UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Análise cladística dos grupos de espécies de *Zethus* (*Zethoides*) Fox, 1899
(Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae).

Rogério Botion Lopes

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ciências, Área:
ENTOMOLOGIA.

RIBEIRÃO PRETO -SP

2014

Rogério Botion Lopes

Análise cladística dos grupos de espécies de *Zethus* (*Zethoides*) Fox, 1899

(Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae).

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ciências, Área:
ENTOMOLOGIA.

Orientador: Dr. Fernando Barbosa Noll

RIBEIRÃO PRETO -SP

2014

*“That’s why stories appeal to us. They give us the
clarity and simplicity our real lives lack.”*

Patrick Rothfuss
(The Name of the Wind)

Agradecimentos

Gostaria de demonstrar profunda gratidão àqueles que me ajudaram ao longo desse percurso, direta e indiretamente.

Aos meus pais, Miguel e Leida, pelo incentivo, ajuda e exemplo tanto na vida pessoal quanto acadêmica.

À minha namorada, Ana, pelo apoio constante nesse último ano.

Ao Prof. Dr. Fernando Noll, por depositar confiança em mim e me aceitar como seu aluno, pela disposição para tirar dúvidas e pelo conhecimento. Que venham mais quatro anos!

Aos amigos e colegas do Laboratório de Aculeata, Bruno, Otávio, Cíntia, Marjorie, Botuca, Naysa, Carlão e Ivan (Gilmar) pelas conversas, brincadeiras, discussões e coletas.

Ao Yuri C. Grandinete, essencial para minha ambientação em Rio Preto e amigo de saídas e grupo de estudo.

A Marcel G. Hermes e Bolívar R. Garcete-Barrett, amigos que me iniciaram nos Eumeninae, referências no grupos e fornecido apoio constante!

Aos professores do PPG em Entomologia, pelo conhecimento passado.

Às secretárias Renata Andrade e Vera Cássia de Lucca pela disposição e auxílio indispensável com burocracias.

Aos curadores e facilitadores de empréstimos de exemplares.

À CNPq e à FAPESP pela concessão das bolsas.

Sumário

Lista de Abreviações	v
Lista de Tabelas	vi
Lista de Figuras	vii
Resumo	x
Abstract.....	xi
Introdução	1
Vespidae.....	1
Eumeninae	2
Zethini	3
<i>Zethus</i> Fabricius, 1804	3
<i>Z. (Zethoides)</i> Fox, 1899.....	5
Materiais & Métodos	9
Resultados & Discussão	14
Lista de Caracteres	14
Análise Filogenética	27
Relações entre grupos	30
Grupos de Espécies	38
Taxonomia Genérica.....	56
Taxonomia Subgenérica	57
Notas e Taxonomia de Espécies	58
Considerações Finais	61
Referências	62
Anexo I	67

Lista de Abreviações

dpg = Depressão pós-gradular.

dpt = Depressão pós-tubercular.

F = Flagelômero.

g = Grádulo.

p = Ponte.

S = Esterno.

T = Tergo

tb = Tubérculo.

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Lista de espécies analisadas de cada grupo de <i>Zethus</i> (<i>Zethoides</i>), obtenção do material de acordo com o sexo e material adicional, não incluído na análise, que foi examinado.	10
Tabela 2 - Matriz de caracteres utilizada nas análises filogenéticas para os grupos de espécies de <i>Zethus</i> (<i>Zethoides</i>).....	22
Tabela 3 – Tipo e número de condições que sustentam cada clado dentro de <i>Zethus</i> (<i>Zethoides</i>) e os terminais onde as condições homoplásticas ocorrem. Terminais convergentes em negritos pertencem ao grupo interno. * - Observações sobre esta condição dentro do tópico “ <i>Clado olmecus</i> ”.	30
Tabela 4 - Tipo e número de condições que sustentam o grupo de espécies e os terminais do grupo interno onde as homoplasias ocorrem. Gr. = Grupo, indica que todos os representantes analisados do grupo compartilham pelo menos uma condição.	46

Lista de Figuras

Figura 1. Alteração da divisão de grupos de <i>Zethus</i> de acordo com autor e ano do estudo.	5
Figura 2. Complexo gradular. Terceiro tergo: a) <i>Zethus smithii</i> . b) <i>Zethus aztecus</i> . c) <i>Zethus diminutus</i> . d) <i>Zethus parvulus</i> . Terceiro esterno: e) <i>Zethus parvulus</i> . <i>dpg</i> = depressão pós-gradular; <i>dpt</i> = depressão pós-tubécular; <i>g</i> = grádulo; <i>p</i> = ponte; <i>tb</i> = tubérculo.....	26
Figura 3. Consenso estrito de duas árvores obtidas por meio de caracteres com pesos iguais. Números acima dos nós trazem o valor da diferença entre as frequência de grupos presentes e contraditórios na reamostragem simétrica (GC em Goloboff <i>et al.</i> , 2003). Cores dos ramos e táxons de acordo com os grupos propostos por Bohart & Stange (1965)	28
Figura 4. Árvore mais parcimoniosa obtida por meio de pesagem implícita ($k = 3,359375$). Números acima dos nós trazem o valor da diferença entre as frequência de grupos presentes e contraditórios na reamostragem simétrica (GC em Goloboff <i>et al.</i> , 2003). Cores dos ramos e táxons de acordo com os grupos propostos por Bohart & Stange (1965).	29
Figura 5. Duas hipóteses sobre as relações entre os grupos de espécies de <i>Zethus</i> (<i>Zethoides</i>). Terminais representam grupos de espécies. Números circunscritos dão nomes aos clados onde estão situados.	31
Figura 6. Cladograma mostrando relações basais dentre os grupos de <i>Z.</i> (<i>Zethoides</i>). Números circunscritos dão nome aos clados onde estão situados. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Coloração de grupos de acordo com Bohart & Stange (1965). Clado 3:Clado olmecus + clado biglumis.....	32

Figura 7. Clado 3 com detalhe do Clado olmecus. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo) . Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Coloração de grupos de acordo com Bohart & Stange (1965).	35
Figura 8. Clado biglumis em detalhe. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo) . Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Coloração de grupos de acordo com Bohart & Stange (1965).	37
Figura 9. Gaster, vista dorsal. a) <i>Zethus aztecus</i> . b) <i>Zethus binodis</i> . T = tergo, número representa segmento. Escala: 0,5 mm.	39
Figura 10. Propódeo, vista lateral oblíqua. a) <i>Zethus minimus</i> . Escala: 0,3 mm. b) <i>Zethus aztecus</i> . Escala: 0,5 mm. Setas apontam a lamela apical do propódeo.	39
Figura 11 - Dorso do segundo tergo: a) <i>Zethus binodis</i> . b) <i>Protodiscoelius merula</i> . Pecíolo, visão ventral: c) <i>Zethus binodis</i> . d) <i>Zethus diminutus</i> . Escalas 1mm.	40
Figura 12. Primeiro tergo, perfil. a) <i>Zethus guerreroi</i> . b) <i>Zethus lobulatus</i> . Escalas 0,5 mm.	41
Figura 13. Primeiro tergo, vista dorsal: a) <i>Zethus carinatus</i> . b) <i>Zethus olmecus</i> . Escala 0,0 mm. Pronoto, perfil: c) <i>Zethus carinatus</i> . d) <i>Zethus toltecus</i> . Escala 0,5 mm.	41
Figura 14. Área interocelar: a) <i>Zethus guerreroi</i> . b) <i>Zethus biglumis</i> . Escala 0,3 mm. Último flagelômero do macho: a) <i>Zethus guerreroi</i> . b) <i>Zethus aztecus</i> . Escala 0,5 mm.	42
Figura 15. Pronoto, vista oblíqua. a) <i>Zethus clypearis</i> . b) <i>Zethus rugosiceps</i> . Escala 0,5 mm. ..	43
Figura 16. <i>Zethus olmecus</i> . À esquerda, vista frontal da parte superior da cabeça. Ao meio, vista lateral do pronoto. À direita, comparação das medidas do presente estudo e de Bohart & Stange (1965). Escala: 0,5 mm.	44
Figura 17. <i>Zethus aztecus</i> , fêmea. Hábito.	44

Figura 18. <i>Zethus minimus</i> , fêmea. Hábito.....	47
Figura 19. <i>Zethus binodis</i> , fêmea. Hábito.	48
Figura 20. <i>Zethus olmecus</i> , fêmea. Hábito.	50
Figura 21. <i>Zethus carinatus</i> , fêmea. Hábito.	51
Figura 22. <i>Zethus parvulus</i> , fêmea. Hábito.	53
Figura 23. <i>Zethus biglumis</i> , fêmea. Hábito.	54
Anexo I. Figs. 1 - 12. Morfologia externa, cabeça.	67
Anexo I. Figs. 13 - 24. Morfologia externa, mesossoma e apêndices.	68
Anexo I. Figs. 25 - 33. Morfologia externa, propódeo e primeiro segmento metassomal.	69
Anexo I. Figs. 34 - 41. Genitália do macho.	70

Resumo

Vespidae possui aproximadamente 5000 espécies, sendo 3500 dessas são eumeníneos. *Zethus* é o maior gênero de Eumeninae, com mais de 250 espécies no mundo. Atualmente, encontra-se dividido em quatro subgêneros: *Z. (Zethus)*, *Z. (Zethusculus)*, *Z. (Zethoides)* e *Z. (Madecazethus)*. *Z. (Zethoides)*, com 42 espécies, se destaca por construir ninhos expostos e apresentar comportamento subsocial. Essas espécies encontram-se divididas em oito grupos, cada qual uma unidade filogenética natural que, porém, foram criados sem qualquer análise filogenética. Exemplares de 18 espécies de *Z. (Zethoides)*, correspondentes aos grupos foram examinadas junto com terminais de outras linhagens de *Zethus*, *Zethini* e Eumeninae para elaboração de uma análise cladística afim de averiguar as divisões elaboradas. Todos os grupos de espécies foram recuperados como monofiléticos, exceto *Z. bilgumis*, que é parafilético em relação ao grupo *Z. clypearis*. *Z. (Zethoides)*, apesar de monofilético, junto com *Z. (Madecazethus)*, situa-se dentro de *Zethus* s. s. *Z. (Zethusculus)* também não foi recuperado como monofilético. *Zethus* é parafilético em relação a *Ctenochilus*. Assim, o grupo *Z. clypearis* não foi recuperado e seus integrantes pertencem agora ao grupo *Z. bilgumis*, e as seguinte sinônimas serão propostas: *Ctenochilus* (= *Zethus*); *Z. (Madecazethus)* (= *Z. (Zethus)*); *Z. (Zethoides)* (= *Z. (Zethus)*).

Palavras-chave: Filogenia, relação entre grupos, parafilia, taxonomia, sinônimia, vespas solitárias.

Abstract

Vespidae has approximately 5000 species, of which 3500 are eumenines. *Zethus* is the largest genus in Eumeninae, with over 250 species. Currently, it is divided in four subgenera: *Z. (Zethus)*, *Z. (Zethusculus)*, *Z. (Zethoides)* and *Z. (Madecazethus)*. *Z. (Zethoides)*, with 42 species, stands out for building exposed nests and presenting subsocial behavior. These species are further divided in eight groups, each considered a phylogenetic unit that were created without any phylogenetic analysis. Eighteen species of *Z. (Zethoides)* corresponding to different groups were examined, altogether with terminals from distinct lineages of *Zethus*, *Zethini* and *Eumenine*, in order to elaborate a cladistics analysis to verify the proposed divisions. All species groups were monophyletic except for the *Z. biglumis* group, that is paraphyletic in relation to the *Z. clypearis* group. *Z. (Zethoides)*, although monophyletic as *Z. (Madecazethus)*, is placed within *Zethus* s. s. *Z. (Zethusculus)* was also retrieved paraphyletic. Thus, the *Z. clypearis* group is dismantled, and its integrates are incorporated in the *Z. biglumis* group. Also, the following synonymies will be proposed: *Ctenochilus* (= *Zethus*); *Z. (Madecazethus)* (= *Z. (Zethus)*); *Z. (Zethoides)* (= *Z. (Zethus)*).

Key-words: Phylogeny, group relationship, paraphyly, taxonomy, synonymy, potter and mason wasps.

Introdução

Vespidae

Vespidae é sustentada por três condições: alongamento da célula discal, parâmetros com espinhos apicais e oviposição em células vazias (Carpenter, 1982). Ainda, outros caracteres que podem ajudar na identificação de integrantes do grupo, de acordo com Sarmiento e Carpenter (2006), são os olhos emarginados, o pronoto estendido posteriormente até a tégula e as asas anteriores dobradas longitudinalmente (não dobradas em Masarinae).

A família é cosmopolita, compreendendo sete subfamílias cujos hábitos se estendem de solitários a sociais, sendo elas: Polistinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Euparigiinae, Vespinae e Priorvespinae (extinta). Apenas as três primeiras subfamílias ocorrem no Brasil. Os polistíneos são os mais conhecidos dentre a população brasileira, sendo ocasionalmente chamados de marimbondos (Carpenter & Marques, 2001). Esses, juntamente com os Vespinae, têm comportamento social e possuem grande complexidade e variedade na arquitetura de seus ninhos, o que possibilita identificação por meio das mesmas (Wenzel, 1998).

Em 1962, Richards sugeriu uma classificação para o grupo com três famílias: Eumenidae, Masaridae e Vespidae. Essa classificação persistiu até Carpenter (1982) propor uma nova baseada em uma reconstrução filogenética para Vespidae, que rebaixou todos os táxons propostos por Richards ao nível de subfamília e ainda dividiu “Masaridae” em Masarinae e Euparigiinae e “Vespidae” em Vespinae, Polistinae e Stenogastrinae. Apesar de existirem propostas filogenéticas diferentes (Vecht, 1977; Schmitz & Moritz, 1998; Hunt & Adam, 2005; Hines *et al*, 2007), aquela proposta por Carpenter é a mais aceita e ele, em 2003, argumenta contra Schmitz & Moritz (1998),

sendo que Pickett & Carpenter (2010) reforçam a hipótese original, onde (Euparigiinae + (Masarinae + (Eumeninae + (Stenogastrinae + (Polistinae + Vespinae))). Nessa hipótese, a origem da eussocialidade em Vespidae, presente em Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae, surgiu uma única vez.

Eumeninae

Os eumeníneos geralmente predam larvas de Lepidoptera e podem aprovisionar tanto de maneira progressiva quanto em massa (Carpenter & Marques, 2001). Grande número destes nidifica em cavidades pré-existentes enquanto outros podem construir ninhos externos, sendo que aqueles em forma de potes são mais comuns de serem vistos e daí o nome popular, em inglês, “*potter wasps*” para essas vespas.

Apesar de não serem as mais conhecidas, as vespas solitárias e subsociais da subfamília Eumeninae representam a maior diversidade dentre as subfamílias de Vespidae, tendo 210 gêneros com mais de 3500 espécies no mundo (Pickett & Carpenter, 2010), das quais 850 espécies distribuídas em 44 gêneros ocorrem no neotrópico (West-Erberhard *et al.*, 2006) e 277 espécies em 31 gêneros ocorrem no Brasil (Carpenter & Marques, 2001).

Os Eumeninae atualmente incluem todas as subfamílias que estavam dentro de Eumenidae na classificação de Richards (1962), sendo elas Zethinae, Raphiglossinae e Eumeninae. Estas não foram rebaixadas a um nível inferior como tribo por Carpenter (1981) pois “Zethinae” foi encontrada parafilética e “Raphiglossinae” não possuía uma relação condizente com “Eumeninae” para estabelecer-se como subfamília.

Zethini

Recentemente, Hermes *et al.* (2013) identificaram três tribos monofiléticas para Eumeninae: Eumenini, Odynerini e Zethini. A topologia obtida por Hermes *et al.* (2013) recuperou Zethini como a tribo mais basal. Ainda, utilizaram poucos integrantes do grupo em sua análise, obtendo quatro condições que sustentam a tribo: (1) válvula propodeal livre posteriormente; (2) margens da válvula propodeal projetadas, retangular; (3) orifício propodeal agudo; (4) segundo esterno com lamela apical. Sabe-se que tais caracteres não ocorrem em todos os supostos Zethini, mas supõe-se que, atualmente, 333 espécies em 17 gêneros pertenceriam a essa tribo, que tem distribuição cosmopolita.

Zethus Fabricius, 1804

Dentre os gêneros de Eumeninae, destaca-se *Zethus* Fabricius, 1804, que possui o maior número de espécies dentro da subfamília. Stange (1979) registrou 195 espécies para as Américas e contribuições recentes incluem as descrições de mais seis espécies por Stange (1997), uma por Garcete-Barrett (2002), duas por Stange (2003), uma por Porter (2008), uma por Cooper (2010), uma por Carpenter (2011) e duas por Hermes (2012). Hoje, o gênero conta com 218 espécies nas Américas (Hermes, 2012) e 253 espécies válidas no mundo. *Zethus* possui espécies paleárticas (uma espécie) afrotropicais (16 espécies), orientais (18 espécies) e australianas (uma espécie¹). Para o Brasil, Carpenter & Marques (2001) registram 84 espécies, sendo 34 delas exclusivas.

¹ Bohart & Stange (1965) mencionam terem observado um macho de *Zethus* proveniente de Queensland, Austrália, com coloração típica dos Eumeninae da região. Entretanto, nenhum nome foi atribuído no trabalho ou em outra publicação.

Carpenter & Cumming (1985) realizaram o primeiro tratamento filogenético para Eumeninae incluindo somente espécies neárticas, sendo que os autores assumem *Zethus* como um táxon mais basal do grupo, utilizando-o como “stem-group”.

De Saussure (1852) iniciou o processo de divisão dentro de *Zethus* criando três divisões: I, II e III (a última também denominada div. Didymogastra) (Figura 1). Posteriormente, no suplemento de sua monografia (de Saussure, 1855), nomeou os grupos e realocou algumas espécies, sendo dessa vez, quatro Divisões: I^a Divisão – *Calligaster*; II^a Divisão – *Heros*; III^a Divisão – *Zethus*; IV^a Divisão – *Zethusculus* (ainda subdividido em A: *a* e *b*; e B); V^a Divisão – *Didymogastra* (ainda subdividido em A, B e C). De Saussure (1875) manteve todas as últimas divisões, exceto a primeira, cuja espécie integrante foi realocada de volta ao gênero *Calligaster* de Saussure, 1852. Essencialmente, de Saussure alterou pouco o que cada divisão incorporava, entretanto, nenhuma delas, mesmo após modificações, representa por completo um dos subgêneros atualmente válidos (Figura 1), mas sim agrupamentos provavelmente baseados em homoplasias. A divisão *Zethusculus* ainda atingiu nível de subgênero, mas não contendo as espécies estabelecidas por de Saussure.

Bohart & Stange (1965) apresentaram a revisão que até hoje é mais completa para *Zethus* e nela o divide em três subgêneros: *Z.* (*Zethus*), *Z.* (*Zethoides*) e *Z.* (*Zethusculus*). Sentindo necessidade de uma divisão maior acima do nível específico, criaram 29 grupos, cada um considerado como uma unidade filogenética, possuindo o nome da espécie descrita primeiramente. Giordani Soika (1979) ainda criou mais um subgênero, *Z.* (*Madecazethus*), mas este é endêmico de Madagascar e possui apenas duas espécies.

Figura 1. Alteração da divisão de grupos de *Zethus* de acordo com autor e ano do estudo.

Z. (Zethoides) Fox, 1899

O subgênero possui atualmente 42 espécies e seus integrantes podem ser encontrados desde o sul dos Estados Unidos até a Argentina. *Zethus (Zethoides)* chama atenção por ser o único grupo dentro de *Zethus* a possuir espécies que demonstram comportamento sub-social em que constroem um ninho comunal, mas cada fêmea cuida apenas de sua própria cria (Ducke, 1914). Além disso, seus integrantes são os únicos, juntamente com *Calligaster* de Saussure, dentro de Zethini, a usarem fibra vegetal mastigada para a construção de um ninho exposto (Forbes, 1885; Bohart & Stange, 1965). Tal comportamento foi observado também em alguns Eumenini como

Pirhosigma por Hermes *et al.* (no prelo) e *Pachymenes ghilliani* (observação pessoal). Isso contrasta como restante de *Zethus*, que normalmente constroem ninhos em cavidades pré-existentes e fecham as células com o material vegetal (Claude-Joseph, 1930; Bohart & Stange, 1965)

Zethoides foi sugerido inicialmente como um gênero aparte para *Z. chapadensis* por Fox (1899), devido à presença de apenas um esporão na tíbia média, labro truncado, clípeo com dois dentes longos e margem apical fortemente côncava e mandíbulas longas com dentes na margem interna. Fox (1899) ainda situa *Z. chapadensis* como um elo entre os grupos “Odynerites” (=Odynerini), pelo aspecto das mandíbulas (que aqui são interpretadas como mandíbulas curtas com ápice largo, onde se situam todos os dentes) e “Zethites” (= Zethini), pelo metassoma bipectolado.

Cameron (1904) criou, separadamente, *Zethoides* se referindo a *Z. flavolineatus*, um Masarinae, justificando que possuía uma célula submarginal a mais que *Paramasaris* Cameron, 1901. Posteriormente, Bequaert (1942) sinonimizou *Zethoides flavolineatus* com *Paramasaris fuscipennis* Cameron, 1901 demonstrando que o número de células submarginais era variável.

À época da revisão de Bohart & Stange (1965), *Z. (Zethoides)* contava com 39 espécies, sendo que, desde então, apenas mais três foram descritas. O subgênero foi dividido em oito grupos de espécies: *Z. aztecus* (uma espécie), *Z. minimus* (uma espécie), *Z. binodis* (duas espécies), *Z. olmecus* (13 espécies), *Z. clypearis* (três espécies), *Z. parvulus* (três espécies), *Z. carinatus* (quatro espécies), e *Z. biglumis* (14 espécies). *Z. anomalus*, inserido em *Z. (Zethoides)* por Cooper (1999) não foi atribuído a nenhum grupo.

Justificativa

Bohart & Stange (1965) agruparam as espécies de *Zethus* Fabricius em grupos que são julgados unidades filogenéticas e propuseram um dendrograma que mostra as supostas relações entre esses grupos. Além das hipóteses não terem sido obtidas por meio de uma análise filogenética, os autores ainda afirmam existir uma falta de clareza quanto à relação entre a maior parte dos grupos de *Z.* (*Zethoides*).

Objetivos

Propor uma hipótese filogenética que estabeleça as relações entre os grupos de *Zethus* (*Zethoides*), de modo a testar a monofilia dos mesmos e do subgênero.

Propor uma classificação congruente com os resultados das análises filogenéticas.

Elaborar uma chave de identificação para os grupos de espécies reconhecidos como unidades naturais em *Zethus* (*Zethoides*).

Materiais & Métodos

Escolha de terminais

Os terminais do grupo interno foram escolhidos de maneira a representarem os grupos de espécies da melhor maneira possível. Exceto pelos monotípicos (*aztecus* e *minimus*) e o grupo *binodis* (duas espécies), os outros grupos foram apenas parcialmente representados. Ainda, os táxons foram selecionados tomando como base as descrições e observações apresentadas por Bohart & Stange (1965), de modo a abranger as espécies mais distintas possíveis dentro de cada grupo.

Quanto aos grupos externos, foram tomados terminais que representassem cada um dos outros subgêneros. Apenas uma espécie de *Z.* (*Madecazethus*) foi utilizada, *Z. madecassus*, representando bem o subgênero uma vez que este possui apenas duas espécies. Para *Z. (Zethusculus)*, foram tomados representantes de dois dos três grupos de espécies (*Z. mexicanus* do grupo com mesmo nome e *Z. romandinus* do grupo *Z. arietus*). Já em *Z. (Zethus)*, grupo irmão de *Z. (Zethoides)*, segundo Bohart & Stange (1965), foram tomadas três espécies: uma do grupo *Z. pallidus* (*Z. productus*), o grupo mais basal segundo o dendrograma apresentado por Bohart & Stange (1965); uma do grupo *Z. smithii* (espécie tipo do grupo), que possui a haste do segundo tergo alongada; e uma do grupo *strigosus* (*Z. adonis*), supostamente mais apical.

Representantes de dois gêneros dentro de Zethini, ambos neotropicais, foram utilizados (*Ctenochilus* de Saussure, 1856 e *Protodiscoelius* Dalla Torre, 1904) e também, um representante externo à tribo (*Zeta argillaceum*)

Material Examinado

Foram examinadas 18 das 42 espécies atualmente válidas de *Zethus* (*Zethoides*). Ainda, foram examinadas três espécies representantes de *Zethus*: *Z.* (*Zethus*), duas de *Z.* (*Zethusculus*), uma de *Z.* (*Madecazethus*), uma de *Ctenochilus* de Saussure, uma de *Protodiscoelius* Dalla Torre e uma de *Zeta* (Tabela 1), o que totalizou 27 terminais na análise.

Tabela 1 - Lista de espécies analisadas de cada grupo de *Zethus* (*Zethoides*), obtenção do material de acordo com o sexo e material adicional, não incluído na análise, que foi examinado.

Grupo de espécies	Espécies	Material Obtido		Material adicional
		Macho	Fêmea	
<i>Z. aztecus</i>	<i>Z. aztecus</i> Saussure, 1857	Sim	Sim	
<i>Z. minimus</i>	<i>Z. minimus</i> Zavattari, 1912	Sim	Sim	
<i>Z. binodis</i>	<i>Z. binodis</i> (Fabricius, 1793)	Sim	Sim	
	<i>Z. matzicatzin</i> Saussure, 1857	Sim	Sim	
<i>Z. olmecus</i>	<i>Z. chapadensis</i> Bohart & Stange, 1965	Não	Sim	<i>luederwaldti</i>
	<i>Z. olmecus</i> Saussure, 1875	Sim	Sim	<i>miniatus</i>
	<i>Z. nodosus</i> Zavattari, 1912	Sim	Não	aff. <i>pygmaeus</i>
	<i>Z. toltecus</i> Saussure, 1875	Sim	Sim	spp.
<i>Z. clypearis</i>	<i>Z. clypearis</i> Saussure, 1875	Sim	Sim	<i>analís</i>
	<i>Z. lobulatus</i> Saussure, 1855	Não	Sim	aff. <i>lobulatus</i>
<i>Z. parvulus</i>	<i>Z. guerreroi</i> Zavattari, 1913	Sim	Sim	<i>haemorrhoidalis</i>
	<i>Z. parvulus</i> Saussure, 1855	Sim	Sim	
<i>Z. carinatus</i>	<i>Z. bodkini</i> Bohart & Stange, 1965	Sim	Não	
	<i>Z. carinatus</i> Smith, 1857	Sim	Sim	
<i>Z. biglumis</i>	<i>Z. biglumis</i> Spinola, 1841	Sim	Sim	<i>lunaris lunares</i>
	<i>Z. diminutus</i> Fox, 1899	Sim	Sim	<i>lunaris cooperi</i>
	<i>Z. menkei</i> Bohart & Stange, 1965	Sim	Sim	<i>rugosiceps</i>
	<i>Z. willinki</i> Bohart & Stange, 1965	Não	Sim	
Grupos Externos	<i>Ctenochilus pilipalpus</i> (Spinola, 1851)	Sim	Sim	<i>C. cuyanus</i>
	<i>Protodiscoelius merula</i> (Haliday, 1836)	Sim	Sim	<i>P. schachovskyi</i>
	<i>Zeta argillaceum</i> (L., 1758)	Sim	Sim	<i>Zethus</i> (<i>Zethus</i>) spp.
	<i>Zethus</i> (<i>Madecazethus</i>) <i>madecassus</i> G.S, 1940	Sim	Sim	<i>Zethus</i> (<i>Zethusculus</i>) spp.
	<i>Zethus</i> (<i>Zethus</i>) <i>adonis</i> Bohart & Stange, 1965	Sim	Sim	
	<i>Zethus</i> (<i>Zethus</i>) <i>smithii</i> de Saussure, 1855	Sim	Sim	
	<i>Zethus</i> (<i>Zethusculus</i>) <i>mexicanus</i> (L., 1758)	Sim	Sim	

Abaixo estão listadas as instituições e os facilitadores de empréstimos:

ANMH: American Museum of Natural History, Nova York, EUA(Dr. James Carpenter).

IBILCE: Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, Brasil (Dr. Fernando B. Noll).

MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris, França. (Dra. Claire Villemant)

MPEG: Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil (Dr. Orlando T. Silveira)

MSNVE: Museo Civico do Storia Naturale di Venezia, Veneza, Itália (Dr. Marco Uliana)

MZUSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (Dr. Carlos Roberto Brandão)

RPSP: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil (Dr. Eduardo Almeida e Dr. Sidnei Mateus).

UCD: University of California, Davis – Bohart Museum of Entomology, Davis, EUA (Dra. Lynn Kimsey)

UFMG: Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil (Dra. Alice Fumi Kumagai).

ZMHB: Zoologisches Museum und der Humbolt-Universität zu Berlin, Alemanha (Dr. Frank Koch e Dr. Viola Richter).

Levantamento de Caracteres

Os caracteres foram obtidos por meio de análise da morfologia externa dos adultos (machos e fêmeas) e da genitália masculina.

Os exemplares, quando secos, foram relaxados em câmara úmida para a extração da genitália, que em seguida foi imersa em KOH 10% por até 24 horas. Em seguida, foi utilizado ácido acético 10% para neutralizar a base e a genitália foi armazenada e observada em glicerol.

Os caracteres foram observados e fotografados em um estereoscópio Leica PDF295 e a edição de imagens foi realizada com o auxílio dos softwares Auto-Montage Pro 5.03.0061 e Adobe Photoshop CS6.

A nomenclatura estrutural seguiu aquela de Bohart & Stange (1965) e, para estruturas específicas do edeago e volsela da genitália masculina, Bitsch (2012). A partir deste ponto, serão utilizadas as seguintes abreviaturas: T = tergo; S = esterno; e F = flagelômero.

Análise Filogenética

Após o levantamento de caracteres, foi construída uma matriz utilizando o programa Winclada (Nixon, 1999-2002). Os caracteres foram polarizados na matriz, mas nenhum foi ordenado. Os caracteres contingentes, quando não aplicáveis foram codificados como “-”, enquanto os caracteres não vistos ou dúbios como “?”. Então, foi realizada a busca pela árvore mais parcimoniosa com o programa TNT (Goloboff *et al*, 2008b).

Os caracteres utilizados tiveram dois esquemas de pesagem: igual e implícita. Para o segundo esquema foi utilizado o script “setk.run” para determinar o melhor valor de k (detalhes em Goloboff *et al.*, 2008a). Os táxons dos grupos externos foram analisados como terminais, sendo que *Zeta argillaceum* foi utilizado para o enraizamento da árvore, como de acordo com Nixon & Carpenter (1993).

Antes de iniciar a busca, o número máximo de árvores na memória foi expandido para 10000 por meio das opções *Settings/Memory/Max. Trees = 10000*. Os algoritmos de busca usados estavam configurados no modo padrão (“default”), excetuando-se os especificados a seguir. A busca foi realizada com todos os algoritmos de “*New Technology Search*”: Busca Setorial; Ratchet com 200 iterações (“*Number of iterations... total number = 200*”) e com fase de perturbação regulada para oito, tanto para cima quanto para baixo (“*Perturbation phase...Up-weighting prob. = 8; Down-weighting prob. = 8*”); *Drift* com 20 ciclos (“*Number of cycles...Cycles = 20*”); e Fusão de Árvore com 10 turnos (“*Rounds = 10*”).

No caso da ocorrência de mais de uma árvore com menor número de passos, o consenso estrito foi usado por meio das opções *Trees/Consensus/Calculate = Strict, Using = all trees, Include = all taxa*. Os caminhos citados acima para definir as configurações foram realizados por meio da interface do Windows e não por meio de linhas de comandos.

A árvore final foi elaborada no software Winclada (Nixon, 1999-2002) e posteriormente editada no Adobe Photoshop CS6.

Resultados & Discussão

Foram obtidos 69 caracteres, sendo 12 da cabeça, 28 do mesossoma, 22 do metassoma e sete da genitália masculina. Sua descrição segue abaixo. Em seguida, a tabela 2 apresenta a matriz elaborada com os caracteres observados e utilizada para a análise filogenética.

Lista de Caracteres

Cabeça

1. Posição das mandíbulas:
 - (0) cruzadas;
 - (1) não cruzadas.
2. Mandíbula, dente subapical recurvado:
 - (0) ausente;
 - (1) presente (Anexo I: Fig. 1)
3. Microestrias no clípeo da fêmea:
 - (0)ausente;
 - (1) presente
4. Clípeo, aresta subapical:
 - (0) ausente (Anexo I: Fig. 3);
 - (1) presente (Anexo I: Fig. 2).
5. Forma de F-XI:
 - (0) regular (Anexo I: Fig. 4);
 - (1) reduzido, como um botão (Anexo I:Fig. 5).
6. Forma do ápice do flagelo do macho:
 - (0) gancho (Anexo I: Figs.4 e 5);
 - (1) enrolado (Anexo I: Fig. 6).

7. Área interocelar:

- (0) pontuada (Fig. 14b; Anexo I: Fig. 7);
- (1) com dois tubérculos lisos (Fig. 14a; Anexo I: Fig. 8).

8. Carena pós-ocular:

- (0) ausente (Anexo I: Fig. 9);
- (1) presente (Anexo I: Fig. 10).

9. Margem da gena:

- (0) regular (Anexo I: Fig. 9);
- (1) sinuosa (Anexo I: Fig. 10).

10. Gena em visão dorsal:

- (0) levemente convexa (Anexo I: Fig. 8);
- (1) fortemente angulada (Anexo I: Fig. 7).

11. Ponte hipostomal:

- (0) quilhada (Anexo I: Fig. 11);
- (1) formando um platô (Anexo I: Fig. 12).

12. Carena mediana na ponte hipostomal:

- (0) presente (Anexo I: Fig. 12);
- (1) ausente.

Mesossoma

13. Pronoto, em perfil:

- (0) comprido, mais que três diâmetros do ocelo mediano (Anexo I: Fig 15);
- (1) médio, dois a três diâmetros (Anexo I: Fig. 14);
- (2) estreito, menos que dois diâmetros (Anexo I: Fig 13).

14. Porção dorsal da carena pronotal:

- (0) curta;
- (1) lamelar (Anexo I: Figs. 13, 14, 15).

15. Lamela pronotal:

- (0) transparente (Anexo I: Figs 13, 14);
- (1) opaca(Anexo I: Fig. 15).

16. Porção lateral da carena pronotal:

- (0) regular (Fig. 13c);
- (1) fortemente sinuosa (Fig. 13d).

17. Pontuação da face dorsal do pronoto:

- (0) individualizada (Fig. 15b);
- (1) coalescente, formando estriado (Fig. 15a).

18. Área sub-umeral do pronoto:

- (0) voltada lateralmente (Anexo I: Figs. 14, 15);
- (1) voltada anteriormente (Anexo I: Fig. 13).

19. Mesoscuto, vergões:

- (0) ausente;
- (1) presente (Anexo I: Fig. 16).

20. Notáulices:

- (0) ausente (Anexo I: Fig. 16);
- (1) presente (Anexo I: Fig. 17).

21. Pontuação discoide:

- (0) ausente (Anexo I: Fig. 17);
- (1) presente (Anexo I: Fig. 18).

22. Relevo da pontuação discoide:

- (0) plano;
- (1) elevado (Anexo I: Fig. 18).

23. Tegula:

- (0) regularmente convexa (Anexo I: Fig. 17);
- (1) posteriormente arqueada (Anexo I: Fig. 18).

24. Sutura dorsal do mesepisterno, anterior à sutura epicnemia, aspecto:

- (0) sulco (Anexo I: Fig. 19);
- (1) pontuada (Anexo I: Fig. 20).

25. Sutura dorsal do mesepisterno, posterior à sutura epicnemia:

(0) presente (Anexo I: Figs. 19, 20);

(1) ausente.

26. Sutura dorsal do mesepisterno, posterior à sutura epicnemia, aspecto:

(0) sulco (Anexo I: Fig. 19);

(1) pontuada (Anexo I: Fig. 20).

27. Sutura escrobal, aspecto:

(0) sulco (Anexo I: Fig. 19);

(1) pontuada (Anexo I: Fig. 20).

28. Carena posterior no mesepisterno, abaixo do mesepímero:

(0) ausente (Anexo I: Figs. 19, 20);

(1) presente (Anexo I: Fig. 21).

29. Espinhos apicais do tarsômero-IV anterior:

(0) presente;

(1) ausente.

30. Número de esporões da tíbia média:

(0) um;

(1) dois.

31. Metanoto, carena transversal:

(0) ausente;

(1) presente (Anexo I: Fig. 22).

32. Coxa posterior, margem interna do soquete do trocanter:

(0) regular (Anexo I: Fig. 23);

(1) recurvada (Anexo I: Fig. 24).

33. Abertura dorsal do propódeo:

(0) ausente (Anexo I: Fig. 25);

(1) presente (Anexo I: Fig. 26, 27).

34. Abertura dorsal do propódeo, margem dorsal:

(0) presente (Anexo I: Fig. 26);

(1) ausente (Anexo I: Fig. 27).

35. Carena submediana do propódeo:

(0) ausente;

(1) presente.

36. Extensão da carena submediana do propódeo:

(0) interrompida no meio do propódeo;

(1) completa.

37. Terminação da carena submediana do propódeo, quando completa:

(0) encontra-se com a carena submarginal;

(1) encontra-se com a carena lateral.

38. Orifício propodeal:

(0) redondo (Anexo I: Fig. 28);

(1) alongado (Anexo I: Fig. 29).

39. Válvula propodeal:

(0) presa por completa (Anexo I: Fig. 28);

(1) livre apicalmente (Anexo I: Fig. 29).

40. Forma da válvula propodeal:

(0) triangular (Anexo I: Fig. 28);

(1) quadrada (Anexo I: Fig. 29).

Metassoma

41. Carena sub-basal:

(0) ausente;

(1) presente (Anexo I: Fig. 30).

42. Carena longitudinal no dorso de T-I:

(0) ausente (Fig. 13b);

(1) presente (Fig. 13a).

43. T-I em perfil:

- (0) regularmente convexo (Fig. 12b);
- (1) angulado (Fig. 12a).

44. Borda anterior de S-I:

- (0) semielíptica (Anexo I: Fig. 31);
- (1) semicircular (Anexo I: Fig. 32);
- (2) quadrada (Anexo I: Fig. 33).

45. Haste de T-II:

- (0) menor que de T-I (Fig. 11b);
- (1) maior ou igual a de T-I (Fig. 11a).

46. Lamela apical de T-II:

- (0) ausente (Fig. 11b);
- (1) presente (Fig. 11a).

47. T-III, grádulo:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 2, a – d)

48. T-III, ponte:

- (0) ausente (Fig. 2 a);
- (1) presente (Fig. 2b, d)

49. T-III, depressão pós-gradular:

- (0) ausente (Fig. 2a, c, d);
- (1) presente (Fig. 2b).

50. T-III, tubérculo mediano:

- (0) ausente (Fig. 2a, b);
- (1) presente (Fig. 2c, d).

51. T-III, posição do tubérculo em relação ao grádulo:

- (0) separado, ligado pela ponte (Fig. 2b, d);
- (1) adjunto, região pré-gradular e tubérculo coalescentes (Fig. 2c).

52. T-III, depressão pós-tubercular:

- (0) ausente (Fig. 2a – c);
- (1) presente (Fig. 2d).

53. Margem apical de T-III:

- (0) regular (Fig. 2a);
- (1) projetada (Fig. 2b, c).

54. Projeção da margem apical de T-III:

- (0) arredondada (Fig. 2b, d);
- (1) aguda (Fig. 2c).

55. Lamela apical de T-III:

- (0) ausente;
- (1) presente.

56. Lamela apical de T-III, aspecto:

- (0) regular (Fig. 2a);
- (1) afilada lateralmente (Fig. 2b – d)

57. Lamela apical de T-III, lobos laterais:

- (0) ausentes (Fig. 2a, b; 9a);
- (1) presentes (Fig. 2c, d; 9b)

58. S-III, grádulo:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 2e).

59. S-III, ponte:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 2e).

60. S-III, depressão pós-gradular:

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 2e).

61. Lamela apical de S-III:

- (0) ausente;
- (1) presente.

62. Lamela de S-III:

- (0) regular;
- (1) interrompida lateralmente (Fig. 2e).

Genitália Masculina

63. Parâmetro:

- (0) comprido (Anexo I: Fig. 34);
- (1) largo (Anexo I: Fig. 35).

64. Placa basal, forma:

- (0) afilada (Anexo I: Fig. 36);
- (1) larga (Anexo I: Figs. 37, 38).

65. Placa basal larga, ápice:

- (0) regular (Anexo I: Fig. 37);
- (0) com ponta (Anexo I: Fig. 38)

66. Dígito, projeção basal:

- (0) ausente (Anexo I: Fig. 39, 40);
- (1) presente (Anexo I: Fig. 41).

67. Dígito,ápice:

- (0) estreito (Anexo I: Fig. 39, 41);
- (1) dilatado (Anexo I: Fig. 40).

68. Cúspide, projeção baso-ventral:

- (0) ausente (Anexo I: Fig. 41);
- (1) presente (Anexo I: Fig. 39, 40).

69. Projeção da cúspide:

- (0) larga (Anexo I: Fig. 39);
- (1) afilada (Anexo I: Fig. 40).

Tabela 2 - Matriz de caracteres utilizada nas análises filogenéticas para os grupos de espécies de *Zethus* (*Zethoides*).

Terminais	Caracteres																						
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3
<i>Zeta argillaceum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	0
<i>Protosicoelius merula</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	-	0
<i>Ctenochilus pilipalpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	-	0
<i>Zethus (Madecazethus) madecassus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Zethus (Zethusculus) mexicanus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	-	1
<i>Zethus (Zethusculus) romandinus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	-	0
<i>Zethus (Zethus) adonis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Zethus (Zethus) productus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Zethus (Zethus) smithii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Zethus (Zethoides) aztecus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	-	1
<i>Zethus (Zethoides) minimus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Zethus (Zethoides) binodis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	-	0
<i>Zethus (Zethoides) matzicatzin</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	-	0
<i>Zethus (Zethoides) chapadensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0
<i>Zethus (Zethoides) olmecus</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	-	0
<i>Zethus (Zethoides) nodosus</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	?	?	0
<i>Zethus (Zethoides) toltecus</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	-	0	
<i>Zethus (Zethoides) carinatus</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	-	0
<i>Zethus (Zethoides) bodkini</i>	1	0	0	?	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	-	0
<i>Zethus (Zethoides) guerreroi</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Zethus (Zethoides) parvulus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Zethus (Zethoides) clypearis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1
<i>Zethus (Zethoides) lobulatus</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	-	1
<i>Zethus (Zethoides) biglumis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Zethus (Zethoides) diminutus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Zethus (Zethoides) menkei</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Zethus (Zethoides) willinki</i>	1	0	0	1	?	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1

Tabela 2 - Continuação

Terminais	Caracteres																							
	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	
	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	
<i>Zeta argillaceum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Protosicoelius merula</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Ctenochilus pilipalpus</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	1	1	0	0	0	1	0	1	
<i>Zethus (Madecazethus) madecassus</i>	1	1	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	-	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethusculus) mexicanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethusculus) romandinus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	1	1	1	1	0	0	0	1	1	
<i>Zethus (Zethus) adonis</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethus) productus</i>	1	1	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethus) smithii</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	1	1	0	0	0	2	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) aztecus</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	-	-	1	1	1	0	0	0	0	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) minimus</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) binodis</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) matzicatzin</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) chapadensis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) olmecus</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) nodosus</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1	1	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) toltecus</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	-	1	1	1	1	0	1	1	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) carinatus</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) bodkini</i>	1	0	0	1	0	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) guerreroi</i>	1	1	-	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) parvulus</i>	1	1	-	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) clypearis</i>	1	1	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) lobulatus</i>	1	1	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) biglumis</i>	1	1	-	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) diminutus</i>	1	1	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) menkei</i>	1	1	-	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	
<i>Zethus (Zethoides) willinki</i>	1	1	-	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	

Tabela 2 - Continuação

Terminais	Caracteres																							
	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
<i>Zeta argillaceum</i>	0	0	-	0	0	0	0	-	0	-	-	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	-	
<i>Protosicoelius merula</i>	0	0	-	0	0	0	0	-	0	-	-	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Ctenochilus pilipalpus</i>	1	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus (Madecazethus) madecassus</i>	?	?	?	?	?	?	0	-	1	0	0	?	?	?	1	0	1	1	0	0	?	?		
<i>Zethus (Zethusculus) mexicanus</i>	0	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus (Zethusculus) romandinus</i>	1	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	1	0	0	0	-	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus (Zethus) adonis</i>	1	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	
<i>Zethus (Zethus) productus</i>	1	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	-	0	1	1	1	
<i>Zethus (Zethus) smithii</i>	1	0	-	0	0	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) aztecus</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus (Zethoides) minimus</i>	1	0	-	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) binodis</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	-	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) matzicatzin</i>	1	0	-	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	-	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) chapadensis</i>	1	1	0	0	1	0	0	-	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) olmecus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) nodosus</i>	1	1	0	0	1	0	0	-	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) toltecus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) carinatus</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) bodkini</i>	?	?	?	?	?	?	0	-	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus (Zethoides) guerreroi</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	
<i>Zethus (Zethoides) parvulus</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Zethus (Zethoides) clypearis</i>	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) lobulatus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	
<i>Zethus (Zethoides) biglumis</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) diminutus</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) menkei</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Zethus (Zethoides) willinki</i>	1	1	1	0	1	0	0	-	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	

Por sugestão do Dr. J. M. Carpenter (comunicação pessoal), examinou-se o grádulo do terceiro tergo, posto que o mesmo poderia ser uma possível sinapomorfia para *Zethus*. Apesar disso não ter sido constatado (ausente em *Zethus mexicanus*, presente em *Z. romandinus*⁺, ver filogenia abaixo), o grádulo revelou-se extremamente diversificado, composto por um complexo de estruturas listadas abaixo (Figura 2).

Grádulo (*g*) = carena transversal presente no terceiro tergo ou esterno do metassoma.

Região pré-gradular = área anterior ao grádulo.

Região pós-gradular = área posterior ao grádulo.

Ponte (*p*) = estrutura geralmente afilada que liga região pré-gradular à pós-gradular.

Tubérculo (*tb*) = proeminência mediana imediatamente posterior ao grádulo.

Depressão pós-gradular (*dpg*) = concavidades submedianas/laterais imediatamente posterior ao grádulo que são interrompidas pela ponte.

Depressão pós-tubercular (*dpt*) = concavidade imediatamente posterior ao tubérculo.

Figura 2. Complexo gradular. Terceiro tergo: a) *Zethus smithii*. b) *Zethus aztecus*. c) *Zethus diminutus*. d) *Zethus parvulus*. Terceiro esterno: e) *Zethus parvulus*. dpg= depressão pós-gradular; dpt = depressão pós-tubécular; g = grádulo; p = ponte; tb = tubérculo.

Análise Filogenética

A análise filogenética com pesagem igual dos caracteres resultou em duas árvores mais parcimoniosas, com 177 passos cada, $Ci = 40$ e $Ri = 66$, cujo consenso colapsou dois nós (Figura 3). O script para pesagem implícita indicou o uso de $k = 3,359375$, que após a análise retornou apenas uma árvore (Figura 4).

Todos os grupos de espécies foram recuperados como monofiléticos (os grupos *Z. aztecus* e *Z. minimus*, obviamente, por serem monotípicos) e seguem de acordo com Bohart e Stange (1965), exceto pelo grupo *Z. biglumis*, que mostrou-se parafilético em relação ao grupo *Z. clypearis*.

Zethus (*Zethoides*) foi recuperado como monofilético em ambas análises, sustentado por três condições sinapomórficas: magem apical de T-III projetada (car. 53.1); lamela central de T-III afilada lateralmente (car. 56.1) e lamela central de S-III interrompida lateralmente (car. 62.1).

Ainda, os dois esquemas de pesagem trazem algumas, ainda que poucas, diferenças topológicas e para demais discussões a topologia obtida por meio da pesagem implícita será utilizada, uma vez que a pesagem diferenciada de caracteres deve ser optada sobre a pesagem igual (Farris, 1969; Goloboff, 1993; Goloboff *et al.*, 2008).

Figura 3. Consenso estrito de duas árvores obtidas por meio de caracteres com pesos iguais. Números acima dos nós trazem o valor da diferença entre as frequência de grupos presentes e contraditórios na reamostragem simétrica (GC em Goloboff *et al.*, 2003). Cores dos ramos e táxons de acordo com os grupos propostos por Bohart & Stange (1965)

Figura 4. Árvore mais parcimoniosa obtida por meio de pesagem implícita ($k = 3,359375$). Números acima dos nós trazem o valor da diferença entre as frequência de grupos presentes e contraditórios na reamostragem simétrica (GC em Goloboff *et al.*, 2003). Cores dos ramos e táxons de acordo com os grupos propostos por Bohart & Stange (1965).

Relações entre grupos

A análise presente recuperou o subgênero e quase todos os grupos como monofiléticos. Entretanto, apesar da proximidade suposta entre os grupos *Z. biglumis* e *Z. clypearis*, a relação entre os dois, assim como a relação entre todos os outros grupos se diferem daquelas propostas por Bohart & Stange, 1965) (Figura 5).

Não é de surpreender-se que Bohart & Stage (1965) tiveram dificuldades em determinar as relações entre os grupos, uma vez que até no presente estudo a maioria dos clados foi sustentada principalmente por condições homoplásticas (Figuras 6, 7 e 8). Ainda, várias dessas homoplasias são compartilhadas com representantes dos grupos externos, muitas vezes distantes do clado em questão, de modo que elas não interferem, ou geram dúvidas quanto ao relacionamento entre os grupos de espécies (Tabela 3).

Tabela 3 – Tipo e número de condições que sustentam cada clado dentro de *Zethus* (*Zethoides*) e os terminais onde as condições homoplásticas ocorrem. Terminais convergentes em negritos pertencem ao grupo interno. * - Observações sobre esta condição dentro do tópico “*Clado olmecus*”.

Clado	Condições		Terminais convergentes
	Sinapomórficas	Homoplásticas	
<i>Z. (Zethoides)</i>	3	0	N/A
Clado 1	2	1	<i>Zeta argillaceum</i> <i>Zethus smithii</i>
Clado 2	1	2	<i>Zethus mexicanus</i> <i>Z. romandinus</i> <i>Z. adonis</i> <i>Z. productus</i>
Clado 3	0	2	<i>Z. adonis</i> <i>Z. productus</i> <i>Z. aztecus</i>
Clado olmecus	1*	1	<i>Z. lobulatus</i>
Clado biglumis	0	2	<i>Z. madecassus</i> <i>Z. productus</i>

Bohart & Stange (1965)

Estudo Presente

Figura 5. Duas hipóteses sobre as relações entre os grupos de espécies de *Zethus* (*Zethoides*). Terminais representam grupos de espécies. Números circunscritos dão nomes aos clados onde estão situados.

Apesar de estabelecerem os componentes do clado (“cluster”) *biglumis*, Bohart & Stange (1965) utilizam um termo obscuro ao afirmar que alguns grupos se “derivaram precocemente da linhagem de *biglumis*”, sem explicitar se ambas palavras se referem ao mesmo grupo. Para tornar mais clara a discussão, tanto o clado quanto a linhagem de *biglumis* serão tratados como sinônimos.

A partir desse ponto, as condições que sustentam cada clado serão somente aquelas não ambíguas apontadas com auxílio do software Winclada e toda comparação feita entre as relações é elaborada com base ao trabalho de Bohart & Stange (1965), o único presente na literatura com tal informação. Toda numeração dos caracteres citados abaixo remetem àquela da lista apresentada anteriormente (pags. 14 – 20).

Z. (Zethoides): Grupo de *Z. aztecus* + Clado 1 (Fig. 6)

Assim como em *Z. minimus*, era suposto que a perda dos lobos laterais fosse uma condição derivada em *Z. (Zethoides)*, o que é contraposto na presente análise. Apesar de ser rotulado como “um dos grupos mais avançados” por Bohart & Stange (1965), devido ao grande número de caracteres derivados, ele foi inserido como o terceiro grupo mais basal na topologia sugerida pelos autores, mais apical apenas que os grupos de *Z. olmecus* e *Z. binodis*.

Figura 6. Cladograma mostrando relações basais dentre os grupos de *Z. (Zethoides)*. Números circunscritos dão nome aos clados onde estão situados. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Coloração de grupos de acordo com Bohart & Stange (1965). Clado 3: Clado olmecus + clado biglumis.

Assim como observado por Cooper (1999), também foi constatado que os lobos laterais são porções independentes da lamela central. O que foi observado foi que ocorreu primeiramente um afilamento das laterais da lamela central, e somente mais tarde, ocorre o surgimento dos lobos laterais, sem haver perdas convergentes dos mesmos.

Clado 1: Grupo *Z. minimus* + Clado 2 (Fig. 6)

O clado em questão é suportado por duas condições sinapomórficas: a margem do soquete da coxa posterior recurvada (car. 32.1) e a presença do tubérculo no T-III (car. 51.1); e uma condição homoplástica: ausência da projeção baso-ventral da cúspide (car. 68.0).

Por mais que o último caráter seja homoplástico, ele é compartilhado com dois representantes dos grupos externos: *Z. smithii* e *Zeta argillaceum*, onde o surgimento do mesmo também é independente entre os dois.

Apesar de não possuir lobos laterais, como em *Z. aztecus*, Bohart & Stange (1965) consideram o surgimento desse caráter uma convergência. Esse grupo ocupa uma posição intermediária entre *Z. aztecus* e o restante dos grupos na topologia. Foi sugerido que o grupo *Z. minimus* se divergiu precocemente da linhagem de *biglumis*. O que se assemelha com o estudo presente é que *Z. minimus* se localizava na topologia imediatamente mais apical que *Z. aztecus*.

Clado 2: Grupo *Z. binodis* + Clado 3 (Fig. 6)

Neste clado ocorre o aparecimento dos lobos laterais em T-III (car. 57.1), não sendo notada nenhuma reversão. Além dessa condição sinapomófica, duas condições

homoplásticas suportam esse agrupamento: as presenças das carenas submediana do propódeo (car. 35.1) e da sub-basal (car. 41.1). Essas condições são constantes nos representantes examinados, exceto pelos integrantes do grupo *Z. carinatus*, onde a carena sub-basal está ausente.

A carena submediana é homoplástica em relação ao clado que contém *Z. adonis* e *Z. productus*, ambos situados em *Zethus* s. s., enquanto a carena sub-basal também ocorre somente em *Z. adonis* e nos representantes de *Z. (Zethusculus)*.

Supôs-se que o grupo *Z. binodis* possuía uma posição mais basal no grupo, derivada precocemente da linhagem de *biglumis*, ainda afirmando que a relação com o resto do subgênero é incerta. A topologia aqui mostrada o posicional mais apicalmente.

***Clado 3: Clado olmecus + clado biglumis* (Fig. 7)**

A relação entre esses clados é sustentada por duas condições homoplásticas: a margem da gena sinuosa (car. 9.1) e a presença da depressão pós-gradular em S-III (car. 60.1). O primeiro caráter é convergente com o clado de *Z. adonis* e *Z. productus* e também apresenta regressão em *Z. willinki*. Já a depressão pós-gradular no terceiro esterno apresenta diversas regressões dentro de *Z. (Zethoides)*, assim como sua presença é convergente em *Z. aztecus*.

Figura 7. Clado 3 com detalhe do Clado olmecus. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Coloração de grupos de acordo com Bohart & Stange (1965).

Clado olmecus: Grupo *Z. olmecus* + Grupo *Z. carinatus* (Fig. 7)

Este nó relaciona os grupos *Z. olmecus* e *Z. carinatus* como irmãos e é sustentado por uma condição sinapomórfica: a carena submediana do propódeo completa encontrando-se com a carena lateral (car 37.1) e uma homoplástica: o dorso do T-I em perfil é angulado (car. 43.1). A segunda condição torna-se homoplástica somente em relação a *Z. lobulatus*, que aparenta ser uma espécie altamente derivada do grupo *Z. biglumis*.

Aqui nota-se um problema com o software Winclada, uma vez que esse não interpreta caracteres contingentes, como no caso dos caracteres 35, 36 e 37. O caráter 37 está contido dentro de 36, entretanto, é colocado como sinapomorfia de um clado mais abrangente que aqueles onde estão o caráter 36 (é impossível que um ancestral tenha a

carena submediana encontrando-se com a carena lateral sem que ela seja completa). Afim de corrigir esse erro, o caráter 37 será considerado como condições homoplásticas que sustentam o grupo *Z. carinatus* e uma autoapomorfia de *Z. olmecus*.

O grupo de *Z. carinatus* era inserido dentro do clado *biglumis*, como grupo irmão de (grupos *Z. clypearis* + *Z. biglumis*), entretanto a análise presente o remove desse clado, o colocando como grupo irmão do grupo *Z. olmecus*.

O relacionamento mais discrepante encontrado nas análises foi a topologia onde se encontra o grupo *Z. olmecus*. Originalmente situado como o grupo mais basal, especialmente devido ao pronoto longo e à carena pronotal curta (aqui interpretada como lamelar, apesar de ser baixa). Apesar de os estados dos dois primeiros caracteres serem plesiomórficos, nas análises presentes há de se notar que existe um estreitamento do pronoto e alongamento da carena pronotal em lamela nas linhagens mais basais de *Zethus*, fazendo com que as condições previamente mencionadas sejam interpretadas como regressões. Uma lógica semelhante pode ser observada até mesmo no dendrograma de Bohart e Stange (1965), sendo que as áreas sub-humerais de *Z. (Zethusculus)* e *Z. (Zethus)* são mais estreitas que aquelas de *Protodiscoelius* ou *Zeta*.

***Clado biglumis: Grupo Z. parvulus + Grupo Z. biglumis* (Fig. 8)**

Esse clado, na presente análise, possui integrantes de três grupos, sensu Bohart & Stange, 1965: *Z. parvulus*, *Z. clypearis* e *Z. biglumis*, diferenciando-se do original pela exceção do grupo *Z. carinatus*. O grupo *Z. parvulus* continua como o mais basal desse clado.

Figura 8. Clado *biglumis* em detalhe. Círculos nos nós indicam caráter (número acima) e estado (número abaixo). Círculos cheios indicam sinapomorfias e vazios, homoplasias. Coloração de grupos de acordo com Bohart & Stange (1965).

Ele é sustentado por duas condições homoplásticas: a sutura dorsal do mesepisterno encontra-se ausente na porção posterior à carena epicnemial (car. 25.1) e o metanoto apresenta uma carena transversal (car. 31.1). Novamente, essas condições apresentam convergência com os terminais distantes *Z. (Madecazethus) madecassus* e *Z. productus*.

***Parafilia do grupo Z. biglumis* (Fig. 8)**

O grupo *Z. bligumis* foi recuperado como parafilético em relação ao grupo *Z. clypearis*, que por sua vez foi recuperado como monofilético. Assim, o último deixa de ser válido e seus integrantes passam a pertencer ao grupo *Z. biglumis*. As condições que

sustentam esse novo grupo são abordadas sob o tópico “Grupos de Espécies” (v. abaixo).

Já havia sido apontado que os dois grupos eram proximamente relacionados, assim como foi apontado a presença do dente subapical recurvado (car. 2.1) que era interpretado como diagnóstico do grupo *Z. clypearis* também está presente em *Z. rugosiceps*, integrante do grupo *Z. biglumis*. Essa espécie, não tratada na análise deve se situar como irmã dos integrantes de *Z. clypearis* sensu Bohart & Stange, sendo que, além do dente, possui a pontuação do pronoto parcialmente coalescente.

Grupos de Espécies

Abaixo encontra-se uma chave dicotômica para definição dos grupos de espécies. Os grupos em negrito correspondem àqueles validados na análise. Entretanto, como Bohart & Stange (1965) apresentam chaves para espécies de acordo com os grupos propostos por eles mesmos, a identificação para o único grupo que não pode ser reconhecido filogeneticamente também é apresentada.

Chave para os grupos de espécies de “*Zethus* (*Zethoides*)”

- 1** . Lamela apical de T-III de sem lobos laterais (Fig. 9a).....2
- 1'** . Lamela apical de T-III com lobos laterais (Fig. 9b).....3

Figura 9. Gaster, vista dorsal. a) *Zethus aztecus*. b) *Zethus binodis*. T = tergo, número representa segmento. Escala: 0,5 mm.

2 . Lamela apical do propódeo alta, distante da carena marginal (Fig. 10a); haste de T-II menor que de T-I; tíbias médias com dois esporões.....**Grupo *Z. minimus***

2'. Lamela apical do propódeo baixa, geralmente ligada à carena marginal (Fig. 10b); haste de T-II aproximadamente do mesmo tamanho que a de T-I; tíbias médias com um esporão.....**Grupo *Z. aztecus***

Figura 10. Propódeo, vista lateral oblíqua. a) *Zethus minimus*. Escala: 0,3 mm. b) *Zethus aztecus*. Escala: 0,5 mm. Setas apontam a lamela apical do propódeo.

3 . Haste de T-II mais longa que aquela de T-I (Fig. 11a); S-I e T-I fusionados ventralmente (Fig. 11c).....**Grupo *Z. binodis***

3'. Haste de T-II mais curta que de T-I (Fig. 11b); S-I e T-I não fusionados (Fig. 11d)..... 4

Figura 11 - Dorso do segundo tergo: a) *Zethus binodis*. b) *Protodiscoelius merula*. Pecíolo, visão ventral: c) *Zethus binodis*. d) *Zethus diminutus*. Escalas 1mm.

4 .T-I, em perfil, angulado (Fig. 12a)..... 5

4'. T-I ,em perfil, regularmente convexo (Fig. 12b) e se angulado, dorso do pronoto com aspecto estriado (Fig. 15a)..... 6

Figura 12. Primeiro tergo, perfil. a) *Zethus guerreroi*. b) *Zethus lobulatus*. Escalas 0,5 mm.

5 . T-I com carena longitudinal no dorso (Fig. 13a); porção lateral da carena pronotal sinuosa em perfil (Fig. 13c).....**Grupo *Z. carinatus***

5'. T-I sem carena longitudinal (Fig. 13b); porção lateral da carena pronotal reta (Fig. 13d)..... **Grupo *Z. olmecus***

Figura 13. Primeiro tergo, vista dorsal: a) *Zethus carinatus*. b) *Zethus olmecus*. Escala 0,5 mm. Pronoto, perfil: c) *Zethus carinatus*. d) *Zethus toltecus*. Escala 0,5 mm.

6 . Área interocelar com dois tubérculos lisos (Fig. 14a); F-XI do macho reduzido, como um botão (Fig. 14c).....Grupo *Z. parvulus*

6'. Área interocelar sem tubérculos lisos (Fig. 14b); F-XI do macho normal (Fig. 14d)..... (Grupo *Z. biglumis*) 7

Figura 14. Área interocelar: a) *Zethus guerreroi*. b) *Zethus biglumis*. Escala 0,3 mm. Último flagelômero do macho: a) *Zethus guerreroi*. b) *Zethus aztecus*. Escala 0,5 mm.

7. Dorso do pronoto com pontuações coalescentes formando estrias oblíquas nos espaços interpontuais (Fig. 15a); pontuação discóide ausente; carena submediana completa.....Grupo *Z. clypearis* sensu Bohart & Stange

7'. Dorso do pronoto sem escultura aparente com estrias (Fig. 15b); pontuação discoide presente; carena submediana incompleta.....Grupo *Z. biglumis* sensu Bohart & Stange

Figura 15. Pronoto, vista oblíqua. a) *Zethus clypearis*. b) *Zethus rugosiceps*. Escala 0,5 mm.

Assim como nas relações entre os grupos, os mesmos são suportados majoritariamente por condições homoplásticas, mas dessa vez, as convergências ocorrem frequentemente dentro do grupo de estudo (Tabela 4). Ainda, todos os grupos apresentam, mesmo que baixos, suporte significativo, de modo que nenhum dos clados que formam os grupos colapsaram na reamostragem.

As características descritas do grupo que sustentam o clado dos grupos (no caso dos grupos *Z. aztecus* e *Z. minimus*, autoapomorfias) são apresentadas em *itálico*, seguidas pelo caráter e numeração condizentes àqueles apresentados na lista de caracteres (pags. 14 – 21).

Os comprimentos dos pronotos que foram medidos por meio da amplitude crítica em números de diâmetros do ocelo mediano, eventualmente conflitam com aqueles já descritos na revisão (Bohart & Stange 1965). *Z. olmecus*, por exemplo, é relatado possuir entre três e quatro diâmetros de ocelo de amplitude, entretanto, quando medido, aparente ter aproximadamente dois (Figura 8). Assim, esses valores necessitam de reinterpretações para que os termos codificados nos caracteres como estreito, médio e

longo não se tornem subjetivos. Assim, as descrições dos grupos não apresentarão as condições condizentes.

Figura 16. *Zethus olmecus*. À esquerda, vista frontal da parte superior da cabeça. Ao meio, vista lateral do pronoto. À direita, comparação das medidas do presente estudo e de Bohart & Stange (1965). Escala: 0,5 mm.

Grupo *Z. aztecus*

(Fig. 17)

Integrante: Z. aztecus de Saussure.

Figura 17. *Zethus aztecus*, fêmea. Hábito.

Diagnose: a ausência dos lobos laterais da lamela apical de T-III em conjunto com a haste de T-II alongada difere o único integrante do grupo de qualquer integrante do suposto subgênero.

Características: Clípeo da fêmea com três dentes apicais; gena regular em vista dorsal e sem carena pós-ocular; F-XI do macho regular; área interocelar sem tubérculos; ponte hipostomal em quilha, sem carena mediana; carena pronotal lamelar e alta, com porção lateral sinuosa; úmero abaulado; *área sub-umeral nivelada com face anterior do pronoto (car. 18.1)*; notáulices ausentes; pontuação discóide ausente; *tégula arqueada posteriormente (car. 23.1)*; mesepisterno sem carena posterior; tarsômero IV anterior com espinhos apicais; *apenas um esporão na tíbia média (car. 30.1)*; carena submediana do propódeo ausente; lamela apical do propódeo fracamente desenvolvida; T-I em perfil regularmente convexo; borda anterior de S-I semi-elíptica; *haste de T-II de comprimento aproximado à haste de T-I (car. 45.1)*; *T-III e S-III com depressão pós-gradular (car. 50.1 e 60.1)*; lamela de T-III sem lobos laterais; placa basal do edeago larga, sem ponta; ápice do dígito normal; cúspide com projeção basal.

Observações: Ainda que *Z. aztecus* e o grupo *Z. binodis* compartilhem a área sub-umeral nivelada com a face anterior do pronoto e a haste de T-II alongada, eles apresentam uma relação mais distante ainda do que quando comparada com a topologia de Bohart & Stange (1965).

Distribuição: México a El Salvador

Tabela 4 - Tipo e número de condições que sustentam o grupo de espécies e os terminais do grupo interno onde as homoplasias ocorrem. Gr. = Grupo, indica que todos os representantes analisados do grupo compartilham pelo menos uma condição.

Grupo	Condições		Terminais convergentes do Grupo Interno
	Sinapomórficas	Homoplásticas	
<i>Z. aztecus</i>	0	6	Gr. <i>Z. binodis</i> Gr. <i>Z. biglumis</i> Gr. <i>Z. carinatus</i> Gr. <i>Z. parvulus</i> <i>Z. chapadensis</i>
<i>Z. minimus</i>	0	6	Gr. <i>Z. parvulus</i> <i>Z. diminutus</i> <i>Z. olmecus</i> <i>Z. nodosus</i> <i>Z. toltecus</i> <i>Z. clypearis</i> <i>Z. lobulatus</i> <i>Z. willinki</i>
<i>Z. binodis</i>	0	5	Gr. <i>Z. olmecus</i> <i>Z. aztecus</i> <i>Z. diminutus</i> <i>Z. clypearis</i> <i>Z. lobulatus</i>
<i>Z. olmecus</i>	0	4	Gr. <i>Z. binodis</i> <i>Z. lobulatus</i> <i>Z. diminutus</i>
<i>Z. carinatus</i>	1	4	<i>Z. olmecus</i> <i>Z. nodosus</i> <i>Z. clypearis</i> <i>Z. lobulatus</i>
<i>Z. parvulus</i>	1	5	<i>Z. aztecus</i> <i>Z. minimus</i> <i>Z. toltecus</i> <i>Z. carinatus</i> <i>Z. biglumis</i> <i>Z. clypearis</i> <i>Z. lobulatus</i> <i>Z. willinki</i>
<i>Z. biglumis</i>	1	5	Gr. <i>Z. carinatus</i> <i>Z. aztecus</i>

Grupo *Z. minimus*

(Fig. 18)

Integrante: Z. minimus Zavattari. Figura 18. *Zethus minimus*, fêmea. Hábito.

Diagnose: Essa única espécie é distinta principalmente pelas lamelas apicais do propódeo, que se encontram nos ângulos do mesmo, bem separadas da carena submarginal.

Características: Clípeo da fêmea com três dentes apicais; gena regular em vista dorsal e sem carena pós-ocular; F-XI do macho regular; área interocelar sem tubérculos; *ponte hipostomal como um platô, com carena mediana (car. 11.1 e 12.1)*; carena pronotal lamelar, mais alta nos úmeros, com porção lateral sinuosa; úmero abaulado; área sub-umeral nivelada com mesepisterno; notáulices ausentes; pontuação discoide presente, envolta por área lisa e brilhante; tégula regularmente convexa; mesepisterno sem carena posterior; tarsômero IV anterior com espinhos apicais; dois esporões na tíbia média; *abertura dorsal do propódeo com margem dorsal fechada (car. 34.0)*; carena submediana do propódeo ausente; lamela apical do propódeo como um lobo bem

afastado da válvula; T-I em perfil regularmente convexo; borda anterior de S-I semi-elíptica; haste de T-II mais curta que de T-I; *T-III com depressão pós-tubercular* (car. 52.1); lamela de T-III sem lobos laterais; placa basal do edeagolarga, *com ponta* (car. 65.1); ápice do dígito normal; cúspide sem projeção basal.

Observações: *Z. minimus* possui algumas homoplasias que se sobressaem, especialmente o aspecto da pontuação discóide que se assemelha muito com o que é encontrada dentro do grupo de *Z. parvulus*, juntamente com o alongamento da ponte hipostoma.

Distribuição: área central da Argentina

Grupo *Z. binodis*

(Fig. 19)

Integrantes: *Z. binodis* (Fabricius), *Z. matzicatzin* de Saussure.

Figura 19. *Zethus binodis*, fêmea. Hábito.

Diagnose: a haste extremamente alongada de T-II marca esse grupo, junto com a fusão ampla de T-I e S-I.

Características: Clípeo da fêmea com ápice abaulado; gena regular em vista dorsal e sem carena pós-ocular; F-XI do macho regular; área interocelar sem tubérculos; ponte hipostomal em quilha, sem carena mediana; pronoto em perfil estreito; carena pronotal lamelar e baixa, especialmente nas laterais, com porção lateral sinuosa; úmero abaulado; *área sub-umeral nivelada com face anterior do pronoto (car. 18.1)*; notáulices ausentes; pontuação discoide ausente; tégula regularmente convexa; *carena posterior do mesepisterno presente (car. 28.1)*; tarsômero IV anterior com espinhos apicais; dois esporões na tíbia média; carena submediana do propódeo incompleta; lamela apical do propódeo fortemente projetada; T-I em perfil regularmente convexo; borda anterior de S-I semi-elíptica; *haste de T-II mais longa que de T-I (car. 45.1)*; lamela de T-III trilobada; *placa basal do edeago afilada (car. 64.1)*; *projeção basal do dígito presente (car. 66.1)*.

Distribuição: México até norte da América do Sul (Amazônia)

Grupo *Z. olmecus*

(Fig. 20)

Integrantes: *Z. chapadensis* Bohart & Stange, *Z. comlombiae* Bohart & Stange, *Z. luederwaldti* (Ihenring), *Z. miniatus* de Saussure, *Z. nodosus* Zavattari, *Z. notatus* Fox, *Z. olmecus* Saussure, *Z. peruvicus* Bohart & Stange, *pygmaeus* Zavattari, *schadei* Bohart & Stange, *Z. thoracicus* Fox, *Z. toltecus* de Saussure, *Z. velezi* Bohart & Stange.

Figura 20. *Zethus olmecus*, fêmea. Hábito.

Diagnose: destaca-se dentro do suposto subgênero pela regularidade da porção lateral da carena pronotal e o aspecto mais baixo da mesma (exceto por *Z. chapadensis*). A coloração rica de alaranjado no clípeo, geralmente truncado, e pernas principalmente e o T-I angulado em perfil também ajudam a definir esse grupo.

Características: Clípeo da fêmea com ápice geralmente truncado; gena regular ou angulada em vista dorsal, com ou sem carena pós-ocular; F-XI do macho regular; área interocelar com dois tubérculos de tamanho variável, podendo ser muito sutis, mas nunca lisos; ponte hipostomal em quilha ou platô, sem carena mediana; pronoto em perfil médio a longo; carena pronotal baixa, grossa e opaca (exceto por *Z. chapadensis*), com porção lateral regular (*car. 16.1*); úmero arredondado; área sub-umeral nivelada com mesepisterno; notáulices presentes na porção posterior; pontuação discóide presente; tégula regularmente convexa ou arqueada; mesepisterno sem carena posterior; tarsômero IV anterior sem espinhos apicais (*car. 29.1*); tíbia média com um ou dois esporões; carena submediana do propódeo incompleta ou completa se encontrando com a carena lateral; lamela apical do propódeo pouco desenvolvida; T-I em perfil,

angulado; *borda anterior de S-I semi-circular (car. 44.1)*; haste de T-II mais curta que de T-I; lamela de T-II mais longa nas laterais; lamela de T-III trilobada (fracamente em *Z. chapadensis* e *Z. luederwaldti*); placa basal do edeago larga, com sem ponta. *projeção basal do dígito presente (car. 66.1)*; cúspide sem projeção basal.

Distribuição: México aos trópicos da América do Sul.

Grupo *Z. carinatus*

(Fig. 21)

Integrantes: *Z. bodkini* Bohart & Stange, *Z. carinatus* Smith, *Z. carpenteri* Stange, *Z. schlingeri* Bohart & Stange.

Figura 21. *Zethus carinatus*, fêmea. Hábito.

Diagnose: a carena longitudinal no dorso de T-I junto com o aspecto angulado do mesmo em perfil diferencia bem os integrantes desse grupo. Além disso, a parte expandida bem alongada e o S-I comprimido até obter um aspecto de carena tornam o grupo peculiar.

Características: Clípeo com aresta sub-apical; *gena em vista dorsal angulada* (car. 10.1) com *carena pós-ocular* (car. 8.1); F-XI do macho regular; área interocelar com tubérculos lisos ou sem tubérculos; ponte hipostomal como uma quilha; carena pronotal lamelar, com porção lateral sinuosa; úmero abaulado ou angulado; área sub-umeral nivelada com mesepisterno; notáulices ausentes; pontuação discóide ausente; tégula com margem externa regularmente convexa; mesepisterno sem carena posterior; tarsômero IV anterior com espinhos apicais; tíbia média com dois esporões; *carena submediana completa* (car 36.1) *encontrado-se com carena lateral* (37.0); *carena subbasal ausente* (car. 40.0); T-I em perfil, angulado, *com carena longitudinal no dorso presente* (car. 41.1) e; borda anterior de S-I semi-elíptica; haste de T-II mais curta que de T-I; lamela de T-II de comprimento regular; lamela de T-III trilobada; placa basal do edeago larga, sem ponta; ápice do dígito normal; cúspide com ou sem projeção basal.

Distribuição: norte da América do Sul ao sudeste do Brasil.

Grupo *Z. parvulus*

(Fig. 22)

Integrantes: *Z. guerreroi* Zavattari, *Z. haemorrhoidalis* Kriechbaumer, *Z. parvulus* de Saussure.

Figura 22. *Zethus parvulus*, fêmea. Hábito.

Diagnose: Os tubérculos lisos e grandes na região interocelar (maiores que aqueles presentes em *Z. carinatus*, que ainda possui T-I angulado em perfil, e não convexo como no caso) e o último artículo do flagelo do macho reduzido, parecendo um botão, definem o grupo facilmente.

Características: Clípeo com margem convexa apresentando aresta sub-apical; gena regular em vista dorsal e sem carena pós-ocular; *F-XI do macho reduzido, como um botão (car. 4.1)*; área interocelar com dois tubérculos grandes lisos (*car. 7.1*); ponte hipostomal como um platô (*car. 11.1*); com ou sem carena mediana; carena pronotal lamelar, com porção lateral sinuosa; úmero abaulado; área sub-umeral nivelada com mesepisterno; notáulices ausentes; pontuação discóide presente, envolta por área lisa e brilhante; tégula regularmente convexa; mesepisterno sem carena posterior; tarsômero IV anterior com espinhos apicais; tibia média com dois esporões; carena submediana do propódeo incompleta; lamela apical do propódeo fortemente projetada; T-I, em perfil, regularmente convexo; borda anterior de S-I semi-elíptica; haste de T-II mais curta que de T-I; lamela de T-II de comprimento regular; *depressões pós gradular e pós-*

tubercular presentes (car. 50.1 e 52.2); lamela de T-III trilobada; placa basal do edeago larga, sem ponta; ápice do dígito normal; cúspide sem projeção basal.

Distribuição: sul dos EUA El Salvador até; Colômbia; Goiás ao norte da Argentina.

Grupo *Z. biglumis*

(Fig. 23)

Integrantes: *Z. analis* Zavattari, *Z. biglumis* Spinola, *Z. clypearis* de Saussure, *Z. coriarius* Fox, *Z. diminutus* Fox, *Z. inconstans* Fox, *Z. irwini* Bohart & Stange, *Z. lobulatus* de Saussure, *Z. lunaris* Zavattari, *Z. menkei* Bohart & Stange, *Z. milleri* Stange, *Z. oaxacae* Bohart & Stange, *Z. parkeri* Bohart & Stange, *Z. proximus* Fox, *Z. rugosiceps* Fox, *Z. yucatanae* Bohart & Stange, *Z. willinki* Bohart & Stange.

Figura 23. *Zethus biglumis*, fêmea. Hábito.

Diagnose: o pronoto extremamente estreito combinado com a tégula angulada posteriormente separam os integrantes aqui incluídos do restante.

Características: Clípeo com margem variável, sempre com aresta sub-apical; gena regular em vista dorsal, com ou sem carena pós-ocular; F-XI do macho regular; área interocelar sem tubérculos; ponte hipostomal como uma quilha ou um platô, com ou sem carena mediana; carena pronotal lamelar, com porção lateral sinuosa; úmero angulado; área sub-umeral nivelada com mesepisterno; notáulices ausentes; pontuação discóide presente ou ausente, sendo no primeiro caso *situada em um tubérculo (car. 22.1)*; *tégula com margem externa arqueada posteriormente (car. 23.1)*; mesepisterno com ou sem carena posterior; tarsômero IV anterior com espinhos apicais; tíbia média com dois esporões; carena submediana do propódeo incompleta ou completa se encontrando com a carena submarginal; lamela apical do propódeo variável, podendo estar ausente; T-I, em perfil, regularmente convexo ou angulado; borda anterior de S-I semi-elíptica ou semi-circular; haste de T-II mais curta que de T-I; lamela de T-II de comprimento regular; *região pré-gradular amplamente unida com o tubérculo (car. 49.1)* e lamela de T-III trilobada; placa basal do edeago larga, com ou sem ponta; *ápice do dígito dilatado (car. 66.1)*; *cúspide com projeção basal afilada (car. 68.1)*.

Observações: Ressalta-se novamente a inclusão dos integrantes do grupo *Z. clypearis* dentro do presente grupo.

Bohart & Stange (1965) sugerem uma separação entre espécies das Américas do Sul e Central. A hipótese não pode ser vista aqui, uma vez que *Z. clypearis* e *Z. menkei*, espécies da América Central encontram-se em um clado junto a espécies da América do Sul. Ainda, *Z. menkei* encontra-se na base da topologia do grupo e por Bohart & Stange não interpretarem *Z. clypearis* como pertencente ao grupo, pode ser que amostrando outros exemplares haja tal separação.

Uma espécie pertencente ao grupo que merece destaque é *Z. lobulatus*. Esta situa-se bem apical na topologia e ainda, é responsável por várias homoplasias, compartilhando condições que sustentam os clados de todos os grupos, exceto por *Z. aztecus*. Chama-se especial atenção à semelhança superficial com integrantes do grupo *Z. olmecus*, lembrando que Ducke (1914) quando descreveu a biologia de *Z. lobulatus*, na verdade descreveu de *Z. miniatus* e acima de tudo, diversos espécimes do grupo *Z. olmecus* sem identificação que foram emprestados possuem a etiqueta “*not Z. lobulatus*” sugerindo a confusão realizada entre os táxons.

Distribuição: México ao norte da Argentina

Taxonomia Genérica

As análises retornaram *Zethus* como parafilético em relação a *Ctenochilus* de Saussure, 1856, de modo que esse gênero, a partir de agora, deveria ser considerado sinônimo júnior do primeiro. Carpenter & Cumming (1985) já haviam mencionado a possibilidade de *Ctenochilus* e *Ischnocoelia* Perkins, 1914 se situarem dentro de *Zethus*, uma vez que são separados apenas por diferenças nos palpos maxilares.

Como a classificação subgenérica de *Zethus* encontra-se instável, como demonstrado abaixo, nenhum táxon desse nível será atribuído a “*Ctenochilus*”, mesmo que o grupo aparente monofilético.

Taxonomia Subgenérica

As análises trouxeram resultados não somente para os grupos de *Z. (Zethoides)*, mas também auxiliaram em demonstrar, superficialmente, o caos em que se encontra a classificação subgenérica de *Zethus* assim como suas relações com outros gêneros.

Parafilia de Z. (Zethusculus) de Saussure

A análise contou com representantes de dois dos três grupos dentro de *Zethus* (*Zethusculus*) de Saussure: *Z. mexicanus* (Linnaeus) e *Z. romandinus* de Saussure, o primeiro pertencente ao grupo de espécies *Z. mexicanus* e o segundo, ao grupo de *Z. arietis*. Segundo Bohart & Stange (1965), o subgênero abrange as espécies cujos machos possuem a antena enrolada (caráter 2.1) e não em gancho, e cujas fêmeas possuem o clípeo microestriado (caráter 4.1).

Apesar de ser supostamente sustentado por esses dois caracteres, o subgênero não foi recuperado como um agrupamento natural. A ausência da carena mediana na ponte hipostomal (car. 12.1), aspectos pontuados da sutura dorsal do mesepisterno e da sutura escrobal (car. 26.1 e 271.1) e a presença do grádulo em T-III (car. 47.1) e do aspecto sustentam uma relação mais próxima de *Z. romandinus* ao restante de *Zethus* que de *Z. mexicanus*.

O número de representantes desse subgênero é pequeno e ainda não há nenhum representante do grupo *Z. imperfectus* na análise, o que torna arriscado alterar a taxonomia do subgênero. Mas por se tratar de um grupo parafilético, recomenda-se, até o ser definido quem realmente pertence ao grupo, utilizar o nome subgenérico entre

aspas (e.g. “Zethusculus”) para se referir a integrantes do grupo elaborado por Bohart & Stange (1965)

Parafilia de Zethus (Zethus) Fabricius

Bohart & Stange (1965), em seu dendrograma, demonstram que *Zethus* s. s. é monofilético e grupo irmão de *Z. (Zethoides)*. Porém, as análises demonstram que o subgênero é na verdade parafilético em relação tanto a *Z. (Zethoides)* quanto a *Z. (Madecazethus)*, tornando os dois últimos sinônimos juniores do primeiro. É possível que os integrantes do agrupamento malgache sejam apenas derivados de uma linhagem africana de *Zethus* s. s.

Assim como em “Zethusculus”, para facilitar a compreensão e referência ao que costumavam a ser os subgêneros, indica-se o uso do termo subgenérico entre aspas, sem estar em itálico (e.g. “Zethoides”, “Madecazethus”).

Ainda, apesar de nunca examinados, admite-se a possibilidade da parafilia do grupo *Z. pallidus* de alguns integrantes do mesmo pertencerem à linhagem de “Zethoides”, uma vez que Bohart & Stange (1965) observam que as lamelas de T-III e S-III são abreviadas.

Notas e Taxonomia de Espécies

Apesar de não ser constado como objetivo do trabalho, é importante atentar-se às diferenças entre espécies, ainda mais quando estas são tratadas como terminais do trabalho.

***Zethus anomalus* Cooper, 1999**

Essa espécie foi descrita por Cooper (1999), que a atribuiu a *Zethus* (*Zethoides*), devido à disposição da lamela apical de T-III. Entretanto, Cooper ainda aponta outras espécies de *Zethus* s. s. que possuem lamela semelhante à de *Z. (Zethoides)*, e mais importantemente aponta que a lamela de S-III não é interrompida, condição sinapomórfica do grupo e encontrada em todos os integrantes do grupo. Assim, supõe-se que *Z. anomalus* não pertence a *Z. (Zethoides)*, mas uma análise é necessária para afirmar sua relação.

***Zethus biglumis* Spinola, 1841**

Bohart & Stange (1965) tratam *Zethus biglumis* como dividido em duas subespécies: *Z. b. biglumis* e *Z. b. ferrugineus*. Depois de examinar morfologia externa e genitália masculina de ambas subespécies, nenhuma diferença significativa fora a coloração foi encontrada. Assim, a variação de coloração é interpretada como variação intraespecífica e a separação em subespécies, desnecessária.

Apesar de a coloração ter sido utilizada como meio de diferenciação entre espécies e subespécies em chaves de identificação (Bohart & Stange, 1975; Stange, 1975), esse traço deve ser examinado com cautela. Até mesmo de Saussure (1875) detectou a grande variação de coloração dentro de espécies do gênero, declarando-se arrependido em descrever várias espécies em sua monografia (de Saussure, 1852; 1855) baseadas somente em cor.

Outro destaque para essa espécie é a descoberta de uma fêmea na região Sudeste brasileira, em um fragmente de floresta semidescídua. O espécime possui uma coloração semelhante ao padrão de “*ferrugineus*”, mas o segundo tergo tende a ser mais claro. Isso expande consideravelmente a distribuição da espécie, que era conhecida por correr somente na Amazônia, sendo sua localidade mais austral registrada em Santa Cruz, Bolívia (Bohart & Stange, 1965).

***Zethus parvulus* de Saussure, 1855**

Foram examinadas duas fêmeas identificadas como *Z. parvulus*, uma emprestada pelo AMNH e outra pelo MZUSP. Aquela emprestada pela instituição americana tem procedência do Paraguai e traz grande semelhança quando comparada com a única fêmea citada e examinada por Bohart & Stange (1965), se tratando de uma coloração bem mais clara e avermelhada, especialmente na cabeça. Já o espécime do MZUSP, com procedência de Goiás, se distingue bem deste primeiro, com coloração mais escura, o que a torna bem mais semelhante ao holótipo que é um macho (examinado). Ainda sim, são morfologicamente idênticos, o que enquadra ambos exemplares como pertencentes à mesma espécie. Esses exemplares chamam novamente atenção à grande variação de coloração intraespecífica que pode existir no gênero, já relatada por de Saussure (1875).

Considerações Finais

Esse é o primeiro estudo em quase 50 anos que aborda as relações entre os grupos de espécies para *Zethus*, mais especificamente *Zethus* (*Zethoides*), desde a criação dos mesmos por Bohart & Stange (1965).

O presente trabalho demonstrou que apesar de quase todos os agrupamentos pressupostos terem se mantido monofiléticos (excetuando-se o grupo *Z. biglumis* em relação a *Z. clypearis*) as topologias se apresentaram consideravelmente diferentes. Ainda, observou-se que a lamela trilobada do terceiro tergo, uma vez contemplada como marco do grupo, apresenta uma evolução peculiar, com porções individuais laterais e centrais.

Apesar de *Z. (Zethoides)* ter sido recuperado como monofilético, este, assim como *Z. (Madecazethus)*, situa-se dentro de *Z. (Zethus)*, provocando a sinonímia dos dois primeiros subgêneros com o último. Ainda, *Z. (Zethusculus)* também mostrou-se parafilético. O próprio gênero *Zethus* encontrou-se parafilético em relação a *Ctenochilus*, que a partir de agora deve ser considerado sinônimo júnior do primeiro.

A quantidade considerável de homoplasias dentro da análise mostra uma pequena parte do porque da dificuldade de classificar os integrantes de *Zethus* até então, sendo que mesmo as alterações realizadas por Bohart & Stange (1965) encontram-se aparentemente equivocadas.

A “estabilidade” encontrada na monofilia da maioria dos grupos de espécies de “*Zethoides*” contrapõe o estado caótico em que se encontra a taxonomia subgenérica de *Zethus* e genérica de *Zethini*, indicando a necessidade de estudos que visem o grupo de maneira mais abrangente.

Referências

- Bequaert, J. 1942. A revision of the Vespidae (Hymenoptera, Diploptera) of Chile. Part 1. Subfamilies Gayellinae and Zethinae. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 44: 214-223.
- Bitsch, J. 2012. Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 1. Sous-famille des Eumeninae (Hymenoptera). **Bulletin de la Société entomologique de France** 117 (2): 199-218.
- Bohart, R. M. & Stange, L. A. 1965. A Revision of the Genus *Zethus* Fabricius in the Western Hemisphere (Hymenoptera: Eumenidae). **University of California Publications in Entomology** 40: 208 p.
- Cameron, P. 1904. Description of a New Genus and of Four New Species of Hymenoptera. **Transactions of the American Entomological Society** 30 (1): 93-96.
- Carpenter, J. M. 1982 The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology** 7: 11-38.
- Carpenter, J. M. 2003. On “Molecular Phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the Evolution of Sociality in Wasps”. **American Museum Novitates** 3389: 17p.
- Carpenter, J. M. 2011. A new Species of *Zethus* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Linzer biologische Beiträge** 43 (2): 1123–1126.
- Carpenter, J. M. & Cumming, J. M. 1985. A character analysis of the North American potter wasps (Hymenoptera: Vespidae; Eumeninae). **Journal of Natural History** 19: 877 – 916.
- Carpenter, J. M. & Marques, O. M. 2001. **Contribuição ao Estudo dos Vespídes do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae)**. Série: Publicações Digitais 02. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Depto. de Filotecnia.

- Claude-Joseph, H. 1930. Recherches biologiques sur les prédateurs du Chili. **Ann. Soc. Sci. Nat. Zool. 13**: 235 – 354.
- Cooper, M. 1999. A new species of *Zethus* F. (Hym., Vespidae, Eumeninae) with unusual male genitalia. **Entomologist's Monthly Magazine 135**: 39–42.
- Cooper, M. 2010. A New Species of *Zethus* Fabricius (Hym., Vespidae, Eumeninae) in the *strigosus* group and restored status of *Zethus mimus* Zavattari. **Entomologist's Monthly Magazine 146**: 83 – 85.
- de Saussure, H. 1852. Monographie des Guêpes Solitaires, ou de la tribu Eumeniens. Paris, Victor Masson; Genève, J. Kressman, Joël Cherbuliez. 286p.
- de Saussure, H.F., 1855. **Etudes sur la famille des vespides 3**. La Monographie des Masariens et un supplement a la Monographie des Eumeniens. V. Masson, Paris & J. Cherbuliez, Geneva. 352p.
- de Saussure, H. 1875. Synopsis of American Wasps: Solitary Wasps. **Smithsonian Miscellaneous Collections 254**: 394p.
- Ducke, A. 1914. Über phylogenie und classification der sozialen Vespiden. **Zoologische Jahrbücher 36**: 303 – 330.
- Farris, J.S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Syst. Zool. 18**: 374–385
- Forbes, H.O. 1885. A Naturalist's Wanderings in the Eastern Archipelago. Harper, New York, NY.
- Fox, W. J. 1899. Contributions to a knowledge of the Hymenoptera of Brazil. No. 7 – Eumenidae (Genera *Zethus*, *Labus*, *Zethoides*, *Eumenes*, *Montezumia* and

- Nortonia*). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 51: 407 – 464.
- Garcete-Barrett, B. R. 2002. A New Species of *Zethus* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from Eastern Paraguay. **Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag.** 14 (1-2): 49 – 51.
- Giordani Soika, A. 1979. Revisione delle specie etiopiche e malgascse della sottofamiglia Discoeliinae (Hym.). **Boll. Mus. Civ. Venezia** 30: 19 – 65.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics** 9: 83–91.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M. Oxelman, B., Ramírez, M. J. & Szumik, C. A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics** 19: 324 – 332.
- Goloboff, P. A., Carpenter, J. M., Salvador Arias, J. & Esquivel, D. R. M. 2008a. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics** 24: 758 - 773
- Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. 2008b. TNT: a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** 24: 774-786.
- Hermes, M. G. 2012. Two new species of eumenine wasps in the genus *Zethus* Fabricius (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) from the New World. **Zootaxa** 3401: 43–48.

- Hermes, M. G., Melo, G. A. R. & Carpenter, J. M. (No prelo). The higher level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. **Cladistics**: 32 p.
- Hermes, M. G., Somavilla, A. & Garcete-Barrett, B. R. (No Prelo). On the nesting biology of *Pirhosigma* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with special reference to use of vegetable matter. **Revista Brasileira de Entomologia**: 4p.
- Hines, H. M.; Hunt, J. H.; O'Connor, T. K.; Gillespie, J. J. & Cameron, S. A. 2007. Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **104** (9): 3295 – 3299.
- Hunt, J. H. & Adam, G. V. 2005. Bivoltinism as an Antecedent to Eusociality in the Social Wasp Genus *Polistes*. **Science** **308**: 264 – 267.
- Nixon, K. C. 1999 – 2002. **WinClada** ver. 1.0000. Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. 1993. On Outgroups. **Cladistics** **9**: 413 – 426.
- Pickett, K. M. & Carpenter, J. M. 2010. Simultaneous analysis and the Origin in Eusociality in Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny** **68** (1): 3 – 33.
- Porter, C. C. 2008. A remarkable new species of *Zethus* Fabricius (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) from Costa Rica. **InsectaMundi** **27** (1- 4): 1 – 4.
- Richards, O. W. 1962. A revisional study of the Masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea). 294p.

- Sarmiento C. E. & Carpenter, J. M. 2006. Familia Vespidae *In*: Fernández, F. & Sharkey, M. J. 2006. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colômbia. p. 539 – 556.
- Schmitz, J. & Moritz, R. F. A. 1998. Molecular Phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the Evolution of Sociality in Wasps. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 9 (2): 183 – 191.
- Stange, L. A. 1975. Los *Zethus* de Bolívia (Hymenoptera: Eumenidae). **Acta Zool. Lilloana** Tomo: XXXI (9): 77 – 98.
- Stange, L. A. 1979. Tipos de Distribución de la Subfamilia Discoeliinae con las Discripciones de Dos Generos Nuevos de Argentina. **Acta Zool. Lilloana** 35: 729 – 741.
- Stange, L. A. 2003. Review of *Zethus* Fabricius from the West Indies (Hymenoptera: Vespidae). **InsectaMundi** 17 (3 – 4): 209 – 217.
- van der Vecht, J. 1977 . Studies of Oriental Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespoidea). **Tijd. Entomol.** 120: 55–75.
- Wenzel, J. W. 1998. A Generic Key to the Nests of Hornets, Yellowjackets, and Paper Wasps Worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). **American Museum Novitates** 3224: 39 p.
- West-Erberhard, M. J., Carpenter, J. M. & Hanson, P. E. 2006. Capítulo 15: Familia Vespidae. *In*: Hanson, P. E & Gauld, I. D. Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** 77: 617 – 644.

Anexo I

Figuras 1 – 12. *Zethus*. Morfologia externa, cabeça.

1. *Zethus analis*, vista apical da mandíbula, seta aponta dente recurvado.

2 – 3. Clípeo, vista oblíqua ventral: 2. *Z. diminutus*, seta aponta aresta subapical. 3. *Z. toltecus*.

4 – 6. Ápice do flagelômero dos machos: 4. *Z. aztecus*. 5. *Z. guerreroi*. 6. *Z. fraternus*.

7 – 8. Cabeça, vista dorsal: 7. *Z. olmecus*. 8. *Z. parvulus*, seta aponta tubérculos lisos, linhas ressaltam angulação da gena.

9 – 10. Cabeça, perfil: 9. *Z. aztecus*. 10. *Z. carinatus*, seta aponta carena pós ocular.

11 – 12. Cabeça, vista ventral: 11. *Z. diminutus*. 12. *Z. minimus*.

Figuras 13 – 24. *Zethus*. Morfologia externa, mesossoma e apêndices.

13 – 15. Pronoto, vista lateral. 13. *Zethus binodis*. 14. *Z. minimus*. 15. *Z. toltecus*. Escala: 0,5 mm

16. Mesoscuto, vista dorsal. *Zethus lobulatus*, seta aponta vergão. Escala: 0,5 mm.

17, 18. Tégula e parte do mesoscuto, vista dorsal. 17. *Zethus toltecus*, seta aponta notáulice. 18. *Z. rugosiceps*, seta aponta pontuação discóide. Escala: 0,5 mm.

19 – 21. Mesepisterno, vista lateral. 19. *Zethus mexicanus*. 20. *Ctenochilus pilipalpus*. Escalas: 1,0 mm. 21. *Z. binodis*, seta aponta carena posterior do mesepisterno. Escala: 0,5 mm.

22. Metanoto, vista posterior. *Zethus guerreroi*, seta aponta carena transversal. Escala: 0,5 mm.

23, 24. Coxa posterior, vista dorsal oblíqua. 23. *Zethus aztecus*. 24. *Z. guerreroi*. Escala: 0,3 mm.

Figuras 25 – 33. Morfologia externa, propódeo e pecíolo do primeiro segmento metassomal de alguns Eumeninae. Escalas: 0,5 mm.

25 – 27. Porção superior do propódeo, vista posterior. 25. *Zethus mexicanus*. 26. *Z. smithii*. 27. *Z. diminutus*. Setas apontam abertura dorsal do propódeo.

28 – 29. Porção inferior do propódeo, vista oblíqua. 28. *Pachymenes ghilianii* (Eumeninae). 29. *Zethus lobulatus*. Setas apontam válvula propodeal; pontas de setas apontam orifício propodeal.

30. Primeiro segmento metassomal, vista lateral. *Zethus lobulatus*, seta aponta carena sub-basal.

31 – 33. Base do primeiro esterno, vista ventral. 31. *Zethus diminutus*. 32. *Zethus* sp. Grupo *olmecus*. 33. *Z. smithii*.

Figura 34 – 41. Genitália masculina de *Zethus* e *Zeta*.

34 – 35. Parâmetro, vista interna. 34. *Zeta argillaceum*. 35. *Zethus binodis*. Escalas: 1 mm.

36 – 38. Placa basal do edeago. 36. *Zethus binodis*. 37. *Z. menkei*. 38. *Z. clypearis*. Escalas: 0,3 mm.

39 – 41. Volsela, cada qual com os respectivos contornos do dígito (vermelho) e cúspide (verde) abaixo. 39. *Zethus aztecus*. 40. *Z. menkei*. 41. *Z. binodis*. Setas apontam projeção da cúspide; ponta de seta, a projeção do dígito; triângulo, a dilatação do dígito. Escalas: 0,33 mm.