de Saussure)(Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). *Revista Brasileira de Entomologia*, 54, 104-109.

Wenzel, J. M. (1998). A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidade: Vespinae, Polistinae). *American Museum Novitates*, 3224: 1-39.

Wenzel, J.W. & Carpenter, J.M. (1994). Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. In: Eggleton P, Vane-Wright R (eds). *Phylogenetics and Ecology*. Academic Press, London, pp 79-101.

West-Eberhard, M.J., Carpenter, J.M., Gelin, L.F. & Noll, F. (2010). *Chartergellus golfitensis*, a new species of neotropical swarm-founding wasp (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) with notes on the taxonomy of *Chartergellus zonatus* Spinola. *Journal of Hymenoptera Research* 19: 84–93

## APÊNDICE A Material morfológico analisado

*Chartergellus afoveatus*. Bolívia [Departamento de Pando, Porvenir, 1 female (AMNH)]

*Chartergellus amazonicus* Brasil [Amazonas state, Manaus, Reserva Ducke; 4 females (DZSJRP); 8 females (INPA); Amazonas state, Manaus, Embrapa, 2 females (AMNH); Rondônia state, Porto velho, UFRO, 8 females (DZSJRP); 1 female (FFCLRP-USP)] Colômbia [Departamento de Amazonas, Parque Nacional Amacayu, 6 female, (ICN-UNAL) Ecuador [Pastaza, Jibara-Shurupe, 1 female (AMNH)].

*Chartergellus atectus* Brasil [Amazonas state, Novo Airão, 1 female (DZSJRP)] Guayana Francesa [Rio mana, 1 female, (AMNH)]

*Chartergellus communis*. Brasil [Mato grosso do Sul state, Bodoquena, 9 females (DZSJRP), Mato grosso do Sul, Bonito, 2 female (DZSJRP); Goiás state, Fomosa, 12 females (DZSJRP); São Paulo state, São jose do rio preto, 13 female (DZSJRP); São Paulo state, Pedregulho, 2 female (DZSJRP), 2 female (FFCLRP-USP); São Paulo state, Fazenda São Paulo, 2 female (AMNH); Mato grosso state, Nova xavantina, 4 female (DZSJRP); Bahia, Barreiras-Poso do buriti, 4 female (DZSJRP).

*Chartergellus flavoscutellatus* Brasil [Acre state, Bujari, 1 female (INPA)]

*Chartergellus golfitensis* Costa rica [Punta arenas Prov., Refugio de vida silvestre Golfito; 1 male (DZSJRP)].

*Chartergellus jeannei* Brasil [Amazonas state, Manaus, Reserva Ducke, 2 females [paratype] (UEFS), 1 female (DZSJRP)].

*Chartergellus nigerrimus* Brasil [Amazonas state, Mamiraua-Verzea, 2 females, (AMNH); 1 female (INPA)]

*Chartergellus punctatior*. Brasil [Acre state, Rio branco, 3 Female, (DZSJRP); Amazonas state, Mamiraua-Verzea, 3 females, (AMNH)]; Ecuador [Provincia de Napo, Tena, 3 females, (AMNH)]; Peru [Tingo Maria, Huango, 3 females, (AMNH)].

*Chartergellus sanctus* Brasil [Espírito Santo state, Santa Teresa, 1 female [paratype] (AMNH)].

*Chartergellus trinitatis* Trinidad [Cuara Valley, WI., 5 female, 2 male (UEFS); Lopinot Valley, 39 female (AMNH)].

*Chartergellus zonatus* Brasil [Rondônia state, locality nos specified, 1 female (INPA); Rondônia state, Porto velho, UFRO, 1 female (DZSJRP); Espírito Santo state, Conceição da barra, 1 female [paratype] (AMNH)].

*Chartergellus zuchii*. Brasil [Acre state, Rio branco, 2 Female, (DZSJRP); 2 female (UEFS)].

*Agelaia cajennensis* Brasil [Bahia state, locality nos specified, 2 female (UEFS)].

*Angiopolybia pallens* Brasil [locality nos specified, 5 female (DZSJRP)].

*Pseudopolybia vespices*. Brasil [Mato grosso state, Nova xavantina, 2 female (DZSJRP)].

*Leipomeles dorsata* Brasil [locality nos specified, 6 female (DZSJRP)].

*Nectarinella xavatinensis* Brasil [Mato grosso state, Nova xavantina, 2 female (DZSJRP)].

*Parachartergus fraternus* Brasil [locality nos specified, 2 female (UEFS)].

**APÊNDICE B.** Nova sinonímia de *Chartergellus trinitatis*

Título resumido: Nova sinonímia de *Chartergellus trinitatis*

**Nova sinonímia de *Chartergellus trinitatis* Andena & Carpenter, 2019 baseado em evidências morfológicas e arquitetura de ninho**

Mario. N. Daza-Gongora<sup>1</sup>, Sergio. R. Andena<sup>1</sup>, Fernando. B. Noll<sup>2</sup>, Alexandre Somavilla<sup>3</sup>  
& James M. Carpenter<sup>4</sup>

1. Programa de pós-graduação em Ecologia e Evolução, Divisão de Entomologia, Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Feira de Santana, Av. Transnordestina, s n, CEP 44036-900, Feira de Santana, BA, Brasil.

2. Dept. de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas (IBILCE), Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), São José do Rio Preto, SP, Brazil

3. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, Amazonas, Brasil

4 Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History

**Palavras-chave:** vespas sociais, Epiponini, *Pseudopolybia*, *Chartergellus*, nova sinonímia

**Autor para correspondência:**

Mario Nicolas Daza Gongora

Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Av. Transnordestina, s n, Novo Horizonte - CEP 44036-900

Email: [dazagmn@gmail.com](mailto:dazagmn@gmail.com)

## RESUMO

A espécie *Chartergellus trinitatis* Andena & Carpenter, 2019 é sinônimo de *Pseudopolybia compressa* de Saussure, 1854, por apresentar formula palpal-labial (6-4) e presença de sulco dorsal na mesopleura.

O gênero *Chartergellus*, reconhecido por apresentar formula palpal-labial (5-3) e ausência do sulco dorsal na mesopleura, é um pequeno gênero de vespas sociais com treze espécies descritas e com distribuição geográfica que se estende do norte da Costa Rica ao sudeste do Brasil (Somavilla & Andena; 2019). *Chartergellus trinitatis* espécie que se encontra registrada e isolada na ilha de Trinidad, exibe características incomuns dentro do gênero por apresentar arquitetura do ninho igual que as espécies do gênero *Pseudopolybia* e padrão de coloração similar ao encontrado em *Pseudopolybia compressa* (Felizardo et al. 2018; Carpenter et al. 2019). *Pseudopolybia compressa* com formula palpal-labial (6-4) e sulco dorsal na mesopleura, apresenta três morfos diferentes: *morpho compressa* (de Saussure), *morpho luctosa* (Smith) e *morpho laticincta* (Ducke), está amplamente registrada desde América Central até o Brasil (Somavilla et al. 2021). Nas análises morfológicas de Andena et al. (2007) e integrativas de Somavilla et al (2021), concluíram que os morfos anteriormente mencionados são apenas variações de coloração e não necessariamente um táxon reconhecido.

No presente trabalho foi revisado o material tipo de *Chartergellus trinitatis* provenientes do American Museum of Natural History (AMNH) e Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (MZFS), totalizando o holótipo fêmea, 60 parátipos fêmeas, 30 parátipos machos e imagens do material-tipo de *Pseudopolybia compressa* do Natural History Museum (Londres, UK). Através das informações da morfologia das fêmeas, características da genitália dos machos e características da arquitetura de ninho, *Chartergellus trinitatis* se trata de *Pseudopolybia compressa*.

Além da similaridade do padrão de coloração mencionado e a genitália do macho (Comparação com *Pseudopolybia crytica* Somavilla, 2021), o que suporta a sinonímia é a característica morfológica da formula palpal-labial (6-4) encontrada em *C. trinitatis* e não (5-3) como é reportado por Carpenter et al. (2019), sendo que realmente a espécie apresenta sulco dorsal evanescente a causa da pubescência (Fig. 1). A característica do sulco dorsal para identificar as espécies de *Pseudopolybia* que apresentam "Black-form" se deve abordar com



certo cuidado, já que, o sulco dorsal em *Pseudopolybia* aparentemente parece ser raso e superficial.

Na genitália do macho, *Chartergellus trinitatis* possui parâmetro com espinho apical curto e edeago com processo ventral projetado arredondado (Carpenter et al. 2019), características encontradas nas espécies de *Pseudopolybia* (Somavilla et al. 2021) e não em *Chartergellus*, como *C. golfitensis* e *C. zucchii*, onde o espinho parameral é longo, e o processo ventral do edeago é irregular formando uma “U” (West-Eberhard et al. 2010; Mateus et al. 2015). Carpenter et al. (2019), referem-se ao ninho de *Chartergellus trinitatis* como incomum dentro de *Chartergellus*, pois, externamente assemelha-se aos ninhos de *Pseudopolybia*, apresentando envelope composto por múltiplas folhas, e internamente, os favos são sustentados uns pelos outros por pecíolos, em vez de estarem conectados diretamente ao substrato como em *Chartergellus* (Fig. 2).

Finalmente, embora seja comum encontrar polimorfismos entre as castas das vespas sociais (Da Silva et al. 2021), é de extrema importância destacar o estudo das peças bucais (formula palpal-labial) e arquitetura do ninho (quando presente) ao separar os gêneros *Pseudopolybia* e *Chartergellus*, pois são características conservadas e que não variam entre castas da mesma colônia.

Desta forma, apresentamos aqui um novo sinônimo de *Pseudopolybia compressa*:

*Pseudopolybia compressa* (de Saussure)

*Chartergus compressus* de Saussure, 1854, Ét. Fam. Vesp. 2: 217 (key), 223, pl. XXXI fig. 6, male - “Les Amazones” (London). - Dalla Torre, 1904, Gen. Ins. 19: 85 (cat.). - Ducke, 1904, Bol. Mus. Goeldi, Pará 4: 325. - Carpenter, 1999, Am. Mus. Novitat. 3259: 18 (note on type).

*Chartergus luctuosus* Smith, 1857, Cat. Hym. Br. Mus. 5: 135, female - “Brasil (Santarem)” (London). - Gribodo, 1892 (1891), Boll. Soc. Entomol. Ital. 23: 257 (Venezuela: Mérida). - Dalla Torre, 1904, Gen. Ins. 19: 85 (cat.). - Ducke, 1904, Bol. Mus. Goeldi, Pará 4: 325.

*Chartergus laticinctus* Ducke, 1904, Bol. Mus. Goeldi, Pará 4: 323, 326 (key), 330, female - [Brasil] “Belem do Pará” (lectotype Paris). - Zavattari, 1906, Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino 21 (529): 4 (Ecuador). - Richards, 1978, Soc. Wasps Am.: 228 (designation of lectotype). - Nascimento and Overal, 1979, Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi (N. S.) 95: 9 (list). - Carpenter, 1999, Am. Mus. Novitat. 3259: 19 (notes on lectotype; syn. of *compressa* (de Saussure)).

*Parachartergus luctuosus*; Ducke, 1905, Bol. Mus. Goeldi, Pará 4: 662 (nest).

*Parachartergus compressus*; Ducke, 1910, Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. 8: 527 (key), 530, fig. 15 (syns.: *C. luctuosus* Smith, *C. laticinctus* Ducke; female, male, nest; Ecuador; Brasil).

*Pseudopolybia compressa*; Bequaert, 1938, Rev. Entomol., Rio de Janeiro 9: 113 (typical form); Martorell and Salas, 1939, J. Agric. Univ. Puerto Rico 23: 251 (Venezuela: Aragua). - Almeida and Castro, 1991, Acta Biol. Par., Curitiba 20: 48 (coll. list). - Sarmiento, 1994, Rev. Biol. Trop. 42 (1/2): 360 (list). - West-Eberhard et al., 1995, Hym. Costa Rica: 586 (Costa Rica). - O'Donnell, 1995, Biotropica 27: 136 (morphology). - Carpenter and Mateus, 2004, Rev. Bras. Entomol. 48 (3): fig. 8 (male genitalia). - Andena et al., 2007, Am. Mus. Novitat.

3586: 1 (phylogenetic relationships), 10 (key), 11 (Brasil; Suriname; Trinidad; Peru; Ecuador; Panama), table 1 (characters), figs. 2A1, 2B1, 2C1, 2D1. – Somavilla et al. 2021 30 (phylogenetic relationships), 31 (map, key), 32 (fig 5D. holotype)

*Pseudopolybia compressa* var. *laticincta*; Bequaert, 1938, Rev. Entomol., Rio de Janeiro 9: 113 (Colombia; Brasil); 1949 (1948), Bol. Entomol. Venez. 7: 135 (Venezuela: Mérida).

*Pseudopolybia compressa* var. *luctuosa*; Bequaert, 1938, Rev. Entomol., Rio de Janeiro 9: 113 (Panama; Peru; Bolivia); 1949 (1948), Bol. Entomol. Venez. 7: 135 (Venezuela localities).

*Pseudopolybia compressa* morph *compressa*; Richards, 1978, Soc. Wasps Am.: 225 (key), 227.

*Pseudopolybia compressa* morph *luctuosa*; Richards, 1978, Soc. Wasps Am.: 225 (key), 227.

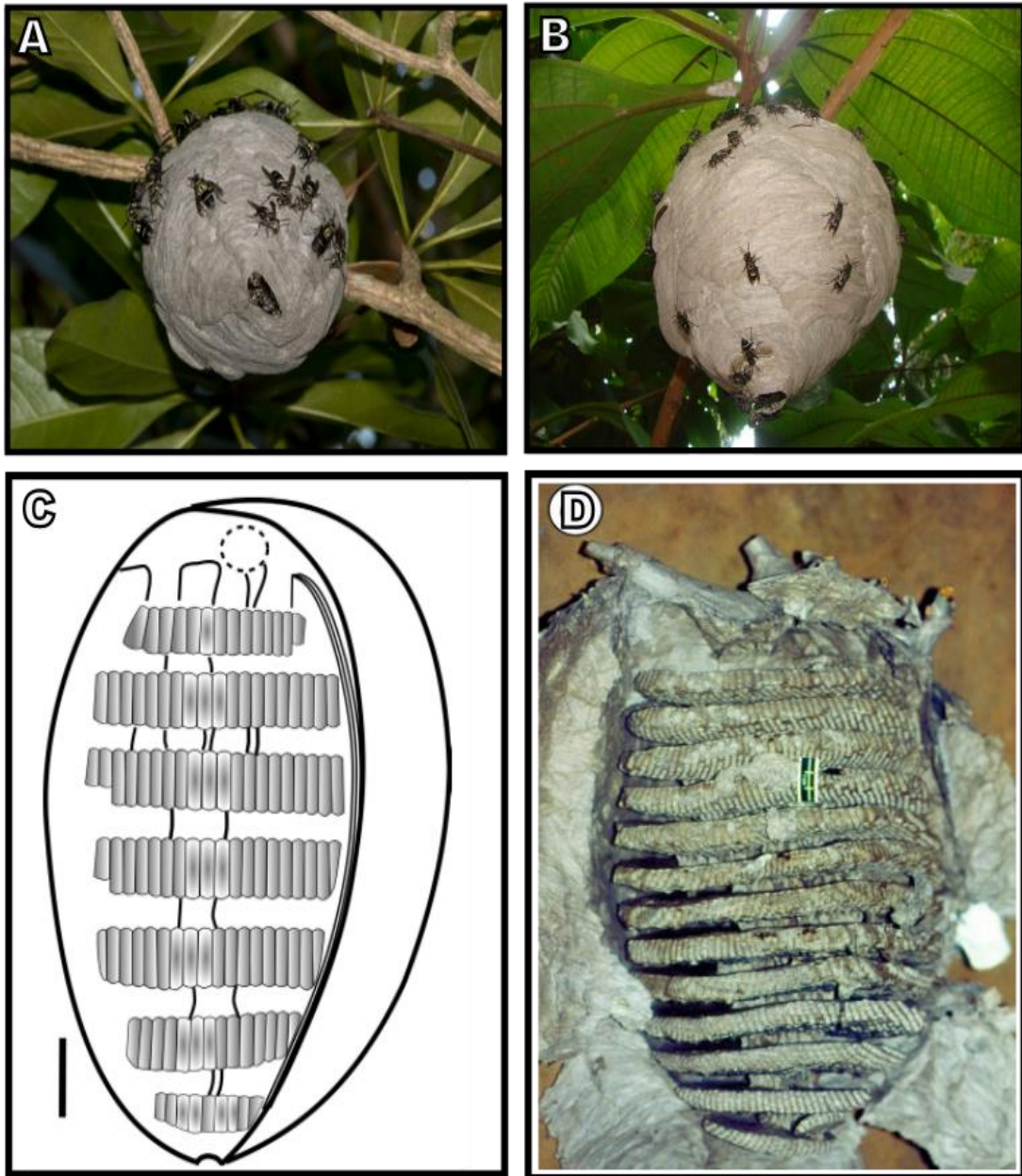
*Pseudopolybia compressa* morph *laticincta*; Richards, 1978, Soc. Wasps Am.: 225 (key), 228.

*Parachartergus compressus*; Overal, 1978, Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi (N. S.), Zool. 94: 10 (list).

*Chartergellus trinitatis* Carpenter & Andena, 2019, Sociobiology 66(1): 161-165 (description) NEW SYNONYMY.



**Figura 1.** (a) Formula palpal em *Chartergellus trinitatis* (b) Formula labial em *Chartergellus trinitatis* (c) Sulco dorsal em macho de *Chartergellus trinitatis* (d) Sulco dorsal em fema de *Chartergellus trinitatis*.



**Figura 2.** (a) Morfologia externa do ninho de *Chartergellus trinitatis*. Fonte: Carpenter et al. (2019) (b) Morfologia externa do ninho de *Pseudopolybia compressa* Res. Ducke. Fonte: Somavilla, A. (Reserva Ducke) (c) Morfologia interna do ninho de *Chartergellus trinitatis*. Fonte: Carpenter et al. (2019) (d) Morfologia interna do ninho de *Pseudopolybia cryptica* Fonte: Somavilla et al. (2021).

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Marjorie da Silva pelas valiosas contribuições na revisão do texto. Este trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

## CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

MND: Conceituação, Análise formal, Investigação, Redação, Visualização, Supervisão

SRA: Conceituação, Análise formal, Supervisão

FBN: Análise formal, Supervisão

AS: Conceituação, Análise formal, Investigação, Visualização

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andena, S. R., Noll, F. B., Carpenter, J. M., & Zucchi, R. (2007). Phylogenetic analysis of the neotropical *Pseudopolybia* de Saussure, 1863, with description of the male genitalia of *Pseudopolybia vespiceps* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *American Museum Novitates*, 2007(3586), 1-11.

Carpenter, J. M., Andena, S. R., & Starr, C. (2019). A new species of the social wasp genus *Chartergellus* Bequaert from Trinidad, (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Sociobiology*, 66(1), 161-165.

da Silva, M., Mateus, S., & Noll, F. B. (2021). Castes and polymorphisms in Neotropical social wasps. *Neotropical Social Wasps: Basic and applied aspects*, 99-125.

Felizardo, S. P. D. S., Santos, I. P. V. D., & Silveira, O. T. (2018). Notes on the nest of the social wasp *Pseudopolybia langi* (Hym., Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 62, 90-96

Mateus, S., Nascimento, F. S., Aragão, M., & Andena, S. R. (2015). A New Species of the Neotropical Social Swarming-Wasp *Chartergellus* Bequaert (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Sociobiology*, 62(1), 105-108.

Somavilla, A., & Andena, S. R. (2019). A new species of the swarming social wasp *Chartergellus bequaert*, 1938 (Vespidae: Polistinae: Epiponini) from Acre, Brasil. *Volume 66, Número 4, Pags. 602-605.*

Somavilla, A., Barroso, P. C., Aragão, M., Mateus, S., & Menezes, R. S. (2021). An integrative taxonomic and phylogenetic approach reveals a new Neotropical swarm-founding social wasp, *Pseudopolybia cryptica* sp. n. (Vespidae: Polistinae: Epiponini). *Arthropod Systematics & Phylogeny, 79*, 25-35.

West-Eberhard, M. J., Carpenter, J. M., Gelin, L. F. F., & Noll, F. B. (2010). *Chartergellus golfitensis* West-Eberhard: a new species of Neotropical swarm-founding wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) with notes on the taxonomy of *Chartergellus zonatus* Spinola. *Journal of Hymenoptera Research, 19*(1), 84-93.

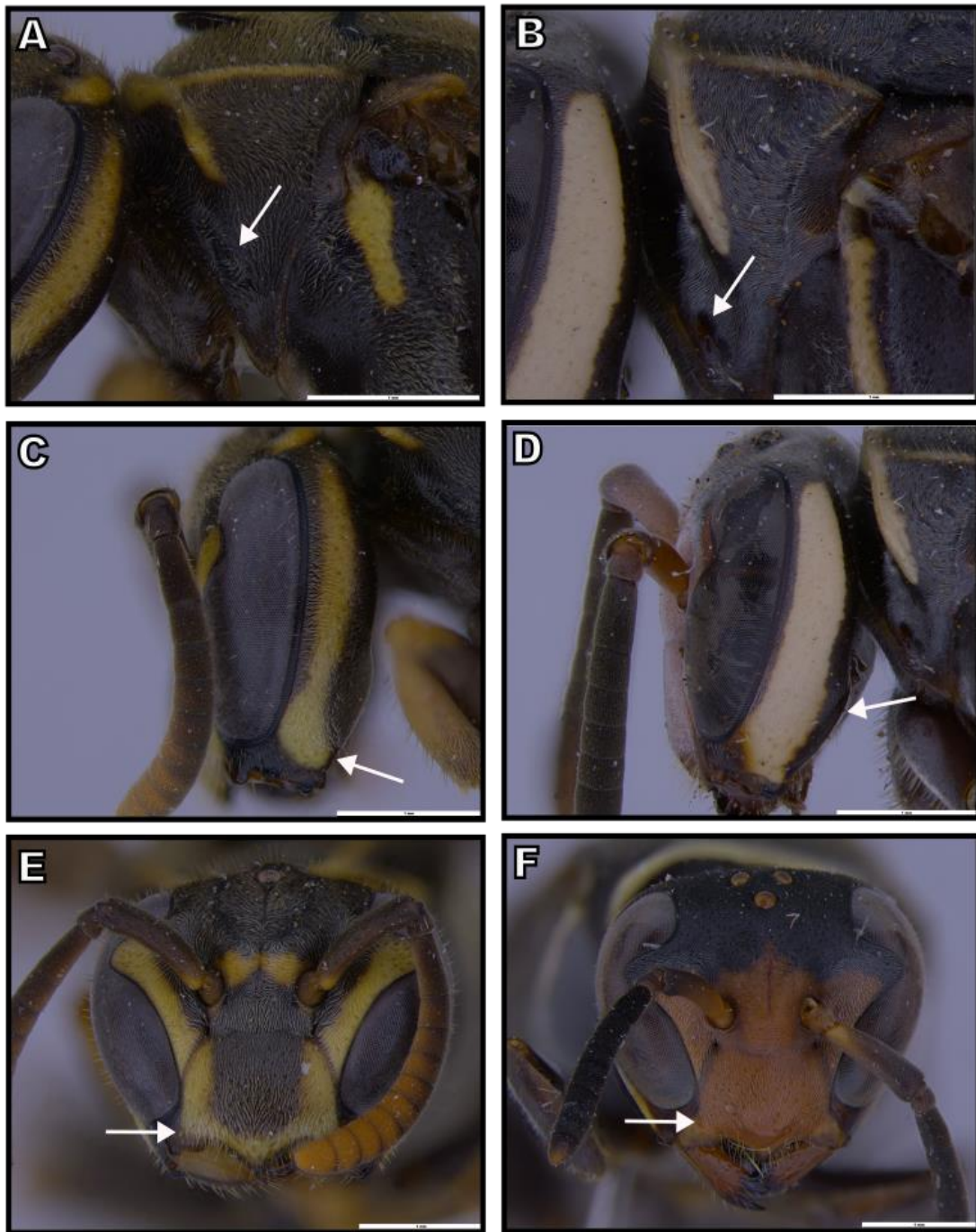


APÊNDICE D. Mapa de distribuição das espécies do gênero *Chartergellus*



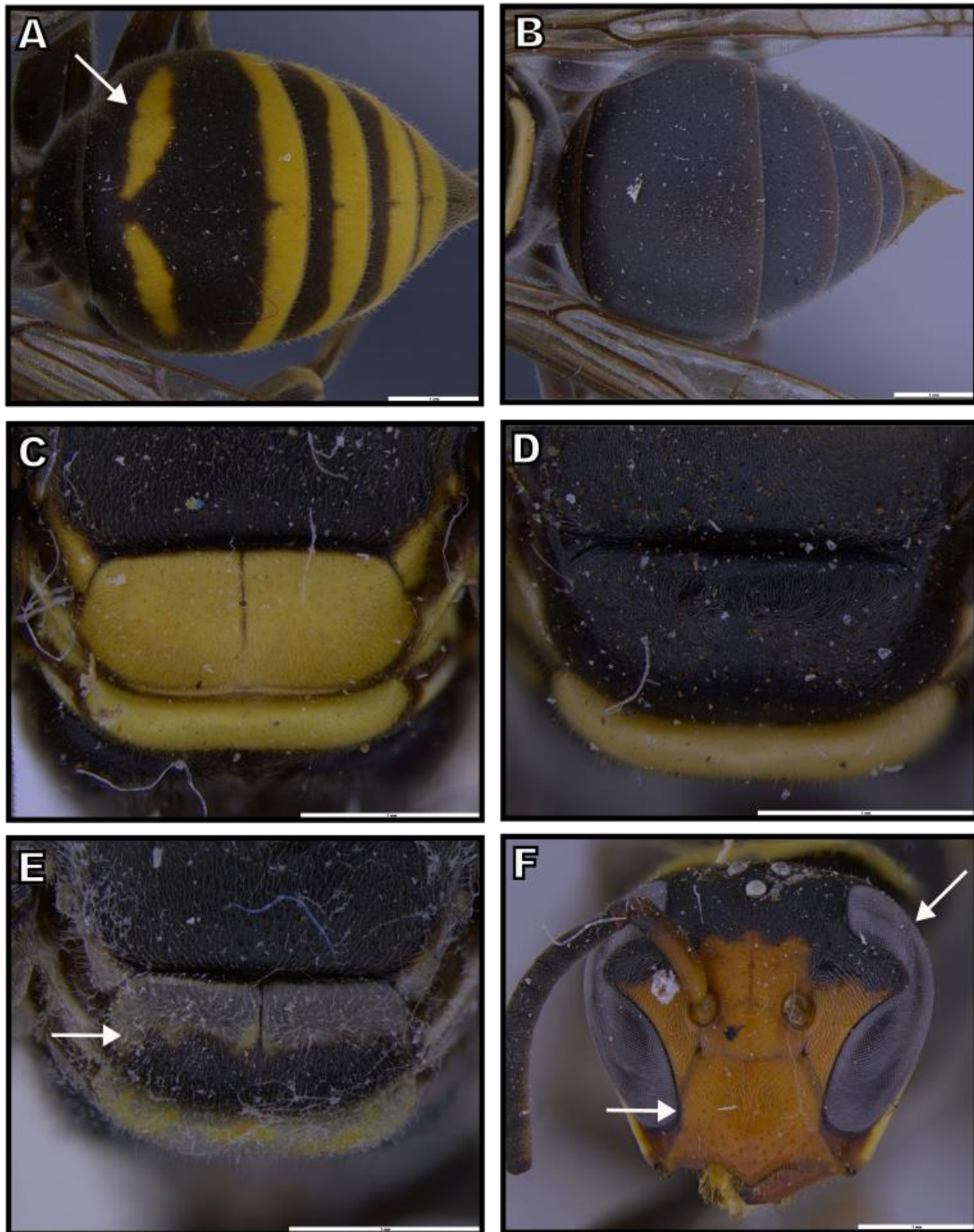
Figura 1. Mapa de distribuição das espécies do gênero *Chartergellus* Bequaert, 1938

## APÊNDICE E – Figuras

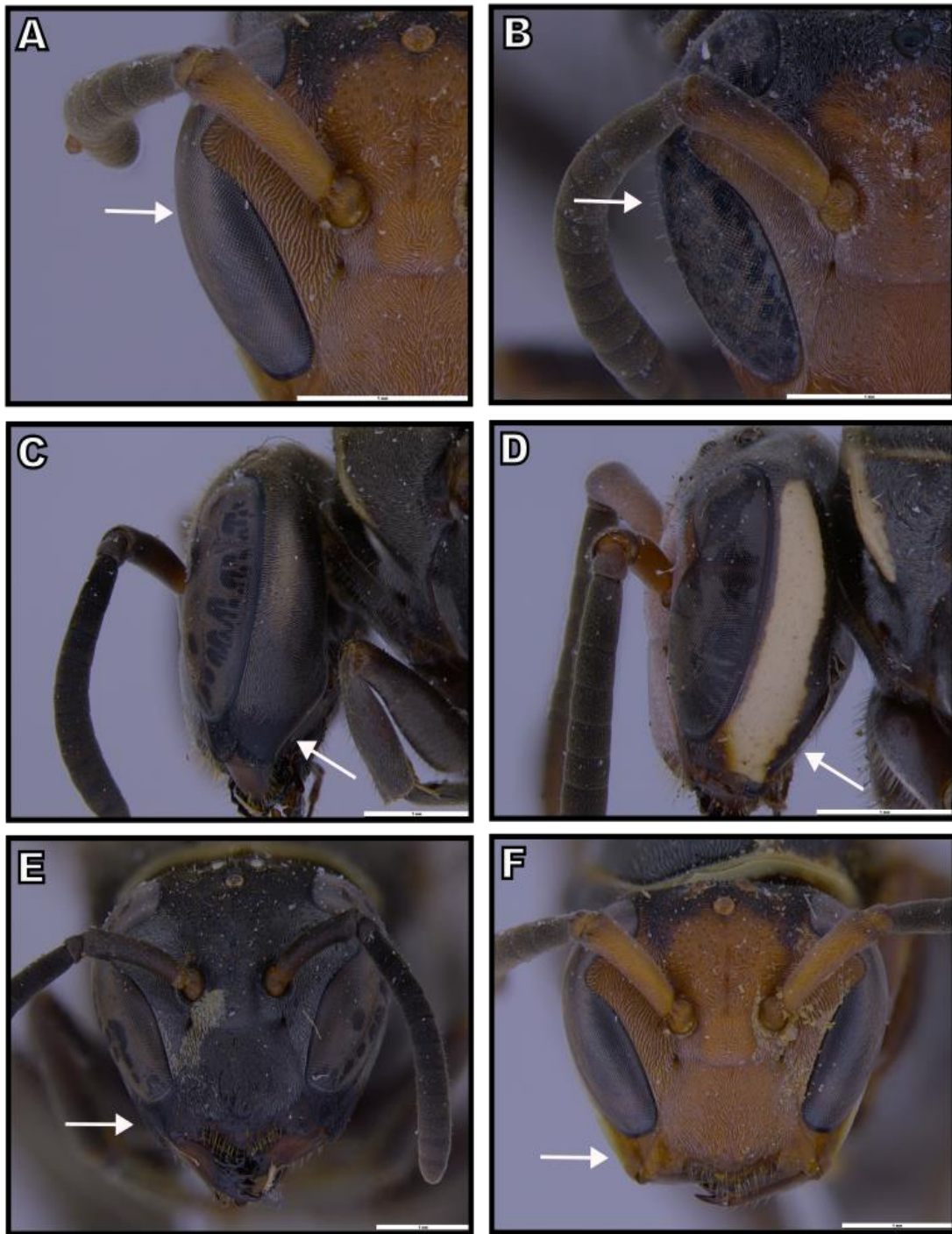


**Figura 1.** (a) Pronoto sem fôvea lateral em *C. afoveatus*; (b) Pronoto com fôvea lateral em *C. communis*; (c) Gena com pubescência completa em *C. afoveatus* (d) Gena com pubescência até a metade em *C. communis* (e) Clípeo com pubescência completa em *C. afoveatus*; (f) Clípeo com pubescência ausente nos lóbulos laterais e o ápice em *C. atectus*.

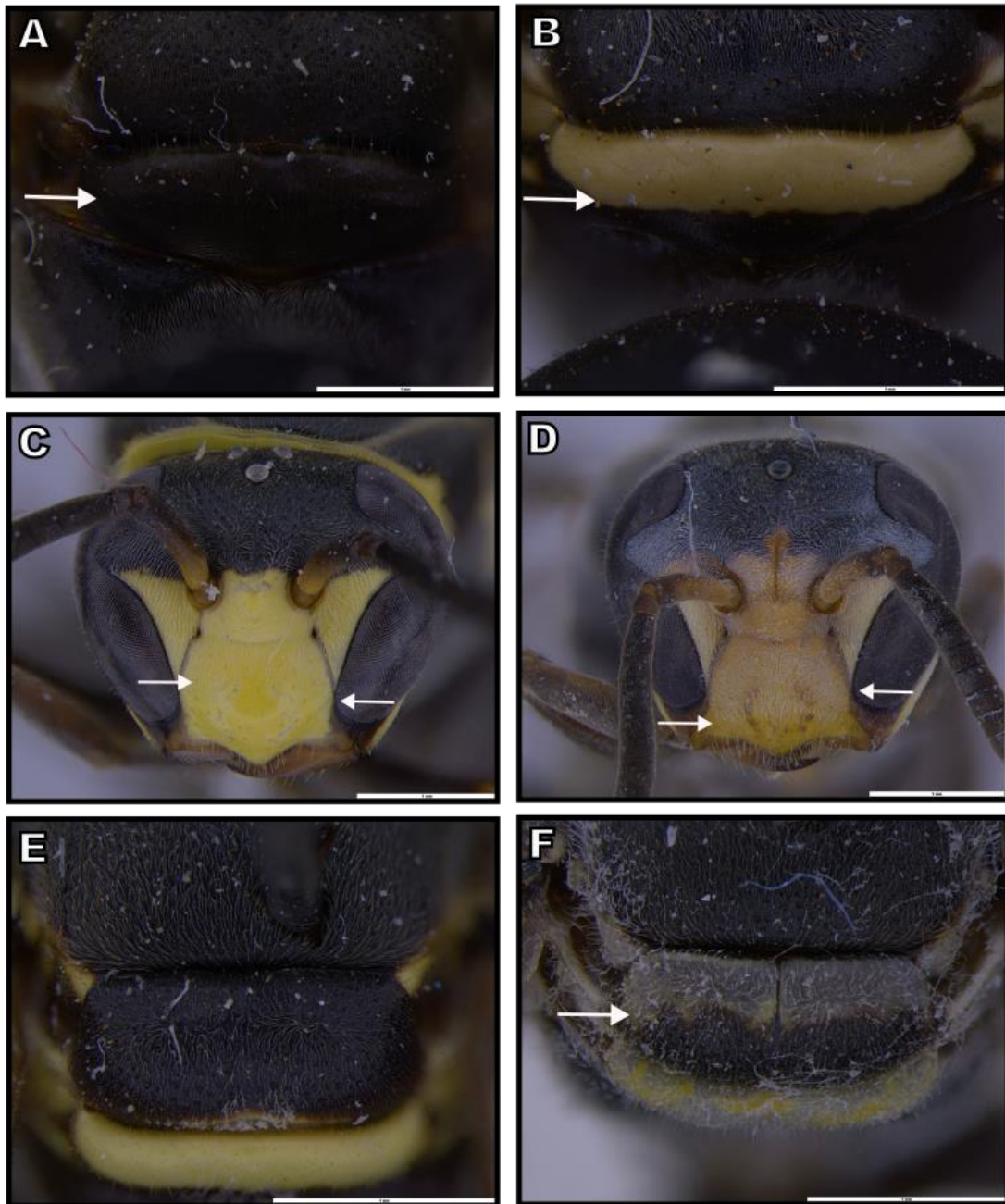




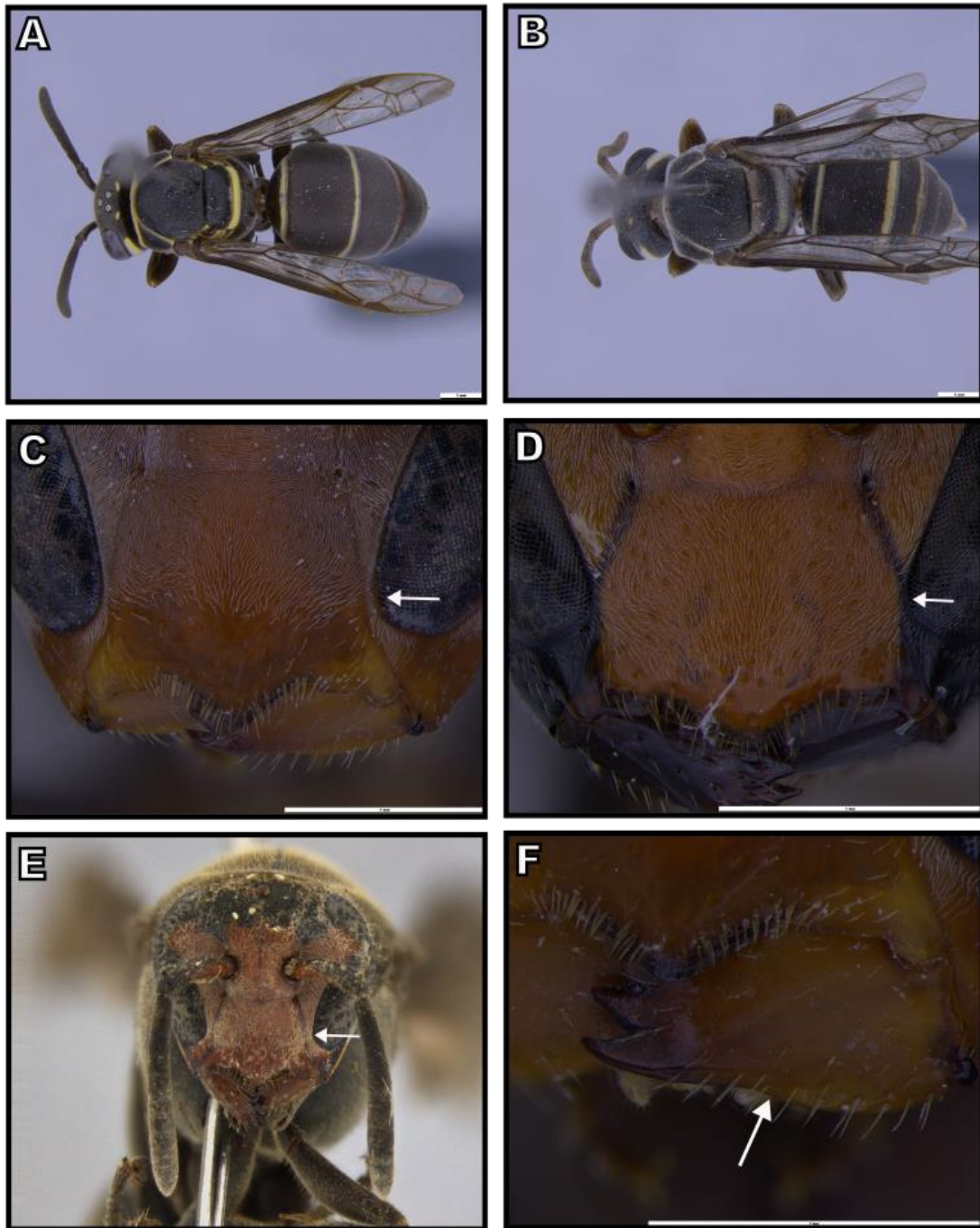
**Figura 2.** (a) Metasoma com bandas de coloração em *C. afoveatus*; (b) Metasoma em *C. communis*; (c) Escutelo completamente amarelo em *C. flavoscutellatus* (d) Escutelo completamente negro em *C. communis* (e) Escutelo com banda amarela só na região anterior em *C. jeannei* (f) Olhos sem cerdas e em contato com o clipeo em *C. flavoscutellatus*.



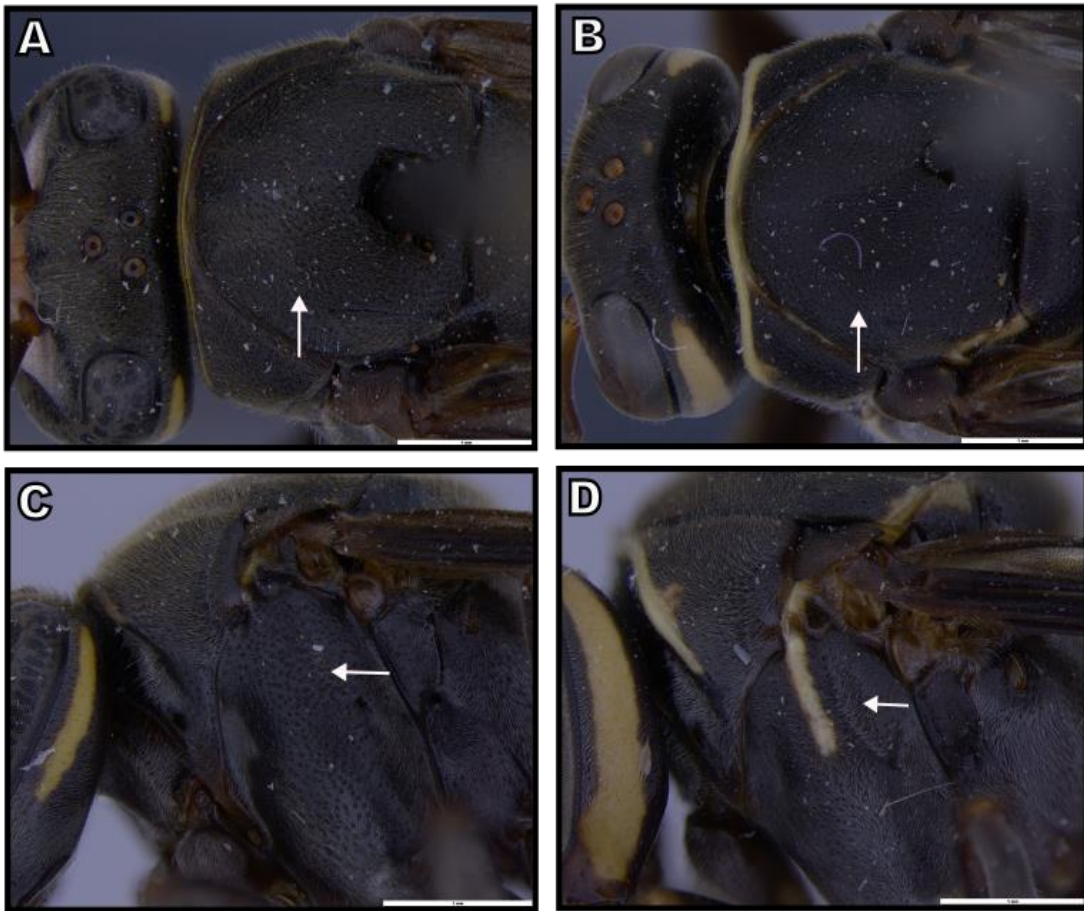
**Figura 3.** (a) Olhos sem cerdas em *C. communis*; (b) Olhos com cerdas em *C. zuchii*; (c) Estreitamento abrupto da margem inferior da gena em *C. nigerrimus*; (d) Estreitamento gradual da margem inferior da gena em *C. communis*; (e) Tamanho do espaço malar em *C. nigerrimus* (f) Tamanho do espaço malar em *C. communis*.



**Figura 4.** (a) Metanotum sem banda de coloração em *C. nigerrimus* (b) Metanotum com banda de coloração amarela em *C. communis* (c) Clípeo com pubescência só na região anterior e em contacto com os olhos em *C. amazonicus* (d) Clípeo com pubescência até a metade ou mais e estreitamente contacto ou levemente separado dos olhos em *C. jeannei* (e) Escutelo sem banda de coloração em *C. amazonicus* (f) Escutelo com banda de coloração só na região anterior em *C. jeannei*



**Figura 5.** (a) Vista dorsal da pubescência e pontuação em *C. amazonicus*; (b) Vista dorsal da pubescência e pontuação em *C. jeannei*; (c) Clípeo separado dos olhos em *C. zuchii*; (d) Clípeo em contato com os olhos em *C. punctatior*; (e) Clípeo amplamente separado dos olhos em *C. sanctus*; (f) Mandíbula com borde basal projetado em *C. zuchii*.



**Figura 6.** (a) Mesoescuto e humero com pontuação marcada em *C. punctatior*; (b) Mesoescuto e humero com pontuação fraca e esparsa em *C. atectus*; (c) Mesopleura com fenda escrobal raso e pontuação marcada em *C. punctatior* (d) Mesopleura com fenda escrobal profundo e pontuação esparsa em *C. atectus*