

**Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

**Clave taxonómica ilustrada para los géneros y las especies de avispas eusociales
de Costa Rica (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae)**

**Tesis sometida a la consideración de la Comisión de Trabajos Finales de Graduación
de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, para optar por el grado académico
de Licenciado en Biología con énfasis en Zoología.**

Juan Pablo Valverde Monge

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2010

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Dr. Paul Hanson Snortum _____
Director de tesis

Dr. William Eberhard Cabtree _____
Integrante del comité asesor

Dr. Gilbert Barrantes Montero _____
Integrante del comité asesor

Dr. Jorge Lobo Segura _____
Miembro del Tribunal

Dr. Virginia Solís Alvarado _____
Decana de la Facultad de Ciencias y Presidenta del Tribunal

Juan Pablo Valverde Monge _____
Postulante

AGRADECIMIENTOS

Primero deseo agradecer a los miembros de mi comité, Paul, GB y don William, les agradezco mucho su colaboración, tanto correctiva en el desarrollo del documento como por su carácter de ayuda, por confiar en mí y en el trabajo realizado y por las muchas conversaciones que tuve con ustedes, quizás más con Paul que con GB y don William, pero todas igual de valiosas. Deseo agradecerle a Manuel Solís del INBio y a J. M. Carpenter por el material prestado de las respectivas colecciones, y en el caso específico de Manuel, con quién pude trabajar, por conversar conmigo sobre diversos aspectos durante la revisión de los especímenes, te agradezco muchísimo.

Por el apoyo financiero deseo agradecer a mi padre y a mi madre, sin los cuales no habría podido llegar adonde estoy, y quienes también me apoyaron con palabras de aliento y con paciencia y tiempo extra. Deseo de forma muy especial agradecerle a Veronica, quién me apoyó tanto con su paciencia como financieramente, logísticamente, creativamente, metodológicamente y muchos –mentos más, sin vos quién sabe si habría terminado este trabajo de la misma forma, te agradezco demasiado y siempre recordaré toda la ayuda que me brindaste. Meine liebe natty dread.

Finalmente deseo agradecer a mis amigos y familiares queridos, Roy Izaguirre a.k.a. don Panda, mis amigos y amigas de la casa alemana, Carlitos Soto, mi hermana Guisela, la Rox, Patricio, Pablito y demás personas quiénes de alguna u otra forma se interesaron por el avance de este trabajo, dado que fue con sus palabras de apoyo e interés como pude completar la ardua labor de dibujar las ilustraciones presentes en esta clave. Aunque me voy, me llevo conmigo a todas y todos los que acá se quedan.

ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
AGRADECIMIENTOS.....	iii
ÍNDICE GENERAL.....	iv
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	xiv
1. JUSTIFICACIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
3. ESTADO DEL CONOCIMIENTO.....	5
4. OBJETIVOS.....	13
4.1 Objetivo general.....	13
4.2 Objetivos específicos.....	13
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
5.1. Revisión de las colecciones y Diseño de las claves.....	14
5.2. Ilustración de los especímenes y Digitalización de las ilustraciones.....	14
6. RESULTADOS.....	16
6.1. Nueva Clave Taxonómica para las avispas eusociales: Indicaciones generales para su uso.....	16

Contenido	Página
6.2. Esquemas de morfología general y Clave para los géneros y las especies de la subfamilia Polistinae.....	19
Esquemas de morfología general.....	19
Clave para los Géneros de la subfamilia Polistinae.....	25
Clave para las especies de <i>Polistes</i> Latreille.....	38
Clave para las especies de <i>Mischocyttarus</i> de Saussure.....	49
Clave para las especies de <i>Agelaia</i> Lepeletier.....	61
Clave para las especies de <i>Apoica</i> Lepeletier.....	66
Clave para las especies de <i>Brachygastra</i> Perty.....	68
Clave para las especies de <i>Epipona</i> Latreille, <i>Synoeca</i> de Saussure y <i>Chartergellus</i> Bequaert.....	71
Clave para las especies de <i>Metapolybia</i> Ducke.....	75
Clave para las especies de <i>Parachartergus</i> von Ihering.....	79
Clave para las especies de <i>Polybia</i> Lepeletier.....	81
Clave para las especies de <i>Protopolybia</i> Ducke.....	93
7. CONCLUSIONES.....	99
7.1. Problemas con la Clave.....	99
I. <i>Mischocyttarus melanarius</i> y <i>M. labiatus</i>	99
II. <i>Mischocyttarus melanarius</i> y <i>M. labiatus</i>	100
III. <i>Metapolybia servilis</i> y <i>M. docilis</i>	100
7.2 Posibilidades de especies nuevas en la subfamilia Polistinae para Costa Rica.....	101
8. APÉNDICE 1.....	102

Contenido	Página
9. GLOSARIO.....	103
10. LITERATURA CITADA.....	113

ÍNDICE DE FIGURAS

Contenido	Página
1. Esquemas de morfología general.....	19
Figura 1. Esquema de la cabeza de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista anterior	19
Figura 2 y 3. Esquema de la cabeza de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista lateral.	
3. Esquema de la pata de <i>Mischocyttarus mastigophorus</i> , vista lateral.....	20
Figura 4. Esquema del mesosoma y de la parte anterior del metasoma de <i>Polistes spp</i> , vista lateral.....	21
Figura 5. Esquema del mesosoma de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista dorsal	22
Figura 6. Esquema del ala anterior de una avispa de la subfamilia Polistinae.....	23
Figura 7-9. 7. Esquema del metasoma de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista dorsal. 8. Términos de posición relativa, vista lateral. 9. Términos de posición relativa, vista anterior.....	24
2. Clave para los Géneros de la subfamilia Polistinae.....	25
Figuras 1-5. 1. <i>Polistes dorsalis neotropicus</i> , primer tergo metasomal; orificio propodeal (flecha), vista dorsal. 2. <i>P. erythrocephalus</i> , carina pronotal (F=fovea), vista lateral. 3. <i>Mischocyttarus melanarius</i> , 4. <i>Polybia barbouri</i> & 5. <i>Protopolybia acutiscutis</i> , primer tergo metasomal, vista dorsal.....	29
Figuras 6-10. 6. <i>Brachygastra mellifica</i> & 7. <i>Polybia occidentalis nigratella</i> , orificio propodeal, vista dorsal. 8. <i>Agelaia xanthopus</i> , carina pronotal, vista lateral. 9. <i>Mischocyttarus basimacula</i> , tercer (3t) y cuarto (4t) tarsómeros del tarso medio, vista dorsal. 10. <i>M. fraudulentus</i> , primer tergo metasomal, vista dorsal.....	30
Figuras 11-16. 11. <i>Polybia rejecta</i> , fovea pronotal, vista lateral. 12. <i>Brachygastra mellifica</i> , escutelo (E) & metanoto (M) forma del margen posterior, vista lateral. 13. <i>B. mellifica</i> , carina occipital, vista lateral. 14. <i>Metapolybia aztecoides</i> , escutelo (E) & metanoto (M) forma	

del margen posterior, vista lateral. 15. <i>Epipona guerini</i> & 16. <i>Mischocyttarus angulatus angulatus</i> , coxa anterior, vista anteroventral.....	31
Figuras 17-20. 17. <i>Epipona niger</i> & 18. <i>Metapolybia mesoamerica</i> , ápice del clípeo, vista anteroventral. 19. <i>Clypearia naumanni</i> & 20. <i>Synoeca septentrionalis</i> , anchura relativa de la gena (G) vs el seno ocular (SO), vista lateral.....	32
Figuras 21-24. 21. <i>Angiopolybia zischkai</i> & 22. <i>Agelaia melanopyga</i> , surco dorsal del mesepisterno, vista lateral. 23. <i>A. centralis</i> , lamela posterolateral del escudo, vista dorsal. 24. <i>Apoica pallens</i> , ocelos, vista dorsal.....	33
Figuras 25-29. 25. <i>Apoica pallens</i> & 26. <i>Agelaia centralis</i> , lóbulo yugal en ala posterior. 27. <i>Parachartergus apicalis</i> , carina pronotal, vista lateral. 28. <i>P. fraternus</i> & 29. <i>Charterginus nevermanni</i> , longitud relativa de la prestigma (Pre) vs la pterostigma (Pte).....	34
Figuras 30-34. 30. <i>Charterginus nevermanni</i> & 31. <i>Polybia aequatorialis</i> , ápice (A) & lóbulo lateral (LL) del clípeo, vista anteroventral. 32. <i>Pseudopolybia compressa</i> , lamela posterolateral del escudo, vista dorsal. 33. <i>Protopolybia panamensis</i> , metanoto con lóbulo posteromedial, vista posterodorsal. 34. <i>Polybia parvulina</i> , metanoto sin lóbulo posteromedial, vista posterodorsal.....	35
Figuras 35-37. 35. <i>Charterginus nevermanni</i> , primer (1T) & segundo (2T) tergos metasomales (con peciolo (P) en el borde apicala), vista anterodorsal. 36. <i>Leipomeles dorsata</i> , carina occipital, vista dorsal. 37. <i>Nectarinella championi</i> , escutelo (E) & metanoto (M) forma del margen posterior, vista lateral.....	36
Figuras 38 & 39. 38. <i>Chartergellus atectus</i> & 39. <i>Pseudopolybia compressa</i> , palpo labial (L) & maxilar (M); lóbulo lateral del clípeo (LL), vista anteroventral.....	37
3. Clave para las especies de <i>Polistes</i> Latreille.....	38
Figuras 1-4. 1. <i>Polistes pacificus</i> , surco epinecninal del mesepisterno, vista lateral. 2. <i>P. pacificus</i> & 3. <i>P. bicolor</i> , extensión relativa de la carina occipital, vista lateral. 4. <i>P. occipitalis</i> , carina occipital, vista lateral oblicua.....	43
Figuras 5-7. 5. <i>Polistes bicolor</i> , carina occipital, vista oblicua lateral. 6. <i>P. bicolor</i> & 7. <i>P. deceptor</i> , grado de inclinación del primer tergo metasomal posterior al punto de inserción del músculo propodeal, vista lateral.....	44
Figuras 8-11. 8. <i>Polistes carnifex</i> , espacio malar, vista anterior oblicua. 9. <i>P. canadensis</i> , estrías del propodeo, vista lateral. 10. <i>P. erythrocephalus</i> , espacio malar, vista anterior oblicua. 11. <i>P. goeldii</i> , estrías del propodeo, vista lateral.....	45

Figuras 12-15. 12. <i>Polistes major major</i> & 13. <i>P. erythrocephalus</i> , primer tergo metasomal, vista dorsal. 14. <i>P. goeldii</i> , carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 15. <i>P. goeldii</i> , carina occipital, vista lateral (cabeza ligeramente inclinada hacia la derecha, causando que los ojos se vean hinchados).....	46
Figuras 16-18. 16. <i>Polistes. instabilis</i> , carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 17. <i>P. oculatus</i> , setas conspicuas en el escudo, vista lateral. 18. <i>P. instabilis</i> , patrón de coloración del propodeo, vista posterodorsal.....	47
Figuras 19-22. 19. <i>P. myersi myersi</i> , patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 20. <i>P. myersi myersi</i> , propodeal color pattern, posterodorsal view. 21. <i>P. myersi myersi</i> , sternal color pattern, ventral view. 22. <i>P. versicolor versicolor</i> , sternal color pattern, ventral view	48
4. Clave para las especies de <i>Mischocyttarus</i> de Saussure	49
Figuras 1-5. 1. <i>Mischocyttarus collarellus</i> & 2. <i>M. vaqueroi</i> , patrón de coloración del escudo, vista dorsal. 3. <i>M. basimacula</i> , fóvea pronotal, vista lateral. 4. <i>M. collarellus</i> , ventanillas hialinas en el margen anterior del pronoto, vista posterodorsal. 5. <i>M. cleomenes</i> , ápice del clípeo, vista anterior.....	54
Figuras 6-9. 6. <i>Mischocyttarus mastigophorus</i> , simetría relativa del tercer tarsómero del tarso medio, vista posterodorsal. 7. <i>M. mastigophorus</i> , carina occipital ausente, vista posterodorsal. 8. <i>M. basimacula</i> , simetría relativa del tercer tarsómero del tarso medio, vista posterodorsal. 9. <i>M. deceptus</i> , carina occipital presente, vista posterodorsal.....	55
Figuras 10-13. 10. <i>Mischocyttarus fraudulentus</i> & 11. <i>M. pelor</i> , patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 12. <i>M. pallidipectus</i> & 13. <i>M. costaricensis</i> , cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua.....	56
Figuras 14-17. 14. <i>Mischocyttarus basimacula</i> & 15. <i>M. costaricensis</i> , margen anterior del pronoto, vista lateral. 16. <i>M. basimacula</i> & 17. <i>M. costaricensis</i> , patrón de coloración de la frente y el vertex, vista anterior.....	57
Figuras 18-21. 18. <i>Mischocyttarus basimacula</i> & 19. <i>M. costaricensis</i> , patrón de coloración del escutelo, vista posterodorsal. 20. <i>M. deceptus</i> , proepisterno doblado (C=coxa), vista anteroventral. 21. <i>M. deceptus</i> , separación relativa de los ocelos posteriores, vista dorsal	58
Figuras 22-26. 22. <i>Mischocyttarus mastigophorus</i> , proepisterno no doblado (C=coxa), vista anteroventral. 23. <i>M. costaricensis</i> , separación relativa de los ocelos posteriores, vista	

dorsal. 24. *M. melanarius*, anillo (A) en el extremo basal del fémur anterior (S=surco), vista lateral. 21. *M. carbonarius* & 22. *M. melanarius*, primer tergo metasomal, vista dorsal.....59

Figuras 27-30. 27. *Mischocyttarus pallidipectus*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 28. *M. pallidipectus*, patrón de coloración del propodeo, el metanoto y el escutelo, vista posterodorsal. 29. *M. mixtus*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 30. *M. mixtus*, patrón de coloración del propodeo, el metanoto y el escutelo, vista posterodorsal.....60

5. Clave para las especies de *Agelaia* Lepeletier.....61

Figuras 1-5. 1. *Agelaia cajennensis*, carina pronotal; margen lateral del pronoto (ML), vista lateral. 2. *A. xanthopus*, carina pronotal, vista lateral. 3. *A. pleuralis*, margen lateral lamelado del pronoto (ML), vista lateral. 4. *A. pleuralis* & 5. *A. cajennensis*, ápice de la pterostigma.....63

Figuras 6-9. 6. *Agelaia angulicollis* & 7. *A. areata*, cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 8. *A. yepocapa* & 9. *A. melanopyga*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal.....64

Figuras 10-13. 10. *Agelaia areata*, elevación relativa de la carina pronotal (centro vs lados), vista posterodorsal. 11. *A. areata*, forma del primer tergo metasomal, vista dorsal. 12. *A. yepocapa*, elevación relativa de la carina pronotal (centro vs lados), vista posterodorsal. 13. *A. yepocapa*, forma del primer tergo metasomal, vista dorsal.....65

6. Clave para las especies de *Apoica* Lepeletier.....66

Figuras 1-3. 1. *Apoica strigata*, patrón de coloración del escudo, vista dorsal. 2. *A. pallida*, patrón de coloración del sexto tergo metasomal, vista dorsal. 3. *A. pallida*, setas en el ojo, vista ventrolateral.....67

7. Clave para las especies de *Brachygastra* Perty.....68

Figuras 1-5. 1. *Brachygastra mellifica* & 2. *B. smithii*, carina occipital, vista lateral. 3. *B. scutellaris* & 4. *B. mellifica*, forma del borde posterior del escutelo, vista lateral. 5. *B. mellifica*, ángulos propodeales, vista dorsal.....69

Figuras 6-10. 6. *Brachygastra lecheguana* & 7. *B. mellifica*, borde posterior del escutelo, vista dorsal. 8. *B. augusti* & 9. *B. smithii*, carina pronotal, vista lateral. 10. *B. smithii*, patrón de coloración del escudo, vista dorsal.....70

8. Clave para las especies de *Epipona* Latreille, *Synoecca* de Saussure y *Chartergellus* Bequaert.....71

Figuras 1-4. 1. *Epipona niger*, carina del ángulo propodeal, vista lateral. 2. *E. niger*, quilla en el primer tergo metasomal, vista dorsolateral. 3. *E. guerini*, carina del ángulo propodeal, vista lateral. 4. *E. guerini*, quilla en el primer tergo metasomal, vista dorsolateral.....73

Figuras 5-9. 5. *Synoecca chalibea* & 6. *S. septentrionalis*, espacio malar, vista anterior oblicua. 7. *S. septentrionalis*, patrón de coloración del clípeo, vista anterior. 8. *Chartergellus atectus* & 9. *C. golfitensis*, patrón de coloración de la frente, vista anterior74

9. Clave para las especies de *Metapolybia* Ducke.....75

Figuras 1-3. 1. *Metapolybia aztecoides*, carina pronotal (CP) & humerus (H), vista lateral. 2. *M. servilis*, carina pronotal, vista lateral. 3. *M. mesoamerica*, setas en el propodeo, vista lateral.....77

Figuras 4-7. 4. *Metapolybia mesoamerica* & 5. *M. aztecoides*, ancho relativo de la gena, vista lateral. 6. *M. aztecoides* & 7. *M. cingulata*, porción lateral de la carina pronotal, vista posterior oblicua.....78

10. Clave para las especies de *Parachartergus* von Ihering.....79

Figuras 1-4. 1. *Parachartergus fraternus* & 2. *P. apicalis*, ángulos propodeales, vista posterodorsal. 3. *P. apicalis* & 4. *P. aztecus*, carina pronotal, vista lateral.....80

11. Clave para las especies de *Polybia* Lepeletier.....81

Figuras 1-5. 1. *Polybia emaciata* & 2. *P. aequatorialis tristis*, setas en el escudo, vista lateral. 3. *P. emaciata*, carina pronotal ausente, vista lateral. 4. *P. rejecta* & 5. *P. rauli*, carina pronotal, vista lateral.....87

Figuras 6-9. 6. *Polybia rauli* & 7. *P. ignobilis*, patrón de coloración de la celda basal del ala anterior. 8. *P. simillima* & 9. *P. aequatorialis tristis*, extensión relativa de la emarginación del escudo, vista dorsal.....88

Figuras 10-13. 10. *Polybia bifasciata*, forma de la válvula propodeal, vista posterior oblicua. 11. *P. bifasciata*, primer tergo metasomal, vista dorsal. 12. *P. barbouri*, forma de la válvula propodeal, vista posterior oblicua. 13. *P. barbouri*, primer tergo metasomal, vista dorsal.....89

Figuras 14-18. 14. *Polybia aequatorialis tristis*, setas en el ojo, vista ventrolateral view. 15. *P. occidentalis bohemani*, carina occipital, vista posterolateral. 16. *P. nidulatrix*, 17. *P. bistrata* & 18. *P. selvana*, primer tergo metasomal (en 17 & 18, **Ae** = área del espiráculo, **Co** = concavidad), vista view.....90

Figuras 19-22. 19. *Polybia flavifrons hecuba*, setas conspicuas en la tibia y el fémur posteriores, vista lateral. 20. *P. parvulina*, depresión longitudinal en el centro del margen of anterior del metanoto, vista posterodorsal. 21. *P. occidentalis bohemani*, setas conspicuas en el propodeo, vista lateral. 22. *P. occidentalis bohemani*, setas conspicuas en el primer esterno metasomal, vista lateral.....91

Figuras 23-27. 23. *Polybia scrobalis surinama*, 24. *P. diguetana*, 25. *P. belemensis brevitarsus* & 26. *P. occidentalis bohemani*, primer tergo metasomal, vista dorsal. 27. *P. occidentalis nigratella*, patrón de coloración del propodeo, vista posterodorsal.....92

12. Clave para las especies de *Protopolybia* Ducke.....93

Figuras 1-5. 1. *P. fuscatus* & 2. *P. panamensis*, gena; extensión relativa de la carina occipital (CO), vista lateral. 3. *P. chartergoides isthmensis*, primer tergo metasomal sésil, vista lateral. 4. *Protopolybia acutiscutis*, gena, vista lateral. 5. *P. acutiscutis*, primer tergo metasomal peciolado, vista lateral.....95

Figuras 6-10. 6. *Protopolybia fuscatus*, 7. *P. panamensis* & 8. *P. chartergoides isthmensis*, proceso metanotal, vista posterodorsal. 9. *P. exigua binominata* & 10. *P. acutiscutis*, primer tergo metasomal, vista dorsal.....96

Figuras 11-14. 11. <i>Protopolybia exigua exigua</i> , patrón de coloración del segundo tergo metasomal, vista dorsal. 12. <i>P. wheeleri</i> , patrón de coloración del escudo, vista dorsal. 13. <i>P. wheeleri</i> , cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 14. <i>P. wheeleri</i> , patrón de coloración del escutelo y del metanoto, vista posterodorsal.....	97
Figuras 15-17. 15. <i>Protopolybia wheeleri</i> , patrón de coloración del segundo tergo metasomal, vista dorsal. 16. <i>P. perfulvula</i> & 17. <i>P. picteti</i> , cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua.....	98

Resumen

El presente trabajo trata sobre el diseño, redacción e ilustración de una clave taxonómica para los géneros y las especies de las avispas eusociales de la subfamilia Polistinae (Hymenoptera: Vespidae) presentes en Costa Rica. Este es uno de los grupos de avispas más conspicuos del neotrópico, con casi 700 especies, y su potencial como modelo para estudios en diversas ramas de la biología es enorme. Se trabajó con la monografía de Richards (1978) y con un borrador de una clave creado por J. M. Carpenter en el año 2001 para las especies de Costa Rica. Se revisó material de tres colecciones, y partir de este se evaluaron las características diagnósticas tanto de los géneros como de las especies, con el fin de evaluar la necesidad de agregar ilustraciones, y de cuales características se debían ilustrar. Así mismo se evaluó la necesidad de reestructurar las claves, creando claves nuevas, se tradujeron las claves, debido a que primero se redactaron en inglés, y se homogenizó y adaptó la terminología empleada. En total se obtuvieron 11 claves taxonómicas para los 18 géneros de avispas de la subfamilia Polistinae. Además se confeccionó una serie de ilustraciones generales para poder familiarizarse con la morfología del grupo, así como un glosario que incluye todos los términos empleados en la clave. Finalmente se incluye una sección sobre los problemas encontrados durante la elaboración de la clave en la identificación de las especies, y se incorporan perspectivas a futuro sobre la expansión del número de especies en el grupo para Costa Rica.

1. Justificación

Las avispas eusociales del neotrópico (Vespidae: Polistinae) son un grupo conspicuo, abundante, y con muchas especies (aproximadamente 543 especies sólo en el neotrópico, 678 especies en todo el mundo) (Hanson & Gauld, 2006). El concepto de especie como tal para efectos de uso en este anteproyecto incluye dos definiciones. Primero la de especie biológica, la cual se define como un grupo de poblaciones naturales, cuyos miembros son capaces de reproducirse y producir descendencia fértil (Mayr, 1991; Mayr, 1996; Queiroz, 2005). La segunda definición de especie, la especie filogenética, complementa la definición anterior. Esta se define como la agrupación diagnosticable más pequeña que presente un patrón parental de ascendencia y descendencia, y cuyo diagnóstico se basa estrictamente en una o más sinapomorfias, las cuales identifican un agregado monofilético de individuos (Cracraft, 1989; Avise & Wollenberg, 1997; Wheeler, 2007).

En Costa Rica existe un total de 107 especies de avispas eusociales, para las cuales J. M. Carpenter (curador del American Museum of Natural History, AMNH) preparó un borrador provisional de una clave taxonómica. En el, Carpenter recabó, a partir de la monografía de Richards (1978), las secciones pertinentes a las especies presentes en el país. Sin embargo, dicho manuscrito carece de ilustraciones, además de contar con una terminología bastante compleja y específica, y en muchos casos difícil de interpretar sin el uso de ilustraciones o dibujos.

Muchos autores, a través de los años, han venido revisando la taxonomía de los diferentes géneros (Naumman, 1968; Willink, 1959; Bequaert, 1944; Van der Vecht, 1972; Cooper 2000), y los mismos han creado e incluido claves dicotómicas junto con las revisiones, las cuales en algunos casos tienen ilustraciones. Estos artículos son, en su mayoría, dispersos y no recientes. La elaboración de una nueva clave ilustrada para las especies de avispas eusociales de Costa Rica constituye un gran esfuerzo por aclarar, de forma visual, y facilitar el uso de la clave taxonómica de un grupo conspicuo, y considerado incluso modelo para posibles investigaciones (West-Eberhard, 2006). Las relaciones taxonómicas dentro de este grupo están bastante claras, la adición de futuras nuevas especies se considera relativamente

mínima (Hanson, com. pers.). Finalmente, el desarrollo de este trabajo puede constituir un incentivo para que se realicen trabajos similares en otros grupos, facilitando una mayor independencia para aquellos investigadores que deseen identificar especímenes en un área que ya ha sido bien estudiada.

El avance de la cuantificación del número de especies, así como de la clarificación de las relaciones de los grupos taxónomicos actuales depende de la capacidad de poder clasificarlos de forma correcta. Lo anterior a su vez sirve de base para otro sinnúmero de ramas biológicas (ecología, evolución, ecología del comportamiento, genética de poblaciones), muchas de las cuales no podrían progresar sin los avances generados por la taxonomía (Mayr & Ashlock, 1991). Finalmente, debido al avance de la destrucción de los habitats, se vuelve necesario, primero, poder identificar cuáles especies son raras y cuáles no, y a partir de esto poder enfocar de mejor manera posibles iniciativas de investigación hacia el estudio de esos grupos antes de que desaparezcan.

2. Antecedentes

En la monografía de Richards (1978) se dan descripciones, tanto estructurales como de coloración, datos de distribución, y comentarios adicionales sobre identificación, nidos u otros temas, de muchas de las especies descritas hasta ese momento. Además se dan claves para subgéneros, géneros, especies y variedades. Si bien el trabajo de Richards presenta un gran número de ilustraciones, estas no cubren por completo todas las claves presentes en la monografía, y en muchos casos son relativamente esquemáticas.

Son de particular importancia para la fauna costarricense aquellos trabajos que complementan el trabajo de Richards, entre los cuales están: la revisión de Bequaert (1944) del género *Protopolybia*, que incluye tanto claves como descripciones de las especies; los trabajos sobre *Apoica* de Bequaert (1943) y van der Vecht (1972), en donde se incluyen claves para las subespecies además de descripciones; el trabajo de Willink (1959) sobre las especies afines a *Parachartergus apicalis*; la revisión de Naumann (1968) del género *Brachygastra*, que incluye tanto claves como descripciones, y un trabajo de Cooper (2000) sobre el género *Agelaia*, en el cual describe 5 especies nuevas, además de incluir una clave para las especies existentes. Además de estos trabajos, se debe incluir las descripciones de una serie de especies nuevas para Costa Rica, las cuales han aparecido de forma individual: *Mischocyttarus pelor* (Carpenter & Wenzel, 1988), *Metapolybia mesoamerica* (Smethurst & Carpenter, 1997), *M. servilis* (Cooper, 1999) & *Polybia selvana* (Carpenter & Kojima, 2002).

Sumados a los trabajos anteriormente mencionados hay otros trabajos que revisten general importancia para la taxonomía del grupo. En 1985, Raw describió un nuevo género, *Asteloeca*, y entre 1989 y 2004 se reconocieron 4 sinonimias de géneros: *Pseudochartergus* y *Protopolybia*, *Occipitalia* y *Clypearia*, *Synoecoides* y *Polybia*, y *Marimbonda* y *Leipomeles*. Además el nombre de *Stelopolybia* fue reemplazado por el de *Agelaia* (Hanson & Gauld, 2006). Otros trabajos similares incluyen una revisión y corrección en la nomenclatura de un gran número de especies en diferentes géneros, así como notas en muchas de ellas, llevada a cabo por Carpenter (1999); una revisión del subgénero *Kappa* de *Mischocyttarus*, realizada por Silveira

(2006), el cual también realizó en 2008 un análisis filogenético de los subgéneros y grupos de especies de *Mischocyttarus*, e incluyó una clave taxonómica para identificar los subgéneros y grupos de especies. En 1998 Wenzel publicó una clave para la identificación de los géneros de Vespinae y Polistinae, basándose en la estructura del nido.

Aparte de los trabajos citados en la sección anterior, y como se mencionó en la justificación, Carpenter elaboró un borrador inédito a partir del trabajo de Richards (1978), incluyendo todos los pasos que llevaban a las especies presentes en Costa Rica, e incorporando aquellas especies que habían sido descritas posterior al trabajo de Richards. En 1999, Garcete-Barret publicó “Avispas sociales del Paraguay”, trabajo que es el equivalente del presente proyecto de tesis, pero para Paraguay, y en el 2004, Carpenter publicó una nueva clave para los géneros de Polistinae presentes en América.

3. Estado del conocimiento

El orden Hymenoptera es uno de los órdenes de insectos más diversos que existen en la Tierra. Según Hanson & Gauld (2006), actualmente se reconocen 21 superfamilias, y 3 de ellas se agrupan dentro del infraorden Aculeata, que a su vez agrupa a todas las especies eusociales del orden. El rasgo distintivo de este grupo es la modificación del ovipositor en aguijón (del latín *Aculeus*), el cual se emplea exclusivamente como una herramienta para inyectar veneno en sus presas y enemigos (Hanson & West-Eberhard, 2006; Sharkey, 2007).

Entre los Aculeata más derivados surgió una especialización para ocultar las provisiones de las larvas: la construcción de nidos. Dicha especialización está condicionada por un cambio en el momento de oviposición de la hembra, en donde los huevos no se depositan *in situ* sobre el hospedero, y más bien se retrasa la oviposición hasta que se traslada la presa a un lugar seguro. El posponer el momento de oviposición tiene implicaciones en el cambio de la capacidad de carga de las presas o en el número y tipo de presas que se capturan. Entre los constructores de nidos se puede observar 2 especializaciones más: el cambio en la dieta de las larvas (paso del carnivorismo a la fitofagia, ocurre en Masarinae y las abejas), y la transición hacia el comportamiento eusocial (Hanson & West-Eberhard, 2006).

Las 3 superfamilias de Aculeata – Chrysidoidea, Vespoidea y Apoidea – constituyen un grupo monofilético, caracterizado por la modificación del ovipositor y por la ausencia de cercos en las hembras. De manera general se acepta la hipótesis de que Chrysidoidea es el linaje hermano de Vespoidea + Apoidea (Gauld & Hanson, 2006). La superfamilia Vespoidea sin embargo, a diferencia de Chrysidoidea y Apoidea, no presenta ninguna sinapomorfía en particular, y se le distingue básicamente por presentar el prepecto reducido. Esta superfamilia agrupa 10 familias monofiléticas, entre las cuales se encuentra la familia Vespidae, la cual agrupa a las 3 subfamilias de avispa eusociales existentes, y cuyo grupo hermano es la familia Scoliidae (Brothers, 2006).

La familia Vespidae se puede distinguir por una serie de características morfológicas claras: tamaño de 4.5 a 25.0 mm, coloración variable, aunque muchos negros con amarillo o

casi completamente negros con marcas de amarillas, ferrugineas o de otro color; las antenas de las hembras tienen 12 segmentos y las de los machos 13, y no presentan un engrosamiento del ápice del flagelo antenal. El pronoto se extiende hasta atrás hasta tocar la tégula y el ojo presenta una profunda muesca interna. Las alas se doblan longitudinalmente cuando están en posición de descanso (excepto en Masarinae), y el ala delantera tiene la celda discoidal alargada, ocupando al menos 0.35 de la longitud total del ala (Brothers, 2006; West-Eberhard *et al.*, 2006).

La familia Vespidae agrupa un total de 6 subfamilias, sin embargo en el neotrópico sólo se observan 4 de ellas: Masarinae, Eumeninae, Vespinae y Polistinae. De estas, sólo Vespinae y Polistinae son eusociales, sin embargo Vespinae presenta una distribución más bien holártica, y únicamente una especie, *Vespula squamosa* llega hasta América Central, alcanzando su límite de distribución sur en Honduras (West-Eberhard *et al.*, 2006).

Las avispas de la subfamilia Polistinae se subdividen en 4 tribus, de las cuales Ropalidiini se encuentra restringida al Viejo Mundo, Polistini tiene distribución cosmopolita, y Mischocyttarini y Epiponini se están en el neotrópico (West-Eberhard *et al.*, 2006). En Costa Rica hay 18 géneros con 107 especies de Polistinae. Los patrones de distribución según altitud en la vertiente Caribe indican picos leves en la diversidad entre 50 y 300 msnm, así como una disminución en el número de especies y un cambio de la comunidad de especies al aumentar la altitud (Kumar *et al.*, 2008). Finalmente, en el páramo se observan únicamente 2 especies de avispas eusociales.

La subfamilia Polistinae puede distinguirse de las otras 3 subfamilias presentes en el neotrópico por presentar: la celda discal con una longitud de al menos 0.35 de la longitud total del ala, y alas que se doblan longitudinalmente; mesoescudo sin paratégula y uñas simples, sin un diente auxiliar sub-basal; coxa trasera sin carina dorsal, y presencia de un lóbulo yugal en el ala trasera (West-Eberhard *et al.*, 2006). Sin embargo, al menos en Costa Rica, la subfamilia Masarinae aún no ha sido reportada, y además parece estar restringida al bosque seco.

En su monografía, Richards (1978) menciona que la morfología utilizada en la separación taxonómica de Polistinae es aquella considerada clásica y empleada anteriormente

por otros taxónomos del grupo. Richards destaca algunas estructuras que anteriormente no han tenido importancia en la taxonomía de Polistinae: la fovea pronotal, la prominencia pronotal (la carina pronotal), la entrada al primer espiráculo torácico, el orificio y las válvulas propodeales, y algunas estructuras de la genitalia masculina. La morfología empleada en la separación taxonómica de diferentes géneros se asemeja, sin embargo es común que varíe según el género en cuestión. Algunos ejemplos de las características empleadas en la separación taxonómica para *Polistes*, *Mischocyttarus* y *Polybia* pueden verse en los trabajos filogenéticos realizados por Picket *et al.* (2006), Silveira (2008) y Carpenter *et al.* (2000), respectivamente.

El registro fósil no es abundante en cuanto a la presencia de los véspidos eusociales. Los registros más antiguos datan del periodo Cretácico temprano (146-100 Ma), del cual se describieron 6 especies dentro de un género, *Priorvespa*, el cual además se ubicó dentro de una subfamilia aparte, Priorvespinae, la cual se catalogó como el grupo hermano del resto de las subfamilias de Vespidae (Carpenter & Rasnitsyn, 1990). Del periodo Cretácico tardío (99-65 Ma) se han encontrado 3 fósiles, 2 ubicados dentro de la subfamilia Masarinae por Rasnitsyn (1975, citado en Burnham, 1978), y uno de un véspido que hasta el momento no ha podido ser asignado a ninguna de las subfamilias de Vespidae, descrito en 1941 por Brown (citado en Bequaert & Carpenter, 1941), pero que Wenzel revisó y señaló su semejanza con los nidos de *Polistes* (1990). A partir del Cenozoico la presencia de Vespidae en el registro fósil aumentó. Sin embargo el periodo Eoceno muestra únicamente fósiles de la subfamilia Eumeninae, y ya en el Oligoceno aparecen los primeros fósiles de *Polybia* y *Polistes* (Burnham, 1978).

La subfamilia Polistinae ha sido objeto de un sinnúmero de trabajos debido a la facilidad de observación y de localización (los nidos son muy conspicuos). Esto convierte al grupo en un posible grupo modelo para tratar de entender la evolución del comportamiento eusocial (West-Eberhard, 2006). A continuación se revisan brevemente algunos aspectos de la biología de las avispa de la subfamilia Polistinae. El modo de iniciar la colonia y el proceso de construcción del nido son dos aspectos que revelan parte de su proceso evolutivo. Estos ayudan a entender, en parte, las variaciones existentes en la morfología y el comportamiento

entre los individuos, y ayudan además a comprender la razón de la clasificación taxonómica actual.

La fundación de la colonia ocurre de 2 formas: independientemente (una única hembra inicia la construcción del nido, tribus Polistini y Mischocyttarini) o en enjambres (un grupo de varias reinas y muchas obreras, tribu Epiponini). Sin embargo, la fundación independiente a veces varía un poco, involucrando ocasionalmente a un pequeño grupo de hembras (West-Eberhard, 1969; Litte, 1981; West-Eberhard *et al.*, 2006). La construcción del nido inicia con el transporte de materiales de 2 tipos principalmente, vegetal (fibras maderosas largas, tricomas o estructuras vegetales pilosas, pequeños trozos vegetales) y barro. La mayoría de las especies de avispas eusociales utiliza muy poco barro, o no lo utiliza del todo. Los materiales de tipo vegetal a menudo son masticados, y posteriormente se les añade una mezcla de secreciones bucales (Starr, 1991). La variación entre las etapas de construcción del nido en diferentes géneros ofrece una oportunidad para descubrir homologías entre ellos, convirtiéndola en una fuente para estudios filogenéticos y evolutivos (Wenzel, 1991).

La gama de depredadores de las Polistinae es muy diversa, y algunas de las estrategias de defensa tienen paralelos en algunos géneros, los cuales presentan una relación filogenética más cercana. Entre ellos las hormigas han ejercido en los trópicos una intensa presión de selección, tanto sobre el tipo de nido que construyen los diferentes géneros de Polistinae como del sitio escogido para colocarlo. La estrategia de defensa de las avispas, sea esta la aplicación de sustancias repelentes en el peciolo del nido, o la construcción de un nido conspicuo provisto de una cubierta, con un único punto de entrada (en la mayoría de especies de Polistinae) y con muchas obreras apostadas sobre la cubierta externa a modo de guardas, parece tener como objetivo principal desviar la atención o la intención de ataque sobre el nido, especialmente por parte de las hormigas (Jeanne, 1975; Jeanne, 1991a). La abundancia de Polistinae, en general, es baja por debajo de los 500 m.s.n.m. y aumenta con la altitud, de forma inversa a lo que ocurre con la abundancia de las hormigas arrieras (*Eciton* spp.) que depredan avispas, lo cual podría explicar en parte el cambio en abundancia de las avispas al aumentar la altitud (Kumar et al., 2008).

La presencia de hormigas en los alrededores de los nidos puede causar diversas reacciones. En los nidos de *Polistes canadensis*, cuando una hormiga se acerca, las hembras se acercan al pedicelo aleteando sus alas y produciendo un zumbido, y picotean intensamente a las hormigas, produciendo una secuencia de zumbidos entremezclados con picoteos (West-Eberhard, 1969). O'Donnell *et al.* (1998) observaron un comportamiento novedoso de defensa en 8 especies de Epiponini, entre las cuales 5 ocurren en Costa Rica: durante perturbaciones intencionales al nido, un número variable de las obreras que salieron del nido levantaron el gáster de manera perpendicular al eje longitudinal del cuerpo, manteniéndolo erecto, protruyendo en algunos casos el aguijón, y en algunas de estas especies (*Brachygastra augusti*, *Polybia dimidiata*) el gáster presenta marcas pálidas en él, o es en su totalidad de un color llamativo. Chadab (citado en West-Eberhard, 1989) & West-Eberhard (1989) observaron que tanto *Clypearia sulcata* (antes *Occipitalia*) como *Metapolybia aztecoides*, pueden detectar las feromonas que las hormigas del género *Azteca* utilizan para crear sus senderos, y raspan o remueven la superficie del árbol o del nido por donde las hormigas dejaron el sendero.

La división del trabajo reproductivo conlleva, de forma natural, a la creación de castas, lo cual implica la existencia de especies en donde es posible separar a las obreras de las reinas mediante diferencias morfológicas claras, hasta especies en las cuales no es posible separar a las obreras de las reinas únicamente con base a diferencias morfológicas. En Polistinae es posible ir de un extremo a otro en cuanto a la variación morfológica observada en las especies (Noll *et al.*, 2004). De las 3 tribus de Polistinae neotropicales, únicamente se han observado diferencias entre obreras y reinas en algunas especies de la tribu Epiponini (West-Eberhard *et al.*, 2006).

Richards en su monografía (1978) describió los 3 tipos de castas, que hoy en día todavía se reconocen: I. Reinas más grandes que obreras; II. Diferencias alométricas, con reinas más pequeñas que las obreras en algunas medidas, pero más grandes en otras; III. Diferencias morfológicas leves, con castas ausentes, o apenas distinguibles en unas pocas características. Recientemente Noll *et al.* (2004) lograron reunir datos para 30 especies de Polistinae, y determinaron que las castas en Epiponini se originaron en diferentes ocasiones. Asimismo

sugieren que la secuencia evolutiva del grupo va de las sociedades sin castas, pasando a las sociedades en donde las reinas son más grandes que las obreras, luego a las sociedades en que las reinas difieren morfológicamente de las obreras, hasta llegar a aquellas en donde las reinas son más pequeñas que las obreras en algunas medidas del cuerpo.

Los estudios etológicos en Polistinae constituyen un campo que continúa generando nuevos descubrimientos, desde estudios de las jerarquías de dominancia y la flexibilidad del comportamiento en las tribus eusociales más primitivas (*Polistes* & *Mischocyttarus*), hasta los estudios de polietismo de las obreras y del comportamiento de las reinas en la tribu Epiponini (West-Eberhard *et al.*, 2006). El control por parte de las reinas en *Polistes* ocurre entre dos extremos: desde la aparente ausencia de interacciones de dominancia directa en *P. bernardii richardsi*, hasta ataques violentos por parte de la reina en *Polistes canadensis*, aunque estos ocurren con más frecuencia entre hembras que tienen un nivel semejante en la jerarquía (West-Eberhard, 1969; Jeanne, 1996). Así también, el nivel de agresividad y la permisividad hacia las cofundadoras de ovipositar e iniciar celdas varía según la especie, y según el estado del nido (pre y post emergentes).

El polietismo es la separación de las tareas que se llevan a cabo entre las obreras, y que parece estar influenciado por la edad, factores genéticos, el tamaño del cuerpo y las necesidades de la colonia (Jeanne, 1991b; O'Donnell, 1998; West-Eberhard *et al.*, 2006). Quizá es en la tribu Epiponini en la que el polietismo según la edad ocurre de forma más marcada. El polietismo lleva a las obreras a realizar en primera instancia labores dentro del nido, y conforme envejecen, se mueven de adentro hacia fuera del nido, siendo el forrajeo una actividad realizada por las hembras más viejas (Jeanne en Ross & Matthews, 1991).

La dieta en Polistinae se compone de dos elementos, néctar y presas. El néctar puede ser obtenido de las visitas a flores (visitas a 97 especies de angiospermas de 33 familias, en áreas con bosque secundario y primario, en Brasil) y también de la atención de homópteros, como ocurre en *Pseudopolybia compressa*, *Stelopolybia testacea* (ahora en el género *Agelaia*), *Polistes fuscatus*, *Parachartergus apicalis* y *P. fraternus*. En este último, los homópteros incluso llegan a preferir a la avispa en presencia de hormigas, comportándose de forma defensiva y dando

poco o ningún néctar a las hormigas (Letourneau & Choe, 1987; West-Eberhard *et al.*, 2006; Hermes & Köhler, 2006).

Por otro lado, el ámbito de presas que capturan es amplio. En *Apoica pallens* se ha observado avispa con moscas, ortópteros, coleópteros y larvas de Lepidoptera (Hunt *et al.*, 1995). En *Polistes chinensis antennalis*, se encontró que las larvas de Lepidoptera eran la presa más común, sin embargo también capturaron hemípteros, homópteros, coleópteros, dípteros, arácnidos (Pholcidae) y otros himenópteros (Clapperton, 1999). En *Polybia rejecta* se documentó la depredación de huevos de *Agalychnis callidryas* (Warkentin, 2000). Algunas avispas (muchas *Agelaia*, algunas *Angiopolybia* y *Polybia*, entre otras) incluso acostumbran visitar los cuerpos en descomposición de diversos organismos (peces, mamíferos, insectos), y son conocidas comúnmente como “carniceras” (O’Donnell, 1995).

El ciclo de la colonia difiere entre las tribus Polistini y Mischocyttarini, y la tribu Epiponini. Son muy pocas las especies de *Polistes* y *Mischocyttarus* para las cuales se ha observado el ciclo de la colonia. De forma general, el ciclo de la colonia comienza con la fundación de la colonia, iniciada por una o varias hembras (cofundadoras) según la especie. La oviposición puede ocurrir únicamente por parte de la reina o también por parte de una o varias de las cofundadoras. Las hembras expanden el nido, y puede ocurrir que mientras emerge la primera larva, haya un periodo de inactividad. Una vez que emergen las primeras obreras, las hembras cofundadoras, que antes forrajearon por presas, disminuyen marcadamente sus salidas del nido. El crecimiento y expansión del nido puede disminuir o mantenerse luego del surgimiento de la primera obrera. El surgimiento de machos ocurre de forma diferencial en el tiempo, desde 11 hasta 70 días después de emergida la primera obrera. Un factor es crucial en el decline del nido: la reina. Si la reina desaparece, o deja de ovipositar, comenzarán peleas en el nido, ocurrirá canibalismo o comportamiento abortivo, retirando pupas de las celdas y dejándolas caer al suelo, o destruyéndolas; puede ocurrir que se persiga a las pocas obreras que continuén forrajando, y como última medida se abandonará el nido (West-Eberhard, 1969, Litte, 1981, West-Eberhard *et al.*, 2006).

En la tribu Epiponini, el ciclo de la colonia es algo más difícil de determinar, dado que una colonia se multiplica mediante la producción de un enjambre formado por reinas y obreras, pero la colonia original no deja de existir al ocurrir esto. *Metapolybia aztecoides* es una de las pocas especies de Epiponini cuyas colonias se han estudiado de forma detallada, y se sabe que produce crías y amplía el nido por épocas, en coincidencia con una gran abundancia de adultos y un bajo número de larvas que alimentar (West-Eberhard 1981, citado en West-Eberhard *et al.*, 2006).

La importancia económica de los Polistinae se apoya en dos ejes: como plagas o como posibles agentes de control biológico. En 1988 se introdujo en las Galápagos la especie *Polistes versicolor*, y para 1991 ya se había convertido en una plaga. Por otro lado, su potencial como agentes de control biológico existe, sin embargo los intentos por intentar manipularlas han fallado. Se sabe que *Polistes canadensis* y *P. erythrocephalus* son enemigas naturales de *Erinnys ello* (Sphingidae), una polilla que ataca las plantaciones de yuca en Colombia, que *Polybia occidentalis cincta* ataca las larvas de *Calyptocephala brevicornis* (Coleoptera, Chrysomelidae), un escarabajo que ataca los cultivos de la palma de dende en Brasil, y que algunas especies de *Polistes* y *Polybia* son enemigas de las plagas lepidópteras del aguacate en Sao Paulo (West-Eberhard *et al.*, 2006).

4. Objetivos

4.1 Objetivo General

Estructurar y redactar una clave taxónomica ilustrada para los géneros y las especies de avispas de la subfamilia Polistinae (Hymenoptera: Vespidae) presentes en Costa Rica.

4.2 Objetivos Específicos

Revisar las colecciones de la UCR e INBio, así como especímenes en préstamo de otras colecciones (AMNH), con el fin de poder definir una estructura apropiada para la nueva clave dicotómica.

Redactar una nueva clave taxonómica para las especies de Polistinae de Costa Rica.

Ilustrar la nueva clave taxonómica para las especies de Polistinae de Costa Rica.

Escribir un glosario que incluya toda la terminología necesaria para el uso de la nueva clave.

Desarrollar una versión digital de la clave para la página digital del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

5. Materiales y Métodos

5.1. Revisión de las colecciones y Diseño de las claves

Para el proceso de revisión y evaluación de las colecciones se trabajó con la colección del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, la colección del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), y con algunos especímenes prestados de la colección del American Museum of Natural History (AMNH). El diseño de la clave se basó en la monografía de Richards (1978) y en el borrador creado por J.M. Carpenter, y se dividió en secciones: una sección inicial para separar los géneros, y secciones independientes para aquellos géneros con más de una especie.

Para cada paso de la clave se revisaron las características diagnósticas, y se evaluaron (evaluadas desde una perspectiva no cladista) para determinar la necesidad de agregar o no una o varias ilustraciones, con el fin de poder realizar una identificación correcta y sencilla de cada espécimen. Dicha evaluación consistió en decidir cuales características diagnósticas eran más conspicuas y fáciles de observar, facilitando la identificación del espécimen. Asimismo se evaluó la posibilidad de simplificar la clave, mediante observaciones personales del material así como a través de comparaciones de características de las especies, según las descripciones existentes. Adicionalmente, material recolectado de forma personal o por otros(as) colaboradores(as) se incluyó en el proceso de revisión. Dicho material se depositó en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

5.2. Ilustración de los especímenes y digitalización de las ilustraciones

El proceso de ilustración ocurrió de forma paralela a la revisión de especímenes, y se dividió en varias partes. Primero se hicieron dibujos originales a partir de los especímenes, mediante el uso de un estereoscopio para ilustración de cámara lúcida, papel de calcar y un lápiz de dibujo 2H. Seguidamente se procedió a ampliar el dibujo, y para esto se trabajó con

dos técnicas. La primera fue el cuadriculado, tanto del dibujo original, con cuadrículas de 1cm x 1cm, como de una hoja en limpio con cuadrículas de 2cm x 2cm, la cual tendría el dibujo ampliado. Además se trabajó con un escáner HP Photosmart C-4180, y se digitalizaron los dibujos originales, luego de lo cual se procesaron con el editor de imágenes GIMP 2.6.8, con el fin de obtener un tamaño ideal para el siguiente paso del proceso.

Una vez listos los dibujos ampliados, se procedió a calcarlos en cartón de dibujo tipo Vivaldi, utilizando la mesa de luz que se encuentra en el Museo de Zoología. Finalmente se aplicó tinta negra a los dibujos calcados en el cartón con 3 plumas Staedtler (0.1, 0.3 y 0.5 mm), obteniendo así los dibujos finales.

Una vez obtenidos los dibujos finales se procedió a digitalizarlos con el escáner a una resolución de 300 dpi. Luego de digitalizadas, las ilustraciones se procesaron con el editor de imágenes GIMP, con el fin de modificarlas, depurarlas y disminuir su tamaño, dejándolas del tamaño requerido para poder colocarlas en el documento final.

6. Resultados

6.1 Nueva Clave Taxonómica para las avispas eusociales:

Indicaciones generales para su uso

La presente clave se compone de 11 secciones, y en cada sección aparece primero la clave y luego las figuras correspondientes. La primera sección está dedicada a la identificación de los géneros de la subfamilia Polistinae, y las secciones restantes dedicadas a los géneros. En total hay 18 géneros dentro de la subfamilia Polistinae presentes en Costa Rica hasta la fecha. De esos 18 géneros, seis son monotípicos, y el resto tiene dos o más especies. Tres géneros tienen dos especies cada uno, por lo cual se decidió agruparlos en una misma sección de la clave, mientras que el resto de los géneros ocupan cada uno una sección separada.

Hay que aclarar que esta clave está diseñada para la identificación de hembras. A menos que se indique que una característica pertenece al macho, siempre se hace referencia a la característica en la hembra. La escala de las figuras de la clave se ubica siempre en un punto que permita evaluar de mejor forma el tamaño general de la parte que se observa, y equivale siempre a 1mm. Únicamente dos figuras en toda la clave no incluyen escala, y es porque no se pudo revisar esas especies, y por tanto se utilizó una especie cercana para realizar el dibujo. Las figuras sin escala son la 10 y la 11 de la clave de *Mischocyttarus*, y para el dibujo se utilizó un espécimen de *M. mastigophorus*. De las 107 especies de la subfamilia Polistinae presentes en Costa Rica, se revisó material de 99 especies. A pesar de que se solicitó material a J. M. Carpenter del AMNH, no se pudo obtener los especímenes de las ocho especies faltantes, posiblemente debido a la poca cantidad de individuos existentes en la colección, a su estatus de especies raras, o a ambos. El apéndice 1 incluye la lista de las especies que no se pudo revisar.

Es necesario hacer algunas aclaraciones sobre el empleo de términos en la clave. En primer lugar el término bandas se refiere siempre a líneas transversales, nunca a líneas longitudinales, y que generalmente estas se encuentran en el metasoma. El término rayas se

refiere a líneas longitudinales, y estas generalmente se encuentran en el mesosoma. El término anchura se usa siempre haciendo referencia al tamaño de algo en sentido transversal al eje del cuerpo, y el término contrario a este es longitud, que sigue la dirección del eje del cuerpo. El término proyectarse se utiliza cuando una estructura o parte del cuerpo se extiende del plano del cuerpo hacia afuera, creando una proyección o extensión de la misma. Finalmente, en las figuras las flechas siempre apuntan a la estructura referida en el texto de la clave, y ocasionalmente, cuando se quiere hacer evidente algo complejo en la figura, se recurre a una indicación en el texto de la misma.

Es importante enfatizar qué implica la presencia de una característica en la clave. De forma casi absoluta, cuando se hace referencia a la presencia de alguna característica, esta estará presente de forma conspicua, y muchas características emplean el adjetivo conspicuo u obvio, y en caso contrario se emplea débil o algún otro sinónimo. La distinción entre géneros es muy clara, tanto en las características que utiliza como en las ilustraciones que se crearon para la misma. La separación entre especies por regla casi nunca está basada en características sutiles, y más está basada siempre en características obvias, y en caso contrario, se basa en más de una característica, lo cual ayuda a reafirmar la identificación.

Debe mencionarse también que aquellas características más útiles para la identificación se han colocado generalmente de primeras en el orden de aparición en el texto. En muchos casos se emplean paréntesis cuadrados, los cuales tienen la función de separar características de una especie las cuales no están presentes en el paso complementario de la clave (p.e. si en 1a se identifica una especie, 1b sería su paso complementario), debido a que este paso complementario separa a un grupo de especies y no a una única especie. Además de esto, se emplea en ciertas ocasiones el término “como en Fig. x” para referirse a las figuras, y esto es porque la figura a la cual se hace alusión no corresponde a la especie o grupo de especies que se separa, sino a otra especie o grupo de especies dentro de la clave que presentan esa misma característica.

El grado de modificación de esta clave es variable. Si bien el borrador de J. M. Carpenter proviene de la monografía de Richards y una serie de referencias útiles para la

taxonomía del grupo, dicho borrador se modificó con el fin de disminuir la posibilidad de encontrar ambigüedades y de aumentar la claridad de las diferencias entre las especies. Si una modificación no era necesaria, el borrador se dejó tal y como estaba, o se procedió a incluir características adicionales mediante la revisión de las descripciones disponibles. La única clave que se reestructuró completamente fue la de *Mischocyttarus*. Sin embargo se verificó exhaustivamente la efectividad de la nueva estructura para poder identificar correctamente las especies de este género. Asimismo se facilitó la identificación de algunas especies de este género gracias a la nueva estructura de la clave. Además la clave de *Apoica* del borrador se cambió por la clave de Pickett & Wenzel (2007), la cual se adaptó para Costa Rica.

Hay que aclarar también que esta clave, si bien se ha tratado de simplificar mediante la incorporación de ilustraciones y características no incluidas anteriormente, es relativamente difícil de utilizar con algunas especies dentro de algunos géneros. Esto es por causa de la gran cantidad de términos específicos empleados, y por falta de una referencia que ayude a corroborar la identificación. Se recomienda revisar las figuras que se incluyen posterior a esta breve introducción, las cuales se espera sirvan como un marco de referencia para los usuarios que no están familiarizados con la morfología de los himenópteros. Asimismo, el glosario que aparece al final de este documento, justo antes de la lista de referencias, se incluye como una herramienta de consulta sobre el significado de los términos empleados en la clave. Finalmente, se recomienda revisar la sección de “Problemas con la Clave”, la cual detalla los problemas que se identificaron durante la elaboración de la clave en la factibilidad de distinguir entre dos especies de tres géneros diferentes.

6.2. Esquemas de morfología general y clave para los géneros y las especies de la subfamilia Polistinae

Esquemas de morfología general

1.

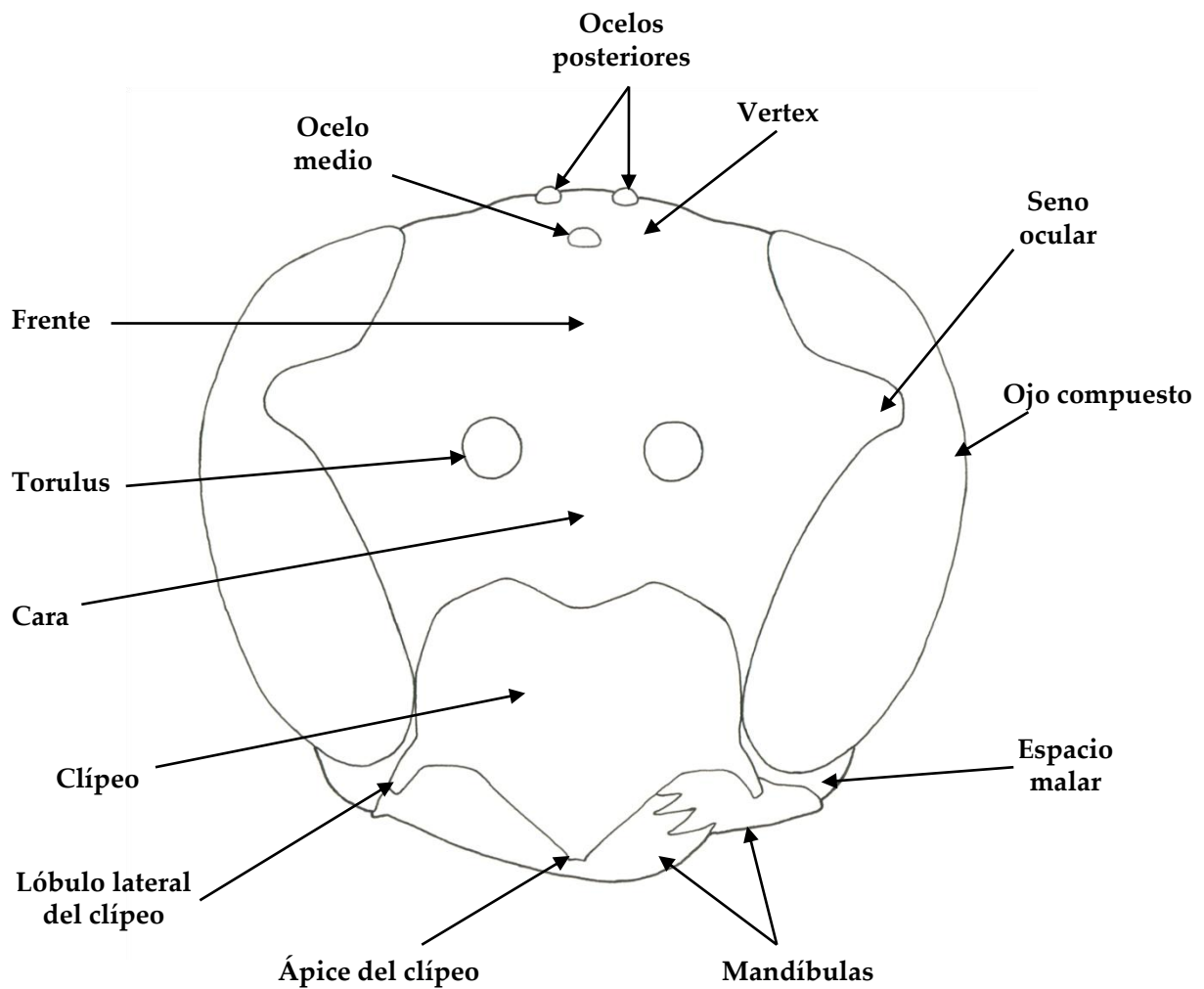
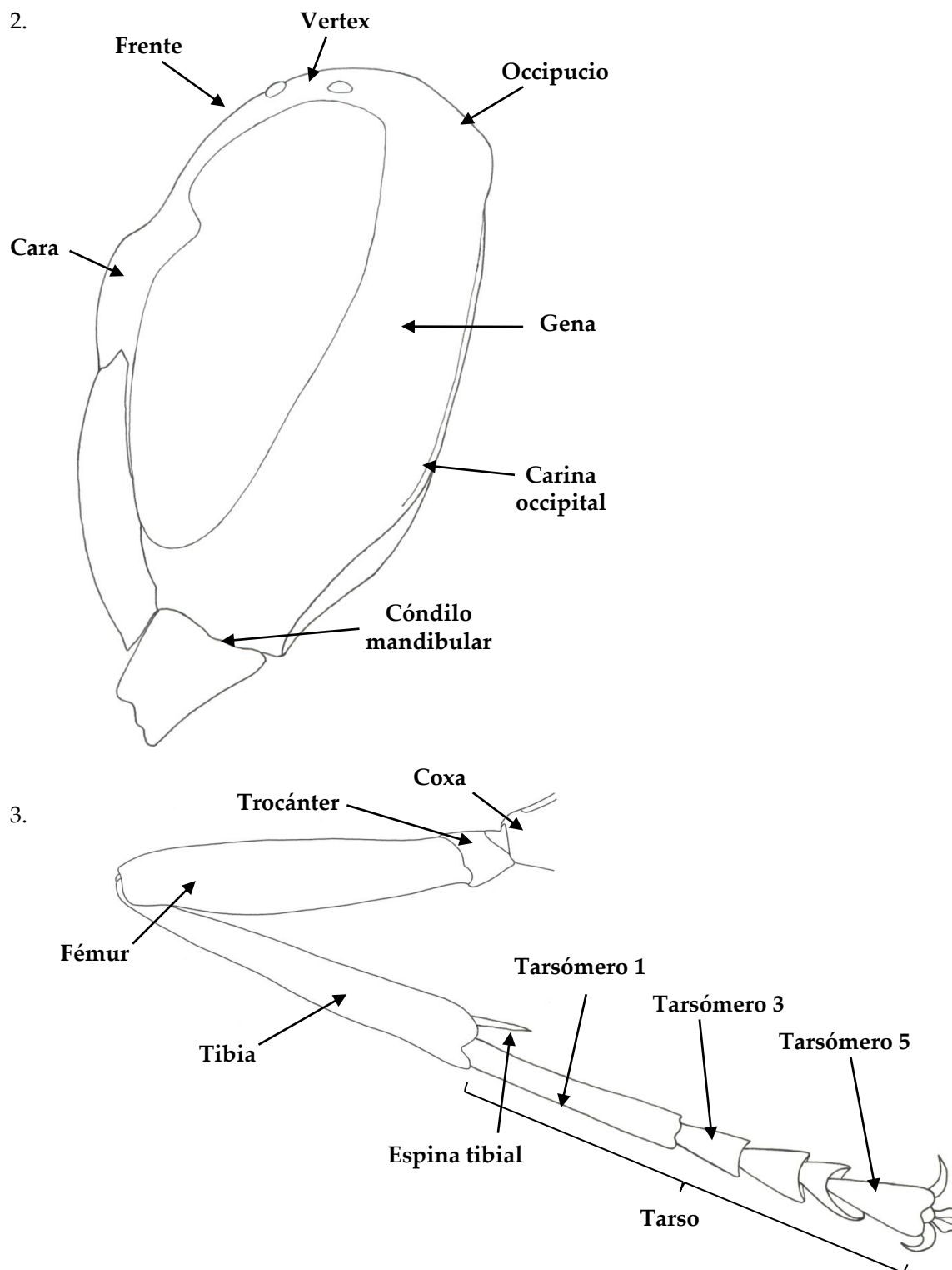


Figura 1. Esquema de la cabeza de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista anterior.



Figuras 2 & 3. 2. Esquema de la cabeza de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista lateral.
3. Esquema de la pata de *Mischocyttarus mastigophorus*, vista lateral.

4.

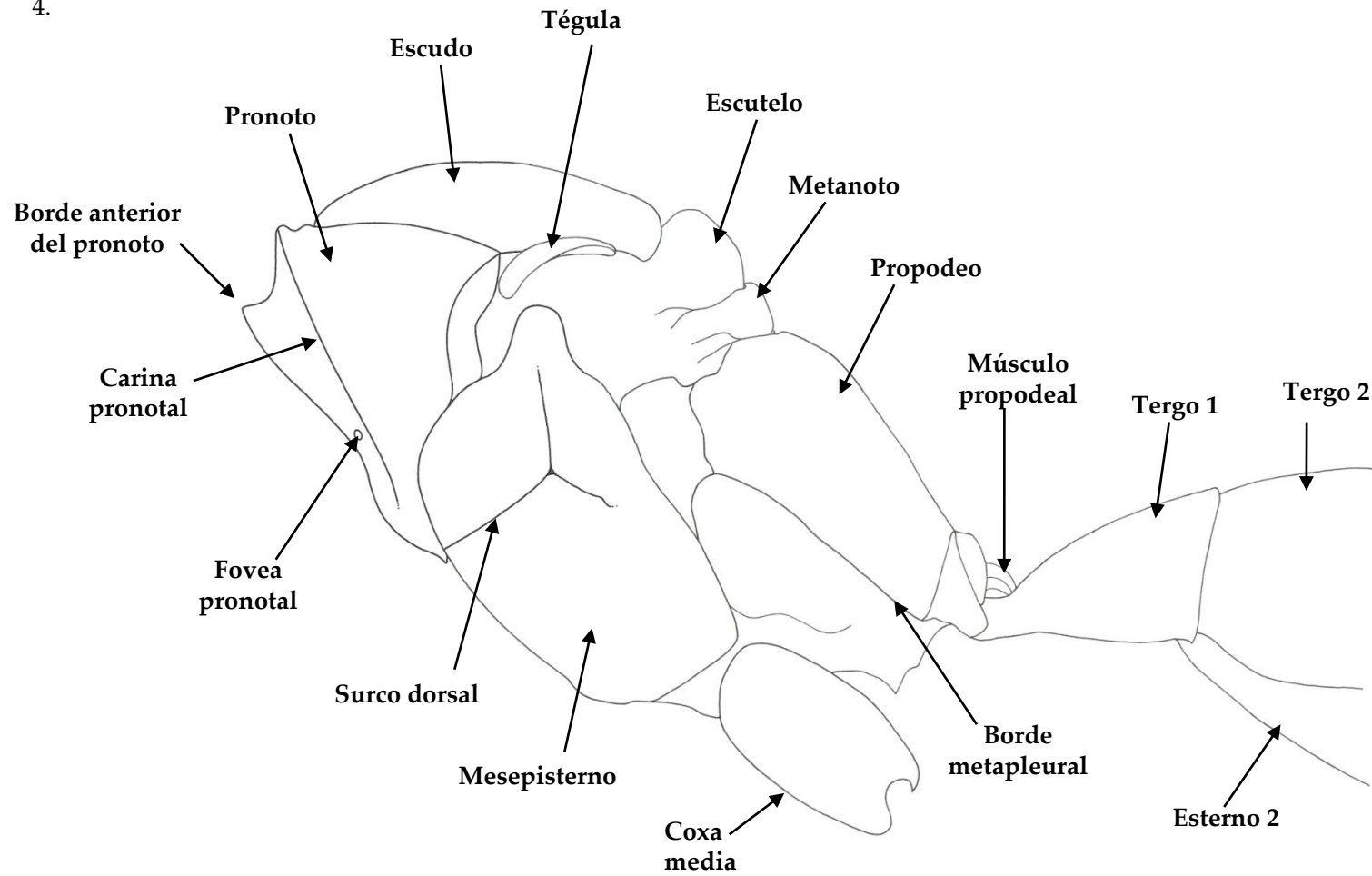


Figura 4. Esquema del mesosoma y de la parte anterior del metasoma de *Polistes* spp, vista lateral.

5.

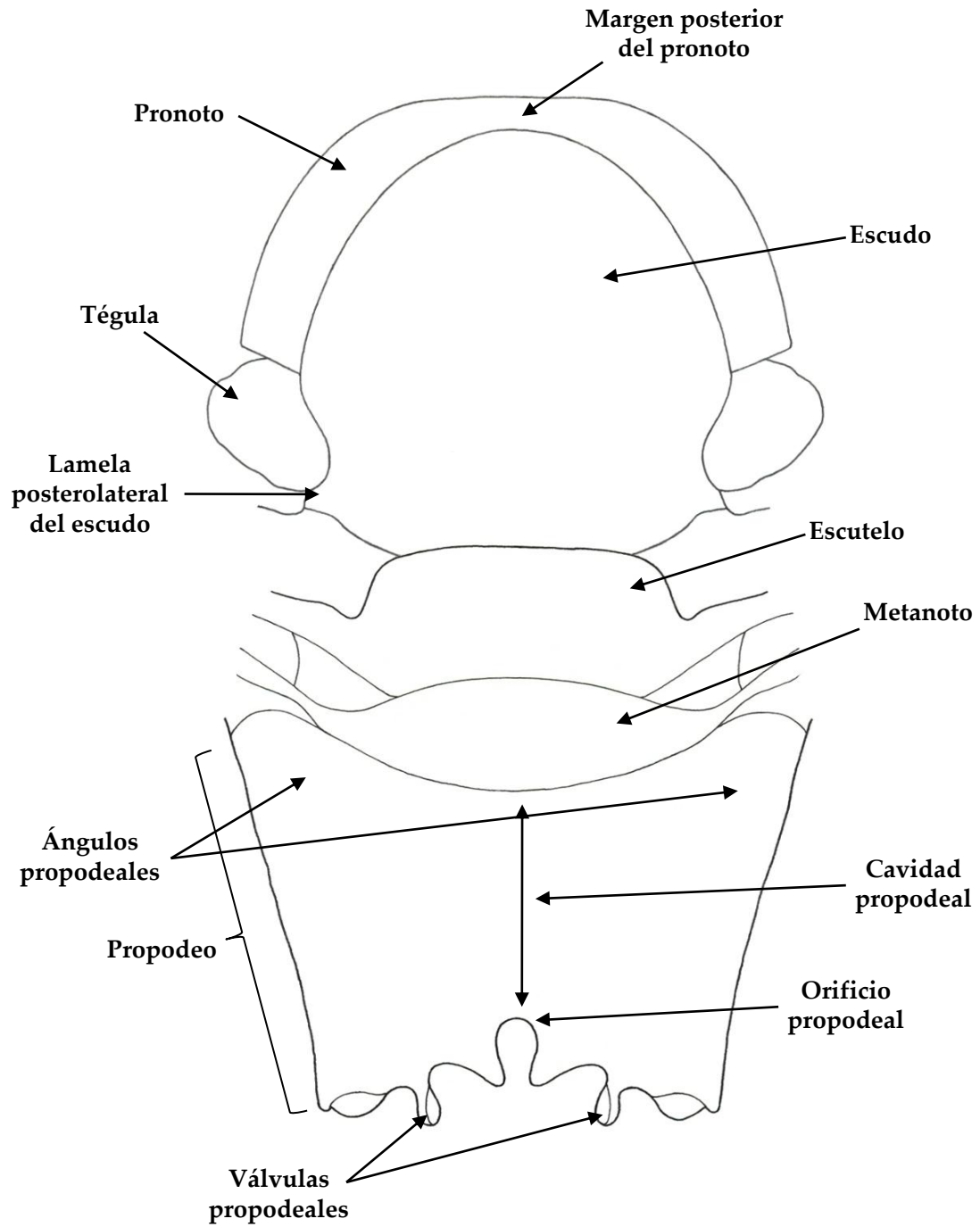


Figura 5. Esquema del mesosoma de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista dorsal.

6.

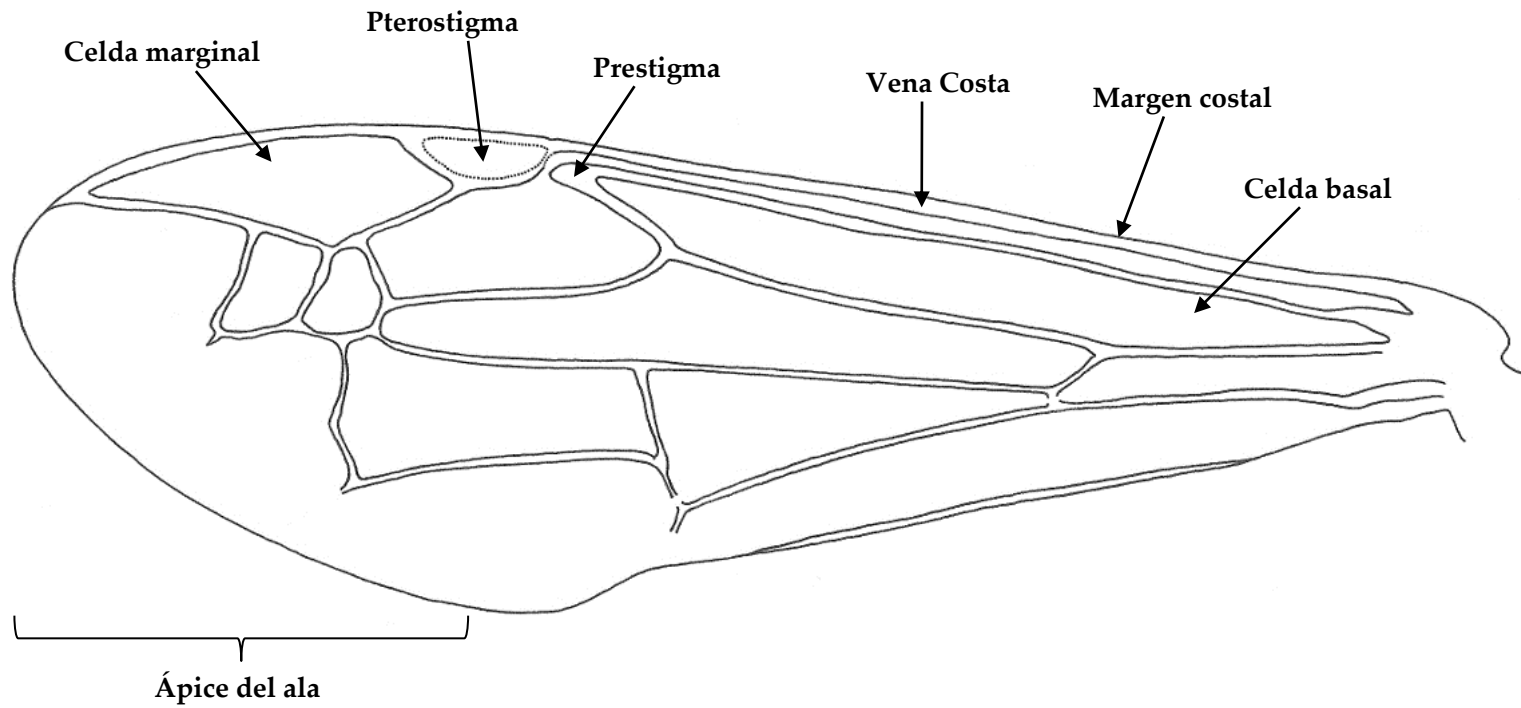
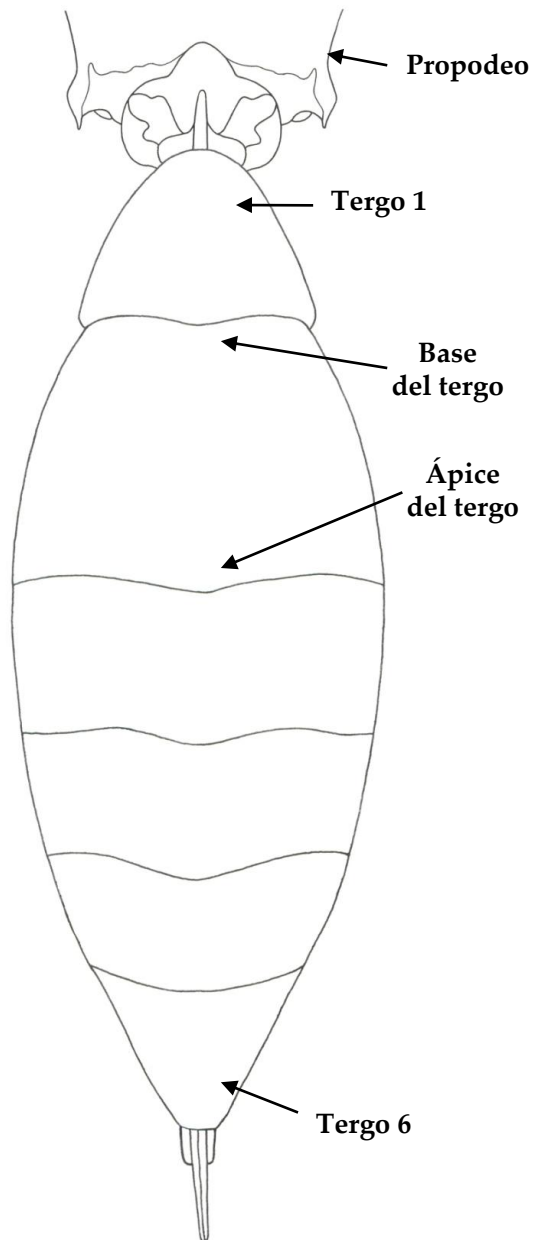
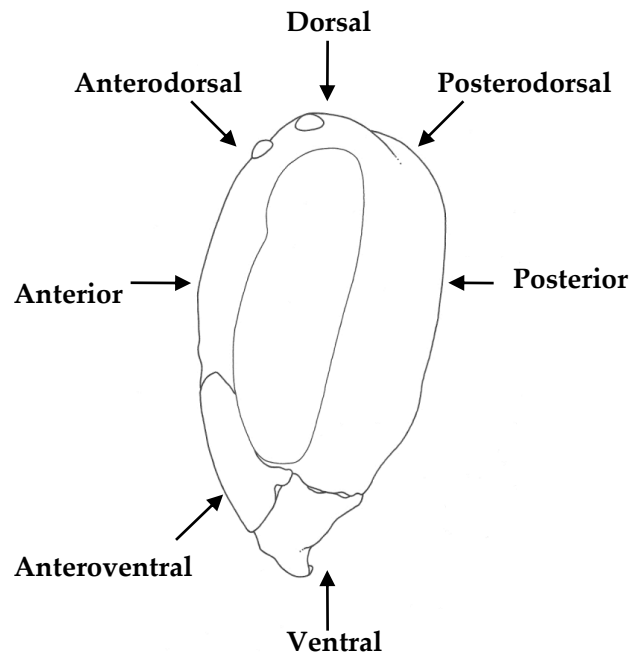


Figura 6. Esquema del ala anterior de una avispa de la subfamilia Polistinae.

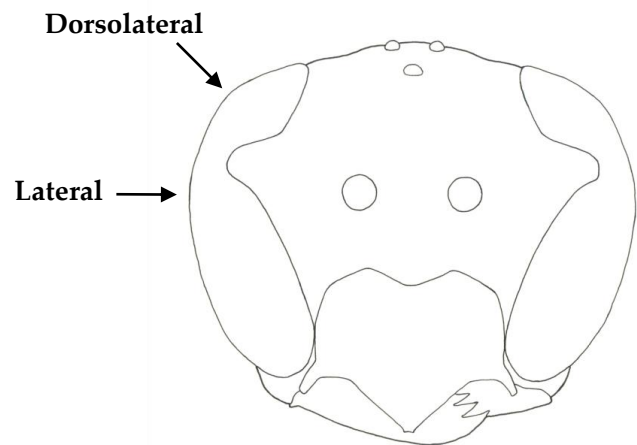
7.



8.



9.



Figuras 7-9. 7. Esquema del metasoma de una avispa de la subfamilia Polistinae, vista dorsal. 8. Términos de posición relativa, vista lateral. 9. Términos de posición relativa, vista anterior.

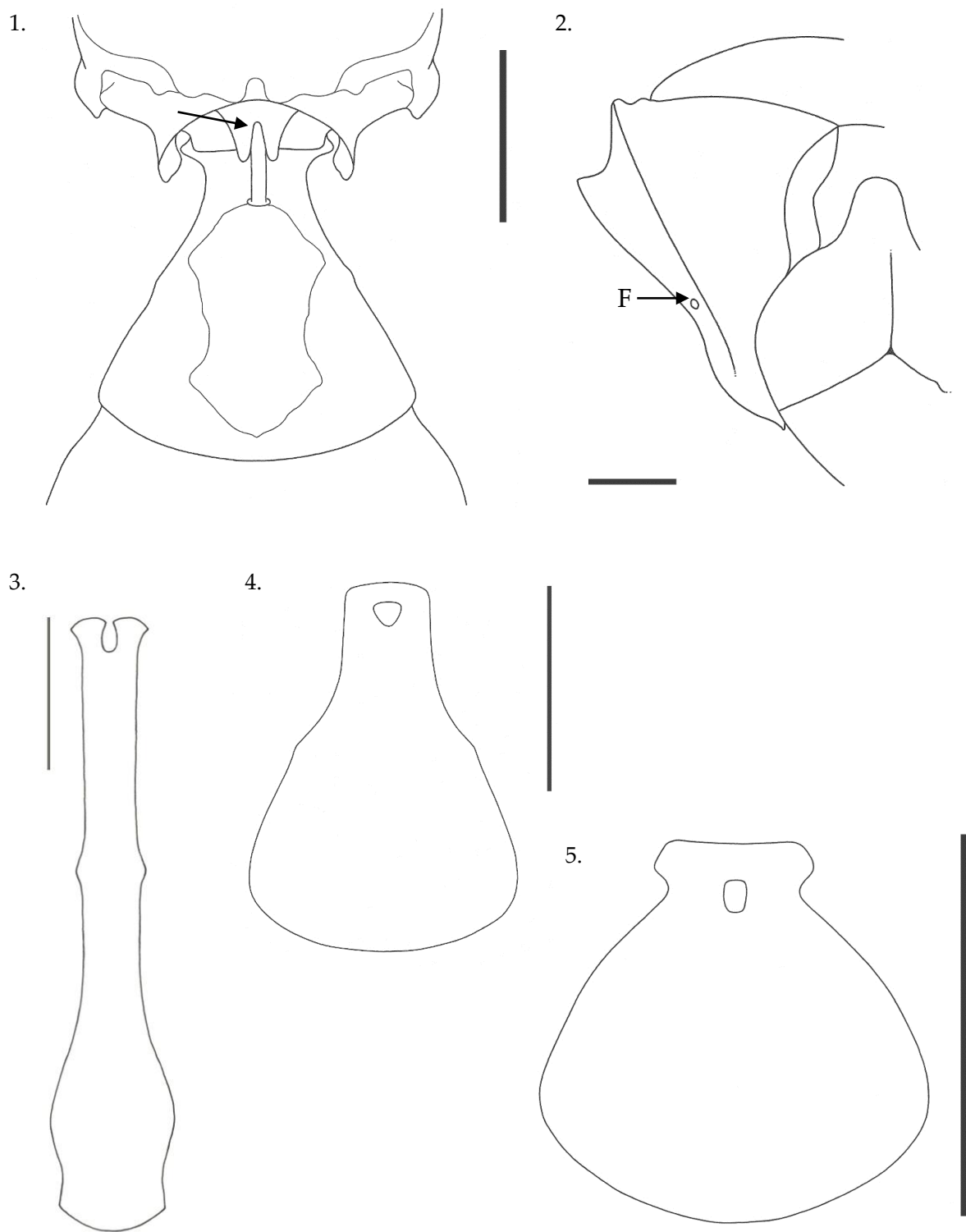
Clave para los Géneros de la subfamilia Polistinae

- 1a. Primer tergo metasomal subsésil, uniformemente cónico en vista dorsal, orificio propodeal dorsalmente pronunciado (Fig. 1). Carina pronotal posterior a la fovea (Fig. 2). [Nido es un panal expuesto y pedunculado].....
.....*Polistes* Latreille (18 especies)
- 1b. Primer tergo metasomal con otra forma: en vista dorsal, basalmente peciolado o con un peciolo largo, o más ancho que largo (Figs. 3, 4 & 5). Orificio propodeal, a menudo, ampliamente redondeado dorsalmente (Figs. 6 & 7). Carina pronotal anterior a la fovea, si esta última está presente (Fig. 8).....2
- 2a. Tarsómeros 3 y 4 de los tarsos medios y posteriores asimétricos, con el lóbulo interno más largo que el lóbulo externo (Fig. 9). Primer tergo metasomal peciolado: en vista dorsal, de longitud al menos igual al doble de su anchura, y de anchura igual a la mitad o menos de la anchura del segundo tergo (Fig. 10). [Nido es un panal expuesto y pedunculado].....
.....*Mischocyttarus* de Saussure (21 especies)
- 2b. Tarsómeros 3 y 4 de los tarsos medios y posteriores simétricos. Primer tergo metasomal con otra forma (Figs. 4 & 5).....3
- 3a. Pronoto sin fovea.....4
- 3b. Pronoto con fovea (a veces poco profunda) (Fig. 11).....8
- 4a. Escutelo angulado en vista de perfil, metanoto vertical en vista de perfil, casi sin curvarse hacia el escutelo (Fig. 12). Carina occipital presente dorsolateralmente (Fig. 13). [Nido con cada panal cubierto por una envoltura y fusionado a la envoltura del panal precedente].....*Brachygastra* Perty (5 especies)
- 4b. Escutelo redondeado en vista de perfil, metanoto no vertical en vista de perfil, curvándose hacia el escutelo (Fig. 14). Carina occipital ausente.....5
- 5a. Coxa anterior extendida dorsolateralmente (Fig. 15).....6
- 5b. Coxa anterior no extendida dorsolateralmente (como en Fig. 16).....7

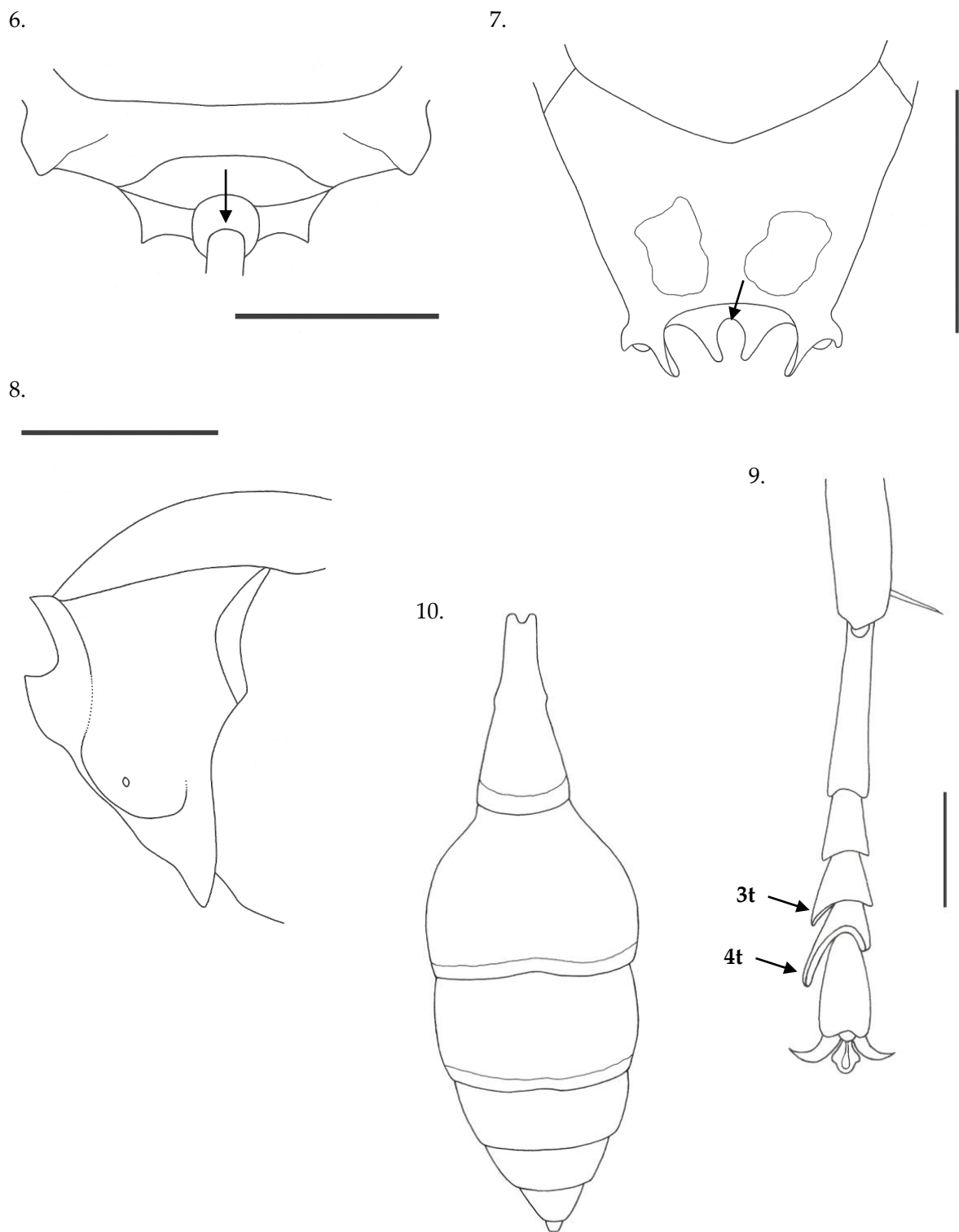
- 6a. Clípeo apicalmente emarginado (Fig. 17). Cutícula negra, lisa y brillante. Propleura sin un surco lateral crenífero. Especie muy robusta, peciolo fuerte. [Nido con cada panal cubierto por una envoltura y fusionado a la envoltura del panal precedente].....*Epipona* Latreille (2 especies)
- 6b. Clípeo apicalmente obtuso (Fig. 18). Cutícula opaca, sin brillo. Propleura con un surco lateral crenífero. Especie muy pequeña, peciolo frágil y muy delgado. [Nido es un panal no pedunculado, directamente sobre el sustrato, cubierto por una envoltura].....*Metapolybia* Ducke (6 especies)
- 7a. Gena más angosta que el ojo a la altura del seno ocular (Fig. 19). Clípeo más largo que ancho. Propodeo cóncavo posteromedialmente. [Nido es un panal no pedunculado, directamente sobre el sustrato, cubierto por una envoltura].....*Clypearia* Ducke (1 species: *naumanni* Richards)
- 7b. Gena más ancha que el ojo a la altura del seno ocular (Fig. 20). Clípeo, a lo sumo, tan largo como ancho. Propodeo convexo posteromedialmente. [Nido es un panal no pedunculado, directamente sobre el sustrato, cubierto por una envoltura].....*Synoeca* de Saussure (2 especies)
- 8a. Mesepisterno con el surco dorsal completo (Fig. 21 & 22).....9
- 8b. Mesepisterno con el surco dorsal ausente o representado apenas por un vestigio parcial anterior (Fig. 21 & 22).....11
- 9a. Surco dorsal del mesepisterno recto (Fig. 21). Escudo con la porción anterior de la lamela posterolateral ausente. [Nido con múltiples panales, uno debajo del otro, rodeados por una envoltura independiente].....
.....*Angiopolybia* Araujo (1 especie: *zischkai* Richards)
- 9b. Surco dorsal del mesepisterno curvo (Fig. 21). Escudo con la porción anterior de la lamela posterolateral presente, contigua a la tégula (Fig. 23).....10
- 10a. Ocelos agrandados, separados de los ojos compuestos por menos de un diámetro ocelar (Fig. 24). Ala posterior con el lóbulo yugal reducido (Fig. 25). [Nido es un panal plano con forma de disco, sésil en una rama y sin envoltura].....
.....*Apoica* Lepeletier (4 especies)

- 10b. Ocelos normales, separados de los ojos compuestos por más de un diámetro ocelar. Ala posterior con el lóbulo yugal normal (Fig. 26). [Nido en cavidades, que consiste de muchos panales apilados unidos por pedicelos, o un panal con envoltura, en la rama de un árbol].....*Agelaia* Lepeletier (9 especies)
- 11a. Carina pronotal curvándose sinuosamente conforme baja por los lados del pronoto (Fig. 27). Prestigma en ala anterior de la misma longitud que la pterostigma (Fig. 28). [Nido con múltiples panales que cuelgan de una rama por pedicelos laterales, paralelos entre sí, sin unirse a la envoltura].....*Parachartergus* von Ihering (4 especies)
- 11b. Carina pronotal que no se curva sinuosamente conforme baja por los lados del pronoto (Fig. 11). Prestigma en ala anterior más corta que la pterostigma (Fig. 29)
.....12
- 12a. Escudo con la porción anterior de la lamela posterolateral ausente. Clípeo de la hembra con los lóbulos laterales redondeados en su margen ventral, y con el ápice obtuso, redondeado o truncado (Figs. 30 & 31).....13
- 12b. Escudo con la porción anterior de la lamela posterolateral presente, contigua a la tégula (Fig. 32). Clípeo de la hembra con el margen dorsal y ventral de los lóbulos laterales paralelo, formando una especie de cuadrado, y con el ápice agudo (Figs. 37 & 38).....15
- 13a. Metanoto extendido posteromedialmente, formando un lóbulo alargado (proceso metanotal) que se extiende en parte sobre el propodeo (Fig. 33). [Nido con múltiples panales, adjacentes o uno debajo del otro, rodeados por una envoltura independiente].....*Protopolybia* Ducke (9 especies)
- 13b. Metanoto sin un lóbulo posterior (Fig. 34).....14
- 14a. Clípeo apicalmente truncado, más largo que ancho (Fig. 30). Gena más angosta que el ojo justo debajo del seno ocular. Primer segmento metasomal apicalmente tan ancho como el segundo segmento, y segundo segmento con un peciolo pequeño y apical en vista dorsal (Fig. 35). [Nido es un único panal pedunculado, rodeado por una envoltura cuyo agujero de salida se ubica en la parte inferior, entre el panal y el sustrato].....
.....*Charterginus* Fox (1 especie: *nevermanni* Bequaert)

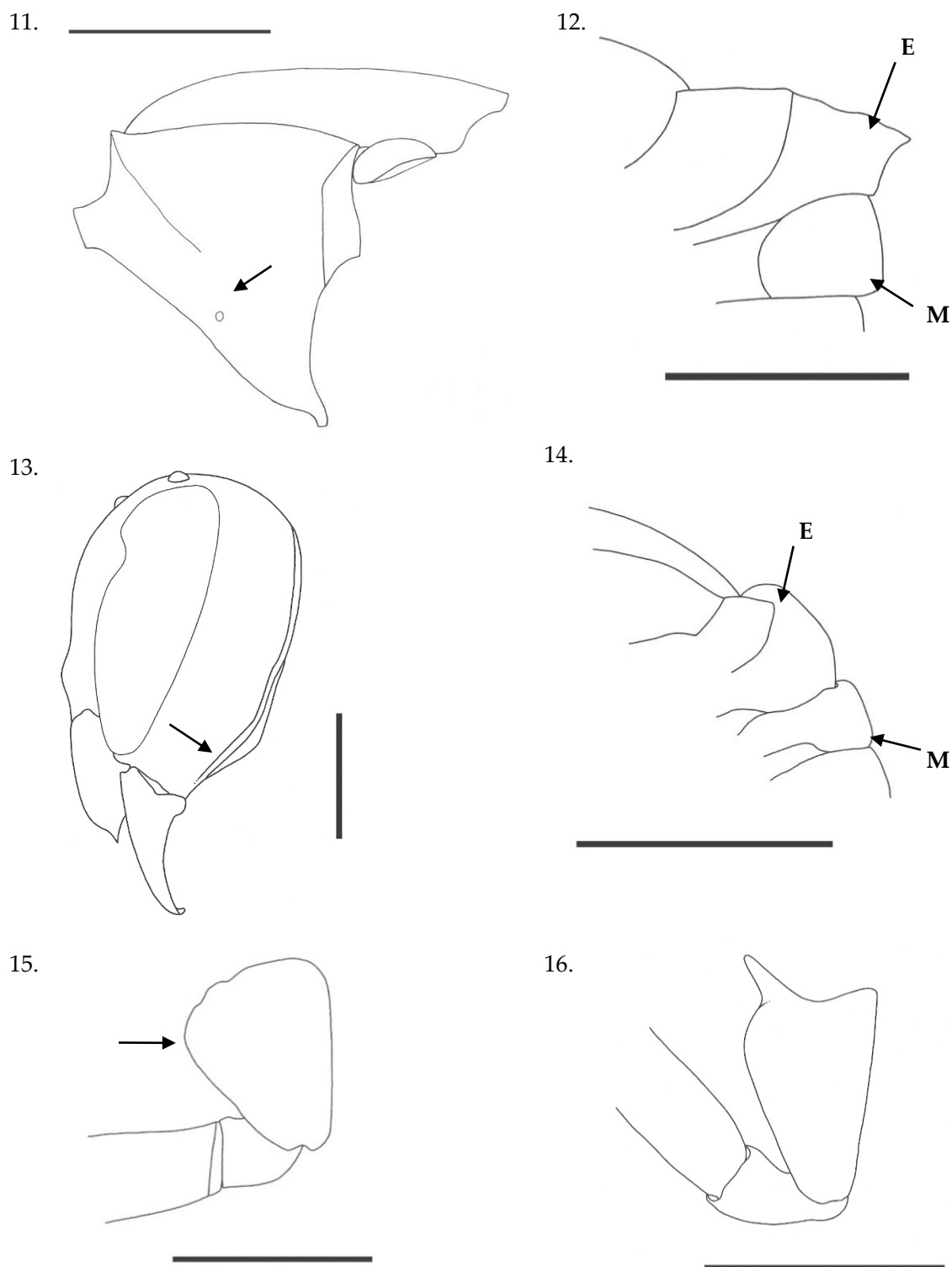
- 14b. Clípeo apicalmente obtuso o redondeado, a lo sumo tan largo como ancho (Fig. 31). Gena usualmente más ancha que el ojo justo debajo del seno ocular. Primer segmento metasomal apicalmente mucho menos ancho que el segundo segmento, y segundo segmento sin un peciolo pequeño y apical. [Nido con cada panal cubierto por una envoltura y fusionado a la envoltura del panal precedente; en *P. emaciata* el nido está hecho de barro].....*Polybia* Lepeletier (19 especies)
- 15a. Cabeza en vista dorsal con carina occipital presente (Fig. 36). [Nido con múltiples panales adjacientes, pedunculados, rara vez fusionados, normalmente en el envés de las hojas, con envoltura independiente].....*Leipomeles* Möbius (1 especie: *dorsata* (Fabricius))
- 15b. Cabeza en vista dorsal con carina occipital ausente.....16
- 16a. Metanoto vertical, escutelo más o menos angulado en vista de perfil (Fig. 37). [Nido es una panal sésil, directamente sobre el sustrato, cubierto por una envoltura].....*Nectarinella* Bequaert (1 especie: *championi* (Dover))
- 16b. Metanoto no vertical, escutelo redondeado en vista de perfil (como en Fig. 14)17
- 17a. Mesepisterno sin surco dorsal. Fórmula palpal 5-3 (Fig. 38). [Nido con múltiples panales paralelos entre sí, que cuelgan del sustrato por pedicelos laterales, sin unirse a la envoltura].....*Chartergellus* Bequaert (2 especies)
- 17b. Mesepisterno con un vestigio indistinto anterior del surco dorsal. Fórmula palpal 6-4 (Fig. 39). [Nido con múltiples panales, uno debajo del otro, rodeados por una envoltura independiente].....*Pseudopolybia* de Saussure (1 especie: *compressa* (de Saussure))



Figuras 1-5. 1. *Polistes dorsalis neotropicus*, primer tergo metasomal; orificio propodeal (**flecha**), vista dorsal. 2. *P. erythrocephalus*, carina pronotal (**F**=fovea), vista lateral. 3. *Mischocyttarus melanarius*, 4. *Polybia barbouri* & 5. *Protopolybia acutiscutis*, primer tergo metasomal, vista dorsal.

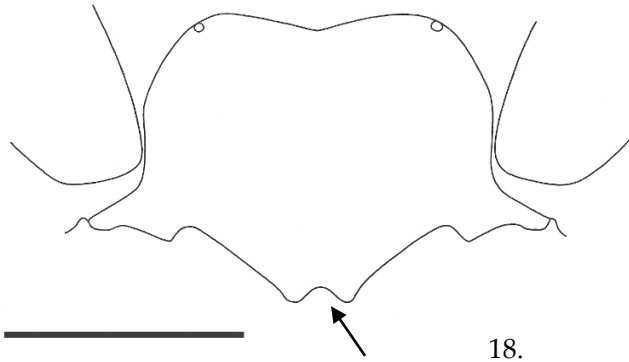


Figuras 6-10. 6. *Brachygastra mellifica* & 7. *Polybia occidentalis nigratella*, orificio propodeal, vista dorsal. 8. *Agelaia xanthopus*, carina pronotal, vista lateral. 9. *Mischocyttarus basimacula*, tercer (3t) y cuarto (4t) tarsómeros del tarso medio, vista dorsal. 10. *M. fraudulentus*, primer tergo metasomal, vista dorsal.

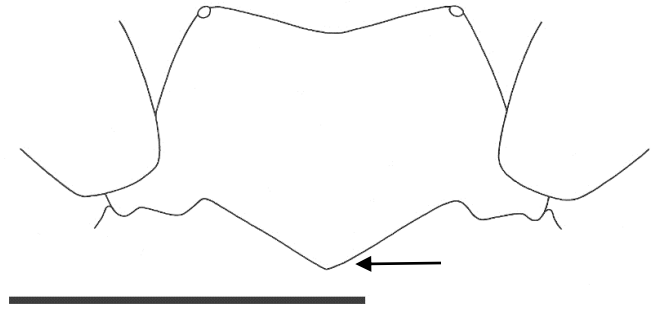


Figuras 11-16. 11. *Polybia rejecta*, fovea pronotal, vista lateral. 12. *Brachygastra mellifica*, escutelo (E) & metanoto (M) forma del margen posterior, vista lateral. 13. *B. mellifica*, carina occipital, vista lateral. 14. *Metapolybia aztecoides*, escutelo (E) & metanoto (M) forma del margen posterior, vista lateral. 15. *Epipona guerini* & 16. *Mischocyttarus angulatus angulatus*, coxa anterior, vista anteroventral.

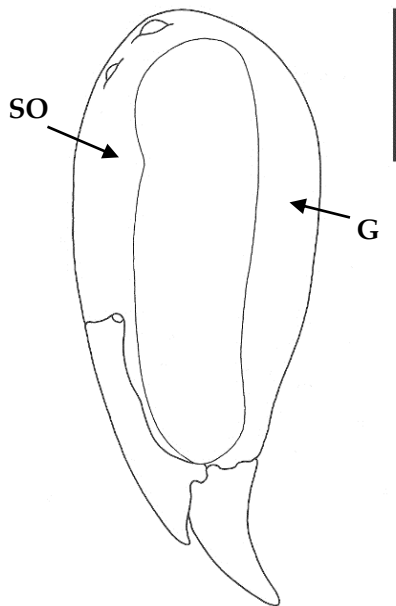
17.



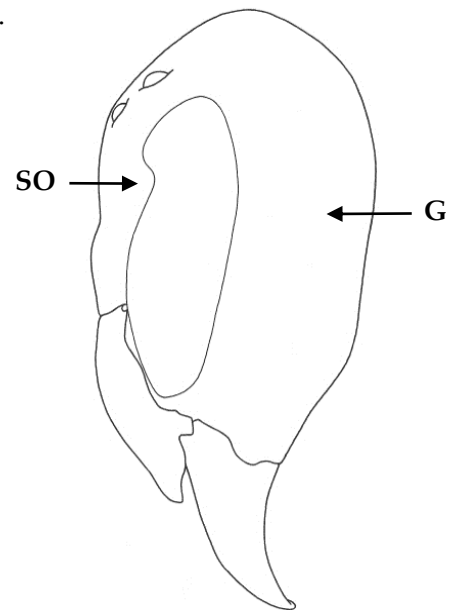
18.



19.

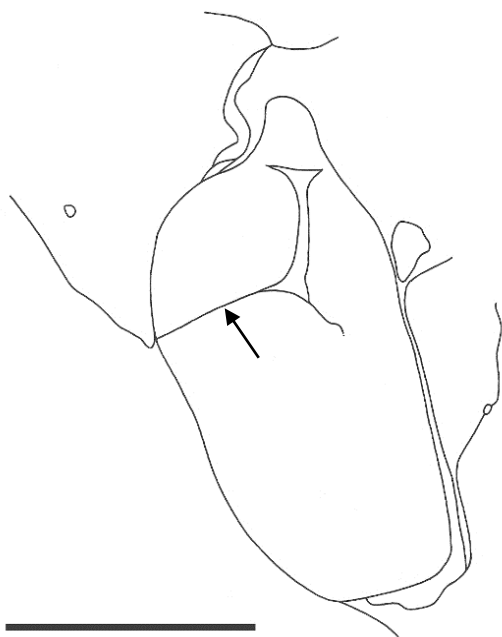


20.

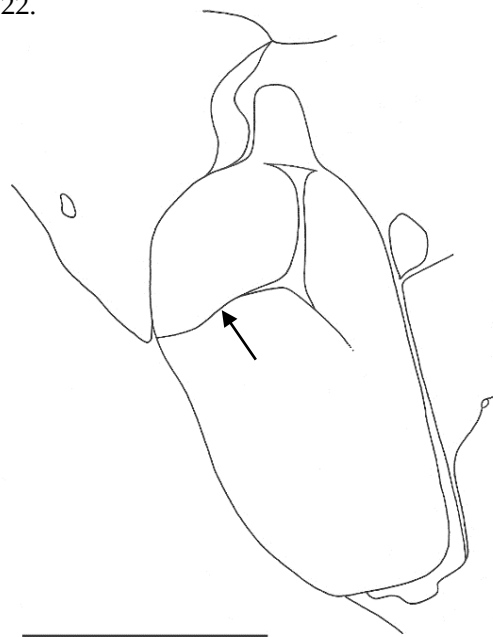


Figuras 17-20. 17. *Epipona niger* & 18. *Metapolybia mesoamerica*, ápice del clípeo, vista anteroventral. 19. *Clypearia naumanni* & 20. *Synoeca septentrionalis*, anchura relativa de la gena (G) vs el seno ocular (SO), vista lateral.

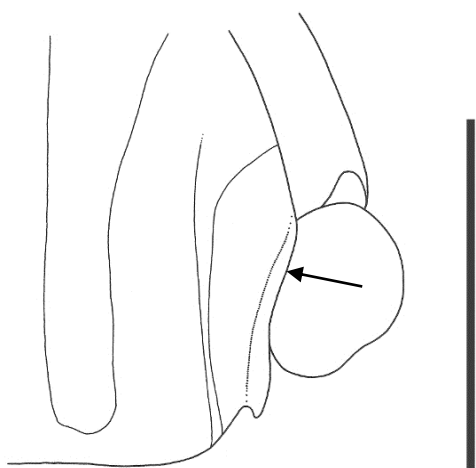
21.



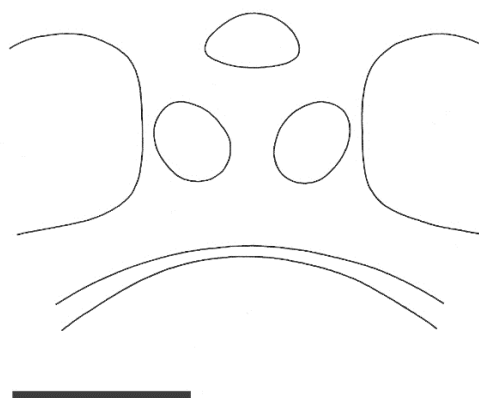
22.



23.

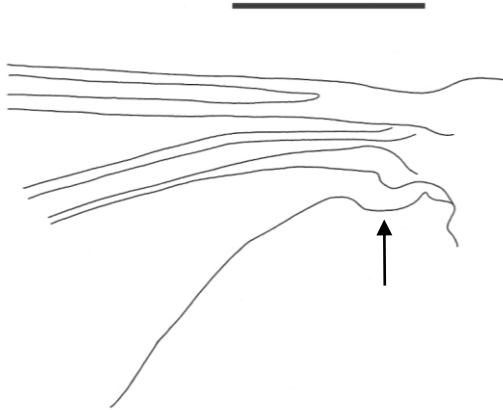


24.

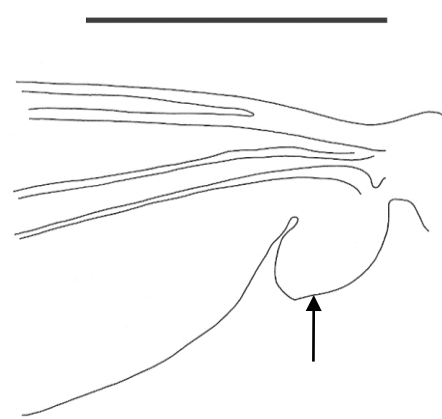


Figuras 21-24. 21. *Angiopolybia zischkai* & 22. *Agelaia melanopyga*, surco dorsal del mesepisterno, vista lateral. 23. *A. centralis*, lamela posterolateral del escudo, vista dorsal. 24. *Apoica pallens*, ocelos, vista dorsal.

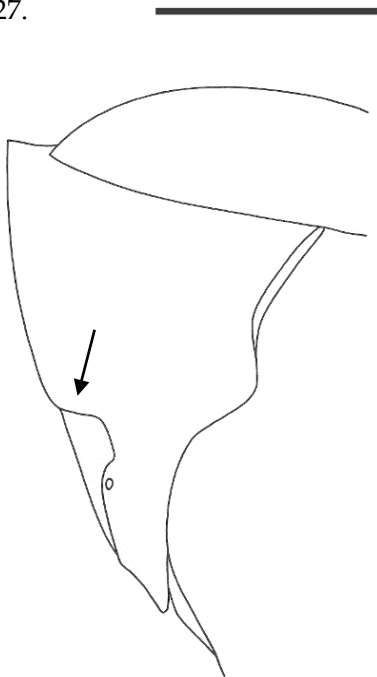
25.



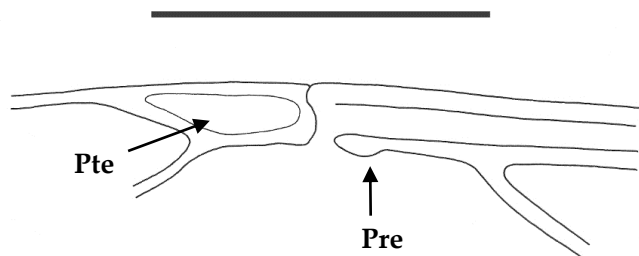
26.



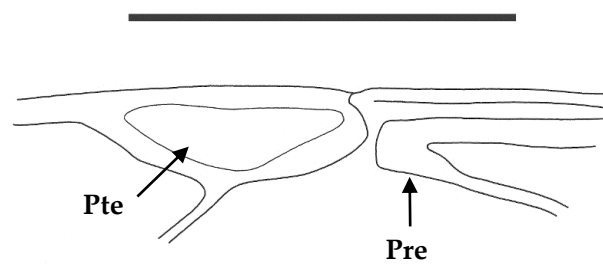
27.



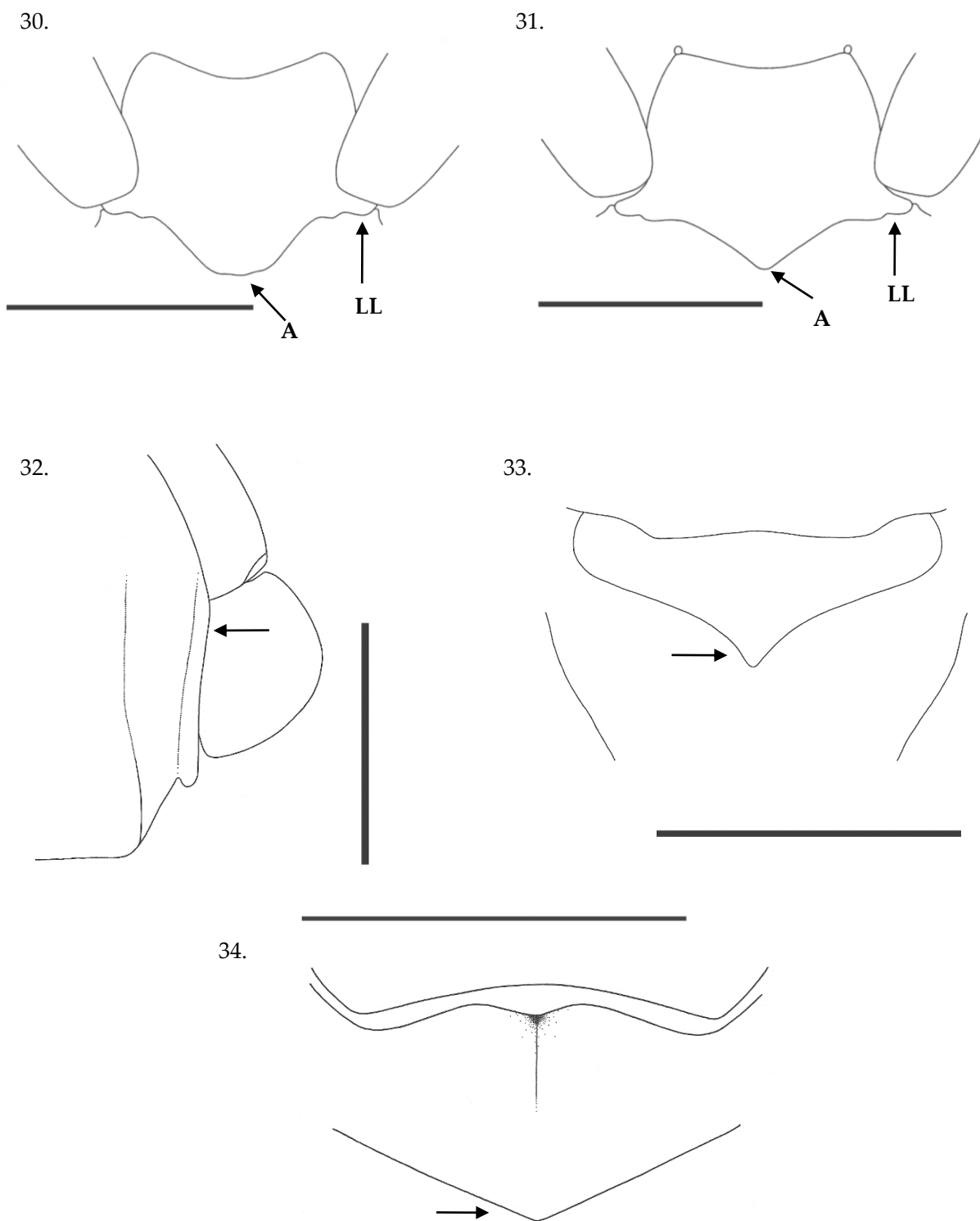
28.



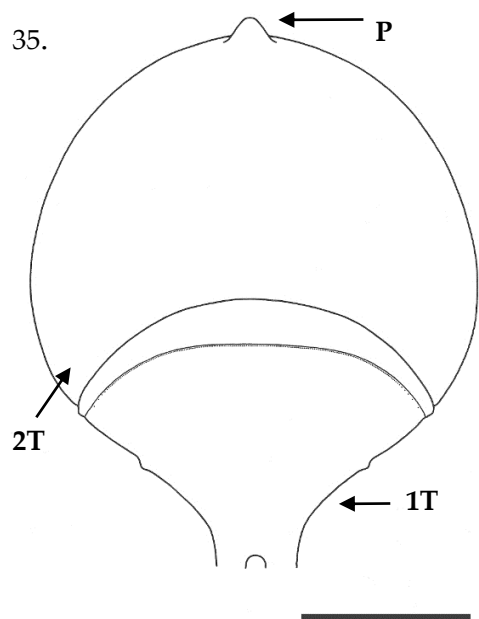
29.



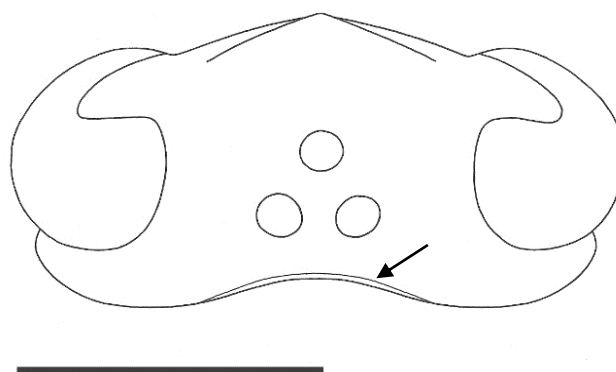
Figuras 25-29. 25. *Apoica pallens* & 26. *Agelaia centralis*, lóbulo yugal en ala posterior. 27. *Parachartergus apicalis*, carina pronotal, vista lateral. 28. *P. fraternus* & 29. *Charterginus nevermanni*, longitud relativa de la prestigma (**Pre**) vs la pterostigma (**Pte**).



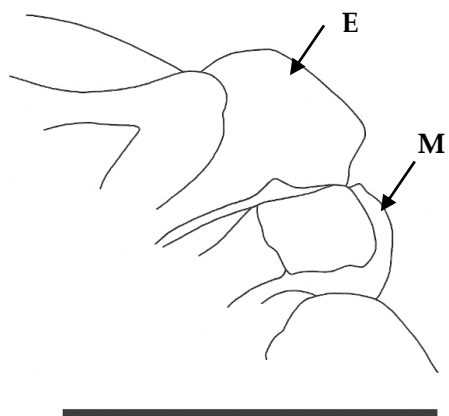
Figuras 30-34. 30. *Charterginus nevermanni* & 31. *Polybia aequatorialis*, ápice (A) & lóbulo lateral (LL) del clípeo, vista anteroventral. 32. *Pseudopolybia compressa*, lamela posterolateral del escudo, vista dorsal. 33. *Protopolybia panamensis*, metanoto con lóbulo posteromedial, vista posterodorsal. 34. *Polybia parvulina*, metanoto sin lóbulo posteromedial, vista posterodorsal.



36.

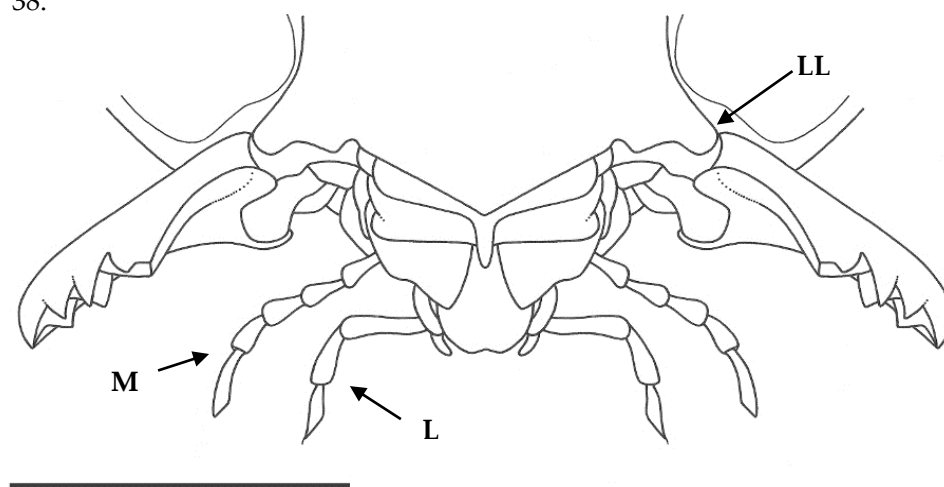


37.

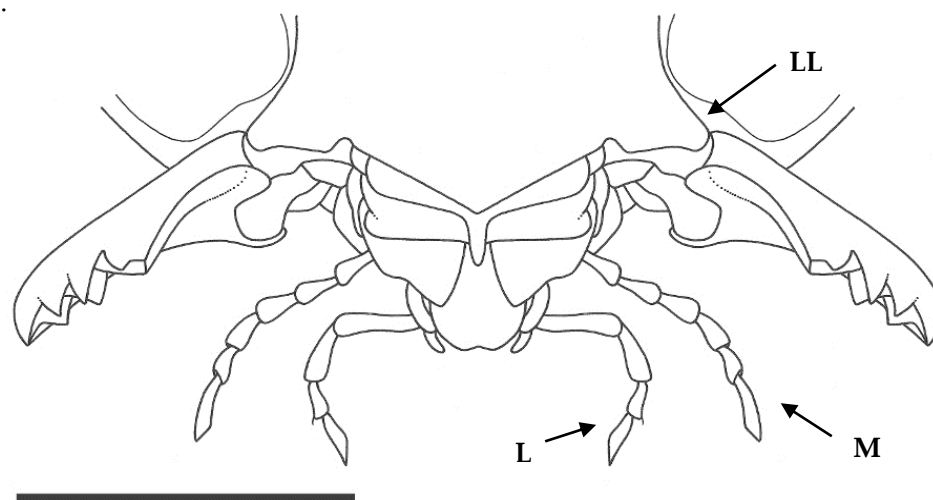


Figuras 35-37. 35. *Charterginus nevermanni*, primer (1T) & segundo (2T) tergos metasomales (con peciolo (P) en el borde apical), vista anterodorsal. 36. *Leipomeles dorsata*, carina occipital, vista dorsal. 37. *Nectarinella championi*, escutelo (E) & metanoto (M) forma del margen posterior, vista lateral.

38.



39.



Figuras 38 & 39. 38. *Chartergellus atectus* & 39. *Pseudopolybia compressa*, palpo labial (L) & maxilar (M); lóbulo lateral del cípeo (LL), vista anteroventral.

Clave para las especies de *Polistes* Latreille

- 1a. Mesepisterno con surco epinecmial (Fig. 1). [Propodeo sin estrías obvias o con estrías microscópicas. Clípeo del macho no separado del ojo].....2
- 1b. Mesepisterno sin surco epinecmial.....6

- 2a. Cabeza y mesosoma principalmente amarillas o amarillo parduzcas, segmentos metasomales 3-6 de color negro. Mesepisterno con surco dorsal, conspicuo en la parte dorsal pero interrumpido en la parte ventral. [Carina occipital extendiéndose hasta las mandíbulas, gena claramente más ancha que el ojo en vista de perfil. Primer tergo metasomal mucho más largo que ancho].....*testaceicolor* Bequaert
- 2b. Cabeza y mesosoma principalmente negros o café oscuro, con o sin manchas amarillas o ferruginosas. Mesepisterno sin surco dorsal o a lo mucho con vestigios muy débiles de un surco ventralmente.....3

- 3a. Carina occipital debilitándose antes de alcanzar el nivel inferior del ojo (Fig. 2). Gena un poco más estrecha que la mitad de la anchura del ojo.....*pacificus* Fabricius
- 3b. Carina occipital bien marcada hasta las mandíbulas (Fig. 3). Gena más ancha que la mitad de la anchura del ojo.....4

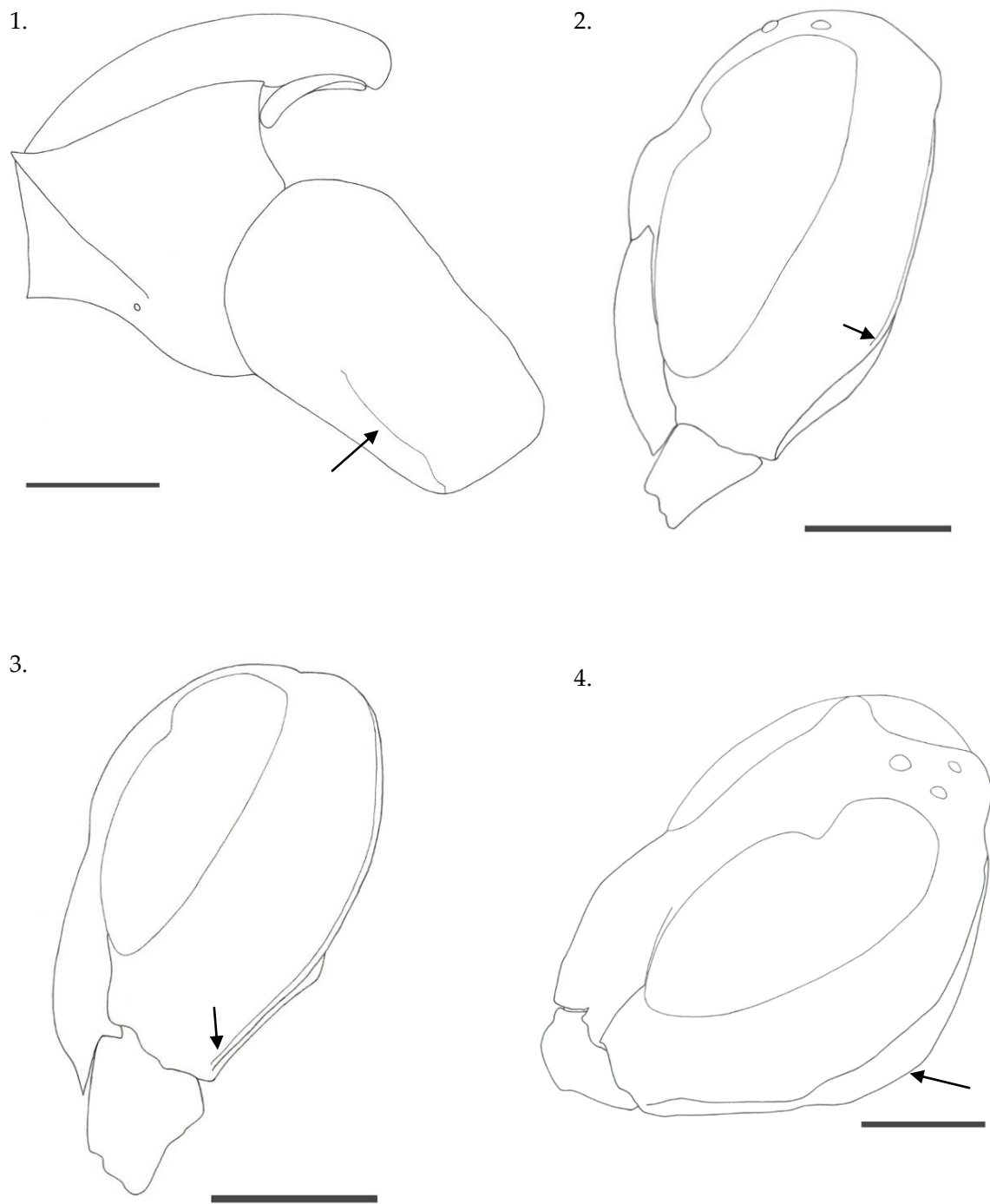
- 4a. Carina occipital muy fuerte, formando un lóbulo que se extiende hacia afuera, justo debajo de la altura del seno ocular, y que tiene manchas amarillas (Fig. 4). Anchura máxima de la gena justo debajo de la altura seno ocular. Carina pronotal extendiéndose por debajo de la altura de la fovea. [Clípeo más largo que ancho. Primer tergo metasomal claramente más largo que ancho, con una inclinación de 45 grados posterior al punto de inserción del músculo propodeal. Generalmente negro, metasoma y rayas en los fémures medios y posteriores rojizas, pleura a veces con manchas rojizas. Alas hialinas, longitud de 16.0-17.0 mm].....*occipitalis* Ducke
- 4b. Carina occipital menos fuerte, nunca formando un lóbulo (Fig. 5). Anchura máxima de la gena más abajo, cerca de las mandíbulas. Carina pronotal no llega hasta la fovea5

- 5a. Primer tergo metasomal con una inclinación de cerca de 70 grados posterior al punto de inserción del músculo propodeal (Fig. 6). Espacio malar y área adyacente de la gena obviamente punteada. Clípeo tan ancho o un poco más ancho que largo. Gena muy ancha, claramente más ancha que el ojo en vista de perfil. Especie de color negro, clípeo a veces con manchas amarillas, órbitas faciales y parte superior de la gena usualmente con manchas amarillas, metasoma café rojizo, café oscuro o negro. Alas negras o café amarillento claro, región costal café oscura o negra, longitud de 17.5-19.0 mm.....*bicolor* Lepeletier
- 5b. Primer tergo metasomal con una inclinación más o menos gradual, a un ángulo de cerca de 45 grados posterior al punto de inserción del músculo propodeal (Fig. 7). Espacio malar y área adyacente de la gena obviamente punteada. Clípeo tan ancho o un poco más ancho que largo. Gena muy ancha, claramente más ancha que el ojo en vista de perfil. Especie de color negro, clípeo a veces con manchas amarillas, órbitas faciales y parte superior de la gena usualmente con manchas amarillas, metasoma café rojizo, café oscuro o negro. Alas amarillo parduzco claro, región costal café rojiza, longitud de 16.0-17.5 mm.....*deceptor* Schulz
- 6a. Espacio malar obviamente más largo que ancho (Fig. 8). Propodeo con estrías que se extienden casi hasta el borde metapleuraleal (Fig. 9). [Mesepisterno con un surco dorsal completo. Clípeo del macho estrechamente separado del ojo. Primer tergo metasomal más ancho que largo, con una inclinación casi vertical posterior al punto de inserción del músculo propodeal. Antenas del macho con el 13avo flagelómero dos veces y media tan largo como ancho, 4to flagelómero un poco menos de dos veces tan largo como ancho. Especie muy grande, longitud alar de 20-28 mm].....*carnifex carnifex* (Fabricius)
- 6b. Espacio malar nunca más largo que ancho (Fig. 10). Propodeo con estrías débiles, excepto en la cavidad propodeal (Fig. 11), o con estrías fuertes y que se extienden hasta el borde metapleuraleal.....7
- 7a. Primer tergo metasomal al menos tan largo como ancho (en la parte apical del tergo) (Fig. 12). Clípeo del macho obviamente separado de los ojos. [Tergo 1 con una inclinación de cerca de 70 grados posterior al punto de inserción del músculo propodeal].....8
- 7b. Primer tergo metasomal usualmente más largo que ancho (Fig. 13). Clípeo del macho en contacto con los ojos por una distancia igual o mayor a la mitad de la altura del torulus.....9

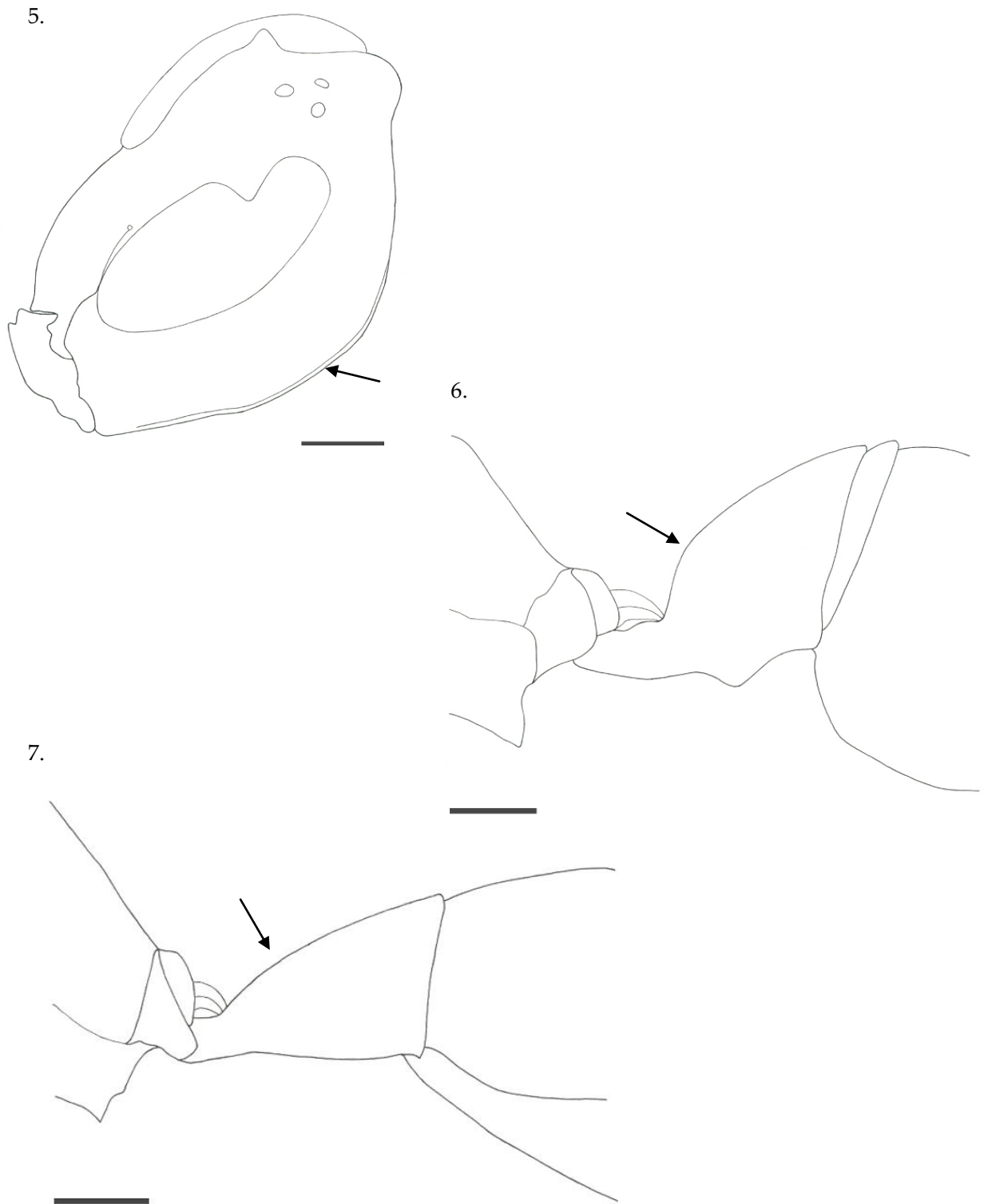
- 8a. Tergos 1-2 ó 1-3 y esternos 1-2 con bandas amarillas apicales, mientras que tergos 3-6 ó 4-6 totalmente amarillos. Longitud alar de 16.0-21.0 mm. Clípeo sólo brevemente en contacto con los ojos en la hembra. Último esterno metasomal visible en el macho sin un tubérculo.....*major major* Palisot de Beauvois
- 8b. Tergos 1-4 y esternos 2-3 (a veces también el 4) con bandas amarillas apicales, con la banda del tergo 1 usualmente ancha. Longitud alar de 10.0-13.0 mm. Clípeo en contacto con los ojos por una distancia considerable en la hembra. Último esterno metasomal visible en el macho con un tubérculo central conspicuo.....*dorsalis neotropicus* Bequaert
- 9a. Estrías propodeales fuertes y extendiéndose hasta el borde metapleuraleal (Fig. 9).....10
- 9b. Estrías propodeales usualmente débiles excepto en la cavidad propodeal, nunca extendiéndose hasta el borde metapleuraleal (Fig. 11).....14
- 10a. Especie de color negro, o al menos con el mesosoma y el metasoma negros y la cabeza ferruginosa.....11
- 10b. Especie de color ferruginoso.....13
- 11a. Cabeza ferruginosa.....*erythrocephalus* Latreille
- 11b. Cabeza negra.....12
- 12a. Alas negro purpúreo oscuro, longitud de 16.0-21.0 mm. Carina pronotal fuertemente lobulada en los cuartos laterales, la cual se extiende bien marcada por los lados del pronoto. Escudo con numerosas setas cortas y conspicuas (como en Fig. 17). Mandíbulas y tercio ventral del clípeo negro o rojizo.....*aterrimus* de Saussure
- 12b. Alas café amarillentas o amarillo parduzcas, longitud de 15.0-17.0 mm. Carina pronotal casi no o no lobulada en los cuartos laterales, la cual se vuelve obtusa y débil rápidamente después de empezar a bajar por los lados del pronoto. Escudo sin numerosas setas cortas y conspicuas. Mandíbulas y tercio ventral del clípeo negros*apicalis* de Saussure
- 13a. Occipucio y gena amarillos o naranja.....*infuscatus infuscatus* Lepeletier
- 13b. Occipucio y gena ferruginosos.....*canadensis canadensis* (Linnaeus)

- 14a. Carina pronotal muy aguda, proyectándose fuertemente a lo largo de toda su extensión (Fig. 14), bajando por los lados del pronoto, al final de los cuales se dobla de forma pronunciada ventralmente. Carina occipital se extiende casi hasta la base de las mandíbulas (Fig. 15). [Frente reticulada con punturas obvias y dispersas. Primer tergo metasomal con una inclinación muy gradual posterior al punto de inserción del músculo propodeal. Especie de color negro. Mandíbulas, tercio ventral del clípeo y último segmento de los tarsos anteriores y medios de color ferruginoso oscuro. Alas negras con reflejos violeta, longitud de 18.0-20.0 mm].....*goeldii* Ducke
- 14b. Carina pronotal menos aguda, proyectándose fuertemente en los cuartos laterales (Fig. 16). Carina occipital desapareciendo antes de llegar a las mandíbulas (as in Fig. 3).....15
- 15a. Escudo con setas parduzcas largas y conspicuas (Fig. 17). Ojos del macho fuertemente hinchados y muy cerca uno del otro en el vertex. [OOL igual a menos de una vez y media la distancia de POL. Primer tergo metasomal con una inclinación mayor a 45 grados posterior al punto de inserción del músculo propodeal. Especie de color negro, metasoma a menudo considerablemente ferruginoso. Antenas en parte, mandíbulas, raya genal, margen posterior del pronoto, tarsos y tibias anteriores y medios, de color amarillo rojizo. Alas café rojizo claro, longitud de 14.5-15.0 mm].....*oculatus* Smith
- 15b. Escudo con setas adpresas o raramente con setas blancas, cortas y conspicuas. Ojos del macho raramente hinchados, y nunca tanto como en *P. oculatus*.....16
- 16a. Metasoma ferruginoso con áreas negras estrechas a veces en la base de los tergos, con los tergos 1-3 ó 1-4 con bandas amarillas apicales estrechas. Esternos negros, esterno 2 usualmente con una banda amarilla. Propodeo ferruginoso claro o ferruginoso y negro, raramente totalmente negro, con cuatro rayas amarillas (Fig. 18). [Carina pronotal, margen posterior del pronoto, mitad anterior del escutelo y metanoto amarillos. Longitud alar de 14.0-19.0 mm].....*instabilis* de Saussure
- 16b. Metasoma con un patrón de puntos amarillos los cuales se fusionan en bandas muy anchas (Fig. 19) o café oscuro, con a lo mucho unos pocos puntos en los tergos 1-2 y esternos 2-4. Propodeo normalmente negro con dos rayas amarillas (en *P. myersi* muy raramente con cuatro rayas amarillas, o amarillo con el área alrededor de los espiráculos y líneas centrales negras) (Fig. 20).....17

- 17a. Propodeo mayormente amarillo con una línea negra en el centro, o negro con cuatro rayas amarillas y anchas. Tergos y esternos metasomales 2-5 amarillos, con líneas oscuras, estrechas, sinuosas y transversas (Fig. 19). Cada esterno metasomal normalmente con cuatro puntos amarillos (Fig. 21). Longitud alar de 12.5-15.0 mm*myersi myersi* Bequaert
- 17b. Propodeo con dos rayas amarillas. Tergos metasomales 2-5 raramente amarillos con líneas oscuras, estrechas, sinuosas y transversas. Esternos 2-4 apenas con bandas o puntos en los bordes laterales (Fig. 22). Longitud alar de 13.0-18.0 mm.....*versicolor versicolor* (Olivier)

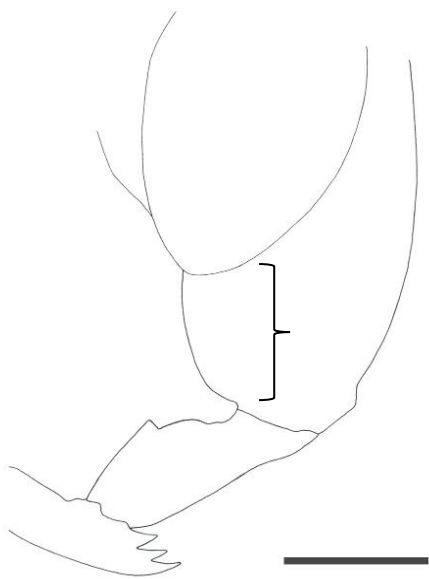


Figuras 1-4. 1. *Polistes pacificus*, surco epinecinal del mesepisterno, vista lateral. 2. *P. pacificus* & 3. *P. bicolor*, extensión relativa de la carina occipital, vista lateral. 4. *P. occipitalis*, carina occipital, vista lateral oblicua.

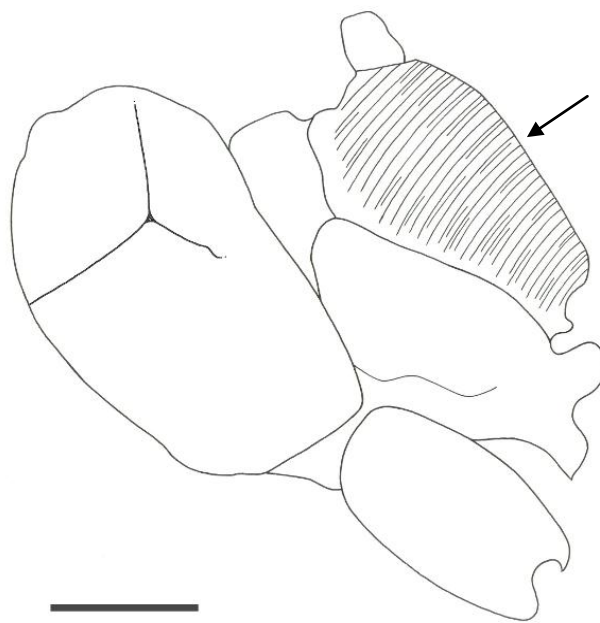


Figuras 5-7. 5. *Polistes bicolor*, carina occipital, vista oblicua lateral. 6. *P. bicolor* & 7. *P. deceptor*, grado de inclinación del primer tergo metasomal posterior al punto de inserción del músculo propodeal, vista lateral.

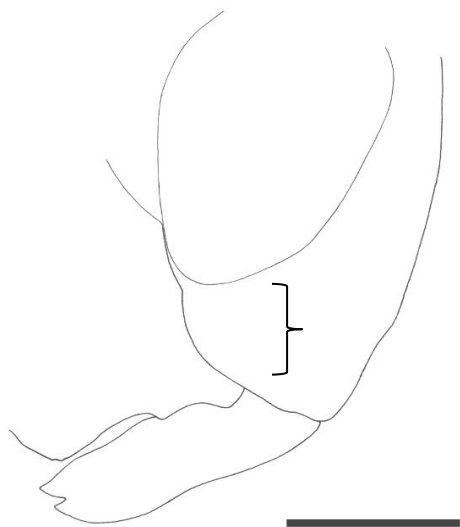
8.



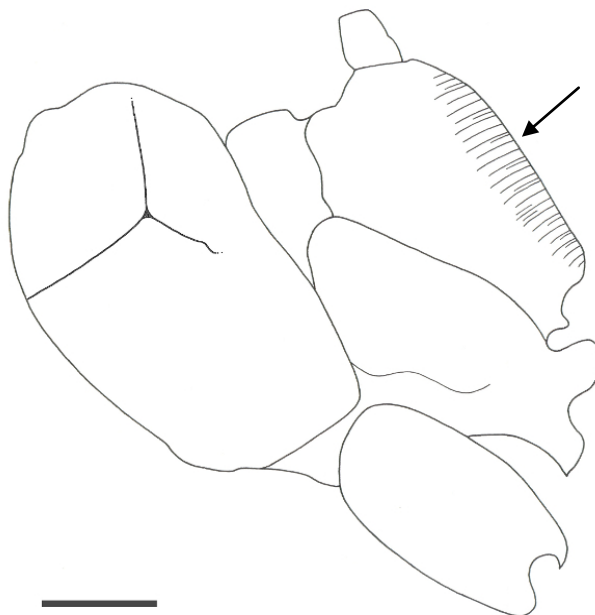
9.



10.

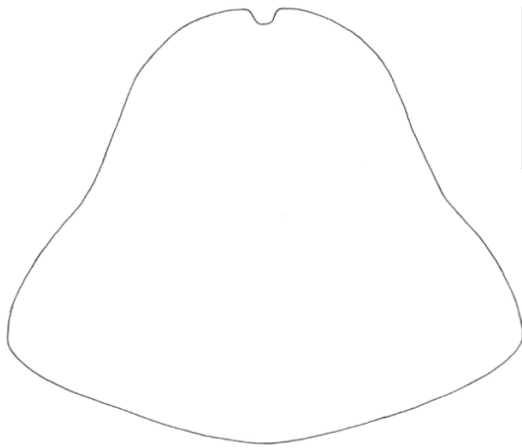


11.

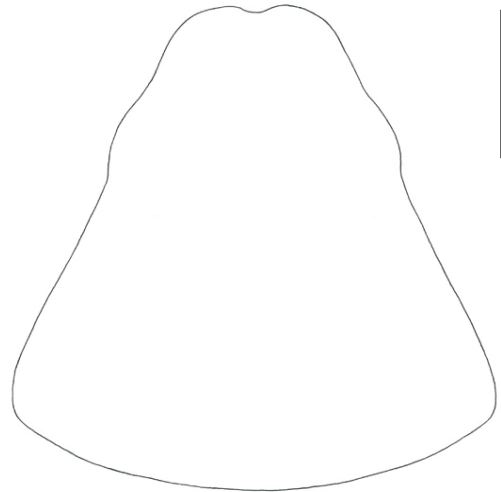


Figuras 8-11. 8. *Polistes carnifex*, espacio malar, vista anterior oblicua. 9. *P. canadensis*, estriás del propodeo, vista lateral. 10. *P. erythrocephalus*, espacio malar, vista anterior oblicua. 11. *P. goeldii*, estriás del propodeo, vista lateral.

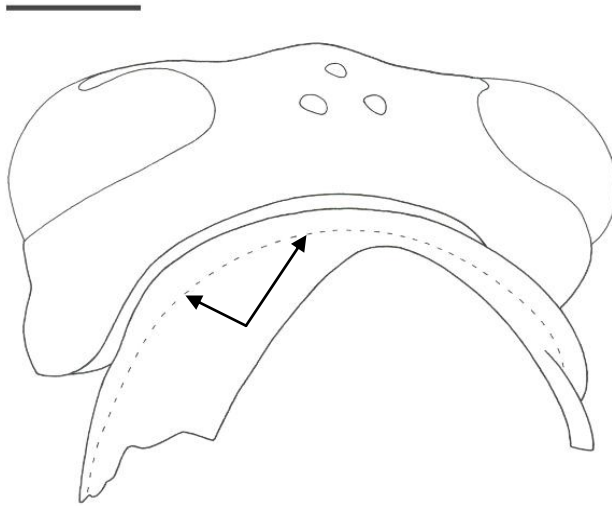
12.



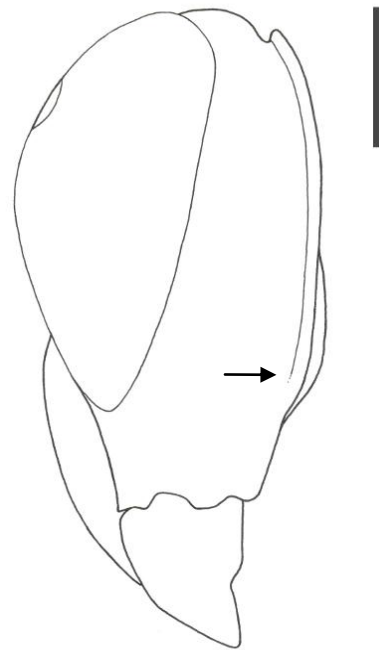
13.



14.

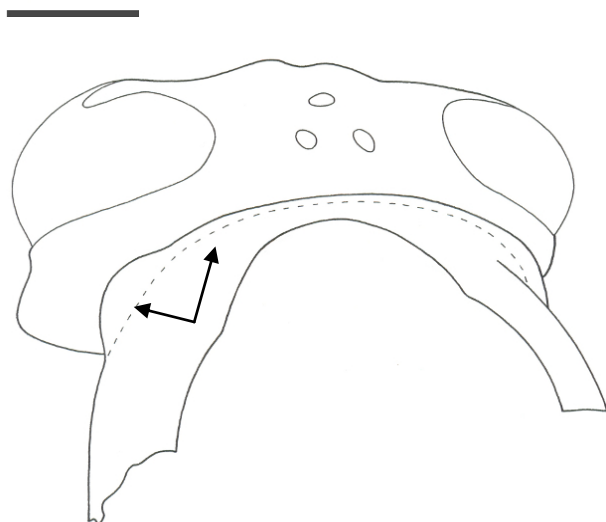


15.

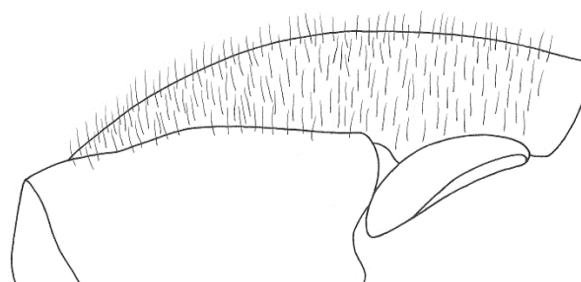


Figuras 12-15. 12. *Polistes major major* & 13. *P. erythrocephalus*, primer tergo metasomal, vista dorsal. 14. *P. goeldii*, carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 15. *P. goeldii*, carina occipital, vista lateral (cabeza ligeramente inclinada hacia la derecha, causando que los ojos se vean hinchados).

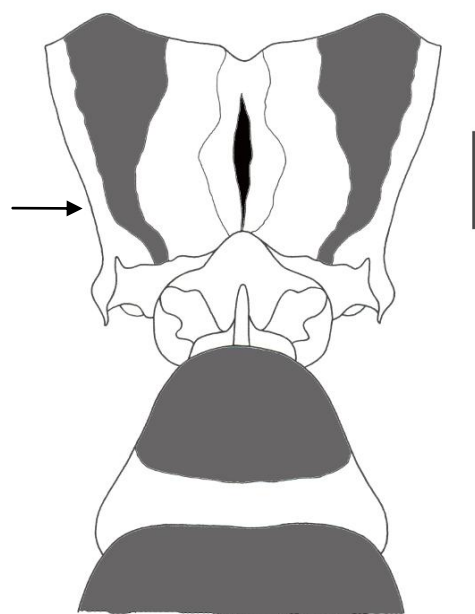
16.



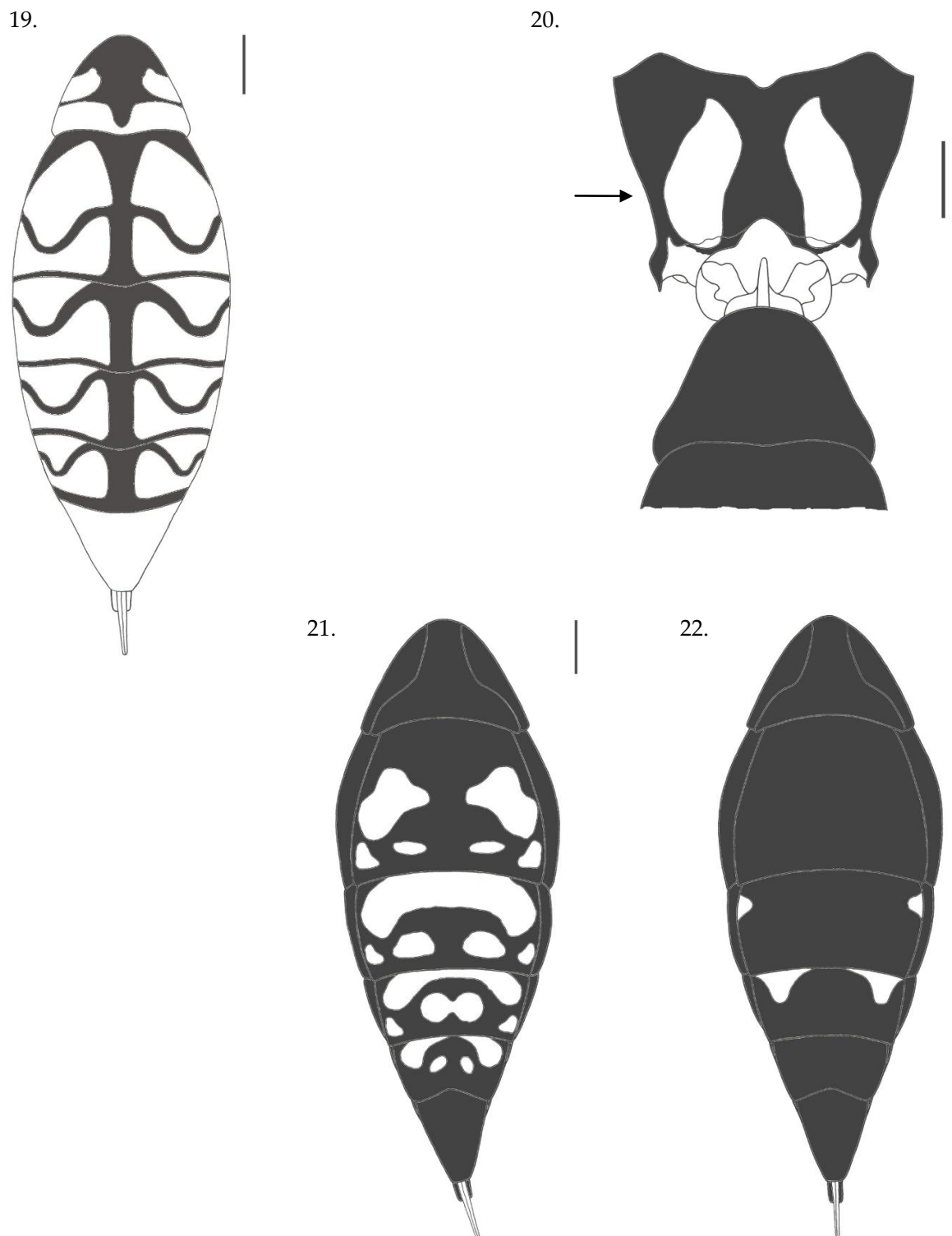
17.



18.



Figuras 16-18. 16. *Polistes. instabilis*, carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 17. *P. oculatus*, setas conspicuas en el escudo, vista lateral. 18. *P. instabilis*, patrón de coloración del propodeo, vista posterodorsal.



Figures 19-22. 19. *P. myersi myersi*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 20. *P. myersi myersi*, propodeal color pattern, posterodorsal view. 21. *P. myersi myersi*, sternal color pattern, ventral view. 22. *P. versicolor versicolor*, sternal color pattern, ventral view.

Clave para las especies de *Mischocyttarus* de Saussure

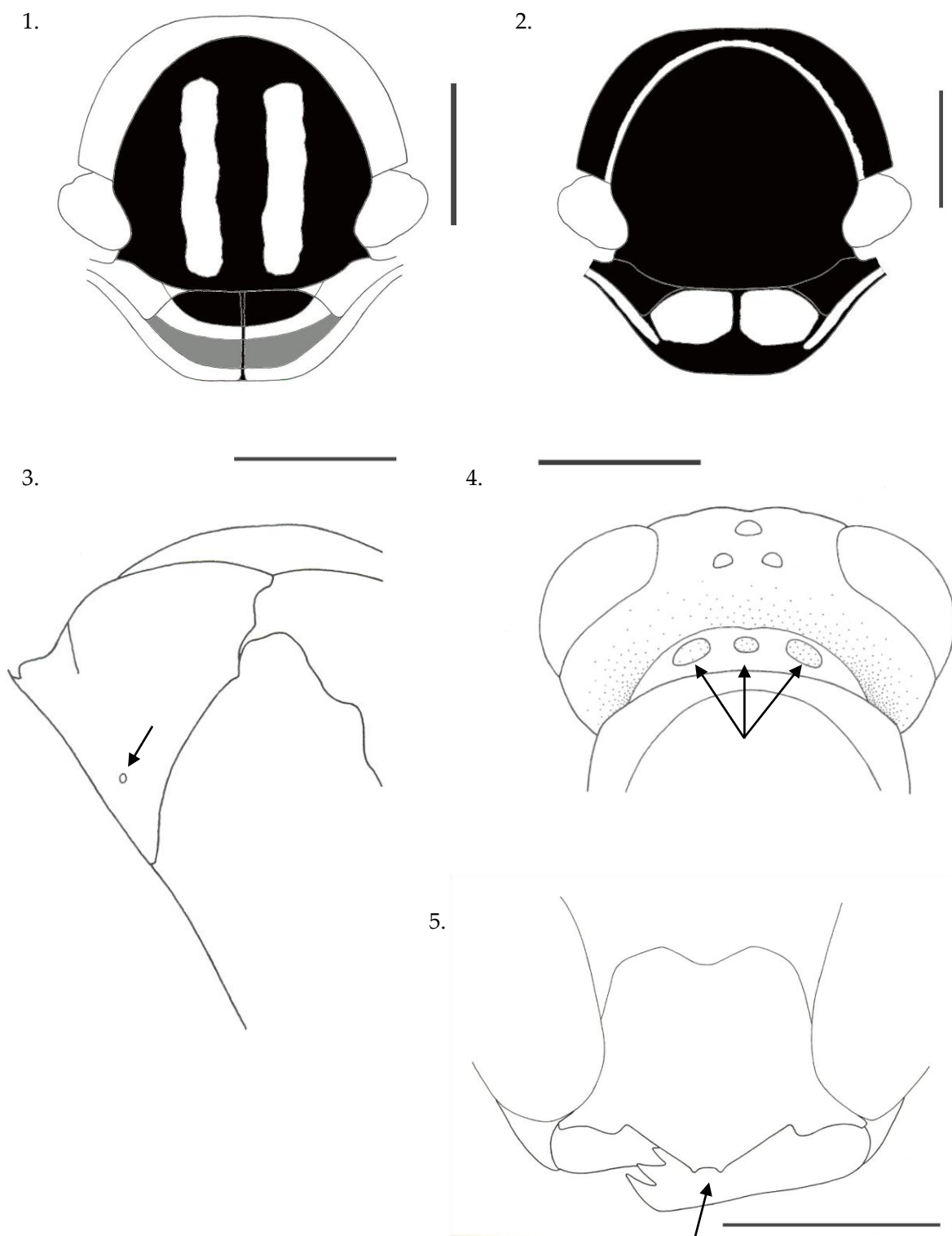
- 1a. Escudo al menos con 2 líneas longitudinales de color claro (Fig. 1). Especies de color amarillo y negro, sin que predomine alguno de los dos colores.....2
- 1b. Escudo todo negro, sin 2 líneas longitudinales (Fig. 2). Especies de color mayormente negro, con a lo mucho 10% del cuerpo con manchas amarillas.....12
- 2a. Pronoto sin fovea.....3
- 2b. Pronoto con fovea (Fig. 3).....5
- 3a. Margen anterior del pronoto proyectándose fuertemente y doblado, terminando en un gancho en su parte inferior, y con tres “ventanillas” (Fig. 4). Carina pronotal proyectándose fuertemente de lado a lado, convexa hacia la parte anterior del cuerpo. Antenas del macho con el 13^{vo} flagelómero extendido apicalmente y truncado. [Metasoma café rojizo con bandas amarillas apicales estrechas].....*collarellus* Richards
- 3b. Margen anterior del pronoto usualmente proyectándose menos fuerte y sin doblarse, y aún más raramente con una “ventanilla”, y nunca terminando en un gancho en su parte inferior. Carina pronotal recta o cóncava hacia la parte anterior del cuerpo, y a lo mucho ligeramente doblada en los lados. Antenas del macho con el 13^{vo} flagelómero cilíndrico, más o menos puntiagudo.....4
- 4a. Clípeo de la hembra con el ápice bidentado (Fig. 5). Margen anterior del pronoto usualmente proyectándose menos y seguido por un surco poco profundo cuyo margen posterior es obtuso. Carina pronotal cóncava hacia la parte anterior del cuerpo. Primer tergo metasomal con los 3/4 basales negros, con un punto amarillo pequeño, a veces dividido, en el sitio de inserción del músculo propodeal. Tergos 2-6 negros, con bandas amarillas apicales obvias en los tergos 2-4, y menos obvias en los tergos 5-6. Longitud alar: 7.0 – 10.0 mm (promedio de 8.8 mm) en la hembra, 9.5 mm en el macho.....
.....*cleomenes* Richards

- 4b. Clípeo de la hembra con el margen ventral fuertemente extendido, y con el ápice estrechamente truncado. Margen anterior del pronoto proyectándose fuertemente y seguido por un surco profundo cuyo margen posterior es agudo o lamelado. Carina pronotal un poco doblada hacia atrás en el centro. Primer tergo metasomal café claro, con una banda amarilla apical estrecha. Tergos 1-6 café claro, con bandas amarillas apicales estrechas en cada tergo. Longitud alar: 11.0 mm en la hembra, 10.5-11.0 mm en el macho. Antenas del macho con el 13^{vo} flagelómero 4 tan largo como ancho, curvo, y el 11^{vo} y 12^{vo} casi el doble de largos que de anchos.....*nigroclavatus* Zikán
- 5a. Tercer segmento de los tarsos medios muy levemente asimétrico (Fig. 6). Carina occipital ausente (Fig. 7). Carina pronotal débil, evanescente en los lados, y margen anterior del pronoto poco levantado y no seguido por un surco. [Clípeo de la hembra tan largo como ancho, con el margen ventral estrechamente truncado y el ápice débilmente bidentado, cuya emarginación tiene un ancho no menor a la mitad del diámetro del torulus].....6
- 5b. Tercer segmento de los tarsos medios obviamente asimétrico (Fig. 8). Carina occipital presente (como en Fig. 9). Carina pronotal usualmente más fuertes en los lados.....8
- 6a. Especies más grandes, con longitud alar de al menos 9.5 mm.....*mastigophorus* Richards [morfo de color claro]
- 6b. Especies más pequeñas, con longitud alar de menos de 9.0 mm.....7
- 7a. Bandas amarillas apicales únicamente en tergos 1-3, tergos 5 y 6 (y a veces el 4) totalmente negros (Fig. 10). Pleura amarilla, color base amarillo.....*fraudulentus* Richards
- 7b. Banda amarillas apicales en tergos 1-6 (Fig. 11). Pleura extensivamente café o negra, color base café. Mesepisterno finamente granulado.....*pelor* Carpenter
- 8a. Carina pronotal obtusa, casi inconspicua, y únicamente visible en los márgenes extremos (como en fig. 12). [Metasoma café oscuro, a menudo con bandas amarillas apicales estrechas en tergos 1 y 2, esternos principalmente amarillos. Longitud alar de 8.5 mm]....*mexicanus mexicanus* (de Saussure)
- 8b. Carina pronotal aguda al menos en los cuartos laterales (Fig. 13).....9
- 9a. Metasoma naranja parduzco, con bandas amarillas apicales estrechas o indistintas en los tergos 1-3.....*angulatus ictericus* Richards
- 9b. Metasoma negro o negro parduzco, con bandas amarillas apicales al menos en tergos 1-4, presentes a veces hasta el tergo 6.....10

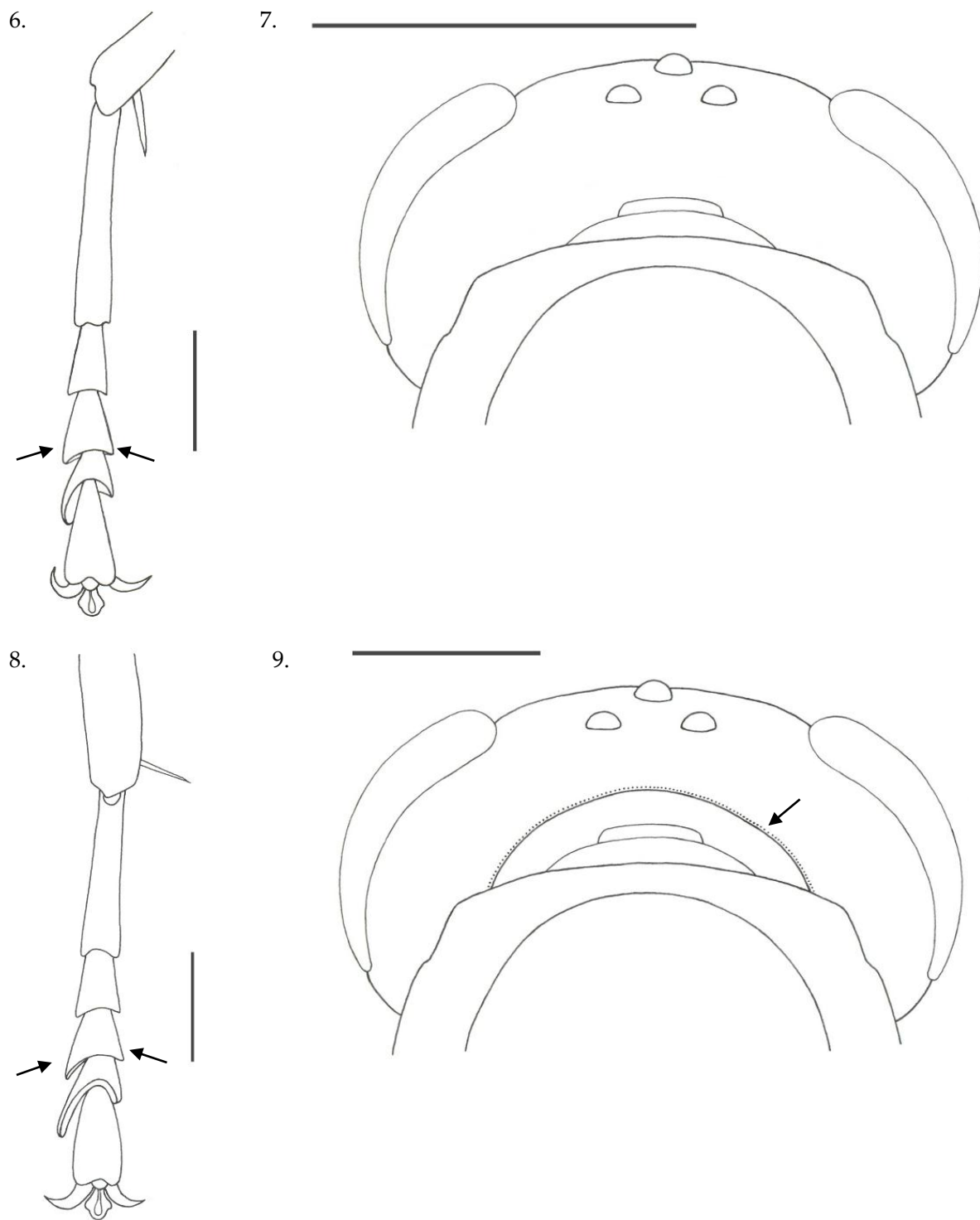
- 10a. Primer tergo metasomal aproximadamente tan largo como la longitud del fémur y el trocánter posteriores juntos.....*angulatus angulatus* Richards
- 10b. Primer tergo metasomal no tan largo o apenas más largo que el fémur posterior.....11
- 11a. Margen anterior del pronoto fuertemente levantado, seguido por un surco profundo cuyo margen posterior es agudo o lamelado (Fig. 14). Frente y vertex con una marca frontal bífida, cuyos brazos usualmente no se tocan y no encierran un punto (Fig. 16). Escutelo amarillo con un triángulo estrecho en su margen anterior, y un triángulo más ancho en su margen posterior, ambos de color negro (Fig. 18). Longitud alar de 8.5-10.5 mm. Longitud del primer tergo metasomal un poco menor que la del fémur posterior. Longitud del espacio malar igual a un cuarto del diámetro del torulus.....*basimacula basimacula* (Cameron)
- 11b. Margen anterior del pronoto muy poco levantado, seguido por un surco poco profundo cuyo margen posterior es obtuso (Fig. 15). Frente y vertex con una marca frontal bífida, cuyos brazos usualmente se tocan y encierran un punto (ocasionalmente, este patrón de coloración puede no estar presente) (Fig. 17). Escutelo amarillo con un triángulo estrecho en su margen anterior, y una marca de borde recto su margen posterior, ambos de color negro (Fig. 19). Longitud alar de 9.5-10.5 mm. Primer tergo metasomal de longitud variable.....*costaricensis* Richards
- 12a. Pronoto sin fovea.....13
- 12b. Pronoto con fovea (como en Fig. 3).....14
- 13a. Proepisterno anteriormente fuertemente levantado y doblado (como en Fig. 20). Ocelos posteriores separados por una distancia mayor a 2 diámetros ocelares (como en Fig. 21). Carina occipital presente (como en Fig. 9). Mandíbulas del macho con 3 dientes.....*tolensis* Richards
- 13b. Proepisterno anteriormente poco o no levantado, y nunca doblado (como en Fig. 22). Ocelos posteriores separados por una distancia igual o menor a 2 diámetros ocelares (como en Fig. 23). Carina occipital ausente (como en Fig. 7). Mandíbulas del macho con 4 dientes.....*vaqueroi* Zikán
- 14a. Fémures anteriores y medios con un surco ventral notorio cerca del extremo basal, cortando un un pequeño anillo que separa el trocánter del resto del fémur (Fig. 24).....15
- 14b. Fémures anteriores sin un surco ventral, fémures medios raramente con vestigios de un surco.....17

- 15a. Longitud del primer tergo metasomal igual a no más de 3 veces su anchura (Fig. 25). Anchura de la emarginación en el ápice del primer esterno igual a 4 veces su profundidad. Mandíbulas ventralmente con la mitad basal afilada, y en el macho con 4 dientes. [Clípeo con el margen ventral fuertemente extendido. Especie de color negro, ápice de los fémures, tibias y tarsos de color amarillo intenso].....
.....*carbonarius tibialis* Richards
- 15b. Longitud del primer tergo metasomal igual a 6 ó 7 veces su anchura (Fig. 26). Anchura de la emarginación en el ápice del primer esterno igual a 2 veces su profundidad. Mandíbulas ventralmente con la mitad basal no afilada, y en el macho con 3 dientes. [Prestigma alargada. Especie de color café ferruginoso].....16
- 16a. Carina pronotal continua, más o menos aguda en toda su extensión.....
.....*labiatus* (Fabricius)
- 16b. Carina pronotal débil e interrumpida en el centro.....*melanarius* (Cameron)
- 17a. Proepisterno anteriormente fuertemente levantado y doblado (Fig. 20). Ocelos posteriores separados por una distancia mayor a 2 diámetros ocelares (Fig. 21). Carina occipital presente (excepto en *M. immarginatus*) (Fig. 9). Mandíbulas del macho con 3 dientes.....18
- 17b. Proepisterno anteriormente poco o no levantado, y nunca doblado (Fig. 22). Ocelos posteriores separados por una distancia igual o menor a 2 diámetros ocelares (Fig. 23). Carina occipital ausente (Fig. 7). Mandíbulas del macho con 4 dientes.....20
- 18a. Carina occipital ausente (como en Fig. 7). [Cara a menudo mayormente rojiza, cuerpo con manchas amarillas abundantes. Clípeo, excepto en el margen ventral, estrecha y finamente punteado, sin punturas grandes. Cavidad propodeal estrecha y profunda. Espuelas tibiales posteriores, o al menos la más pequeña, pálida].....
.....*immarginatus* Richards
- 18b. Carina occipital presente (Fig. 9).....19
- 19a. Ala anterior negra, con el ápice hialino o blanco (raramente con el ápice oscuro). Longitud del primer tergo metasomal menor a la del fémur posterior; ápice del primer tergo usualmente muy ancho, convexo en vista lateral. Cara negra. Último segmento de los tarsos delanteros negro.....*deceptus* Fox

- 19b. Ala anterior amarillo parduzco, sin el ápice hialino o blanco. Longitud del primer tergo metasomal mayor a la del fémur posterior; ápice del primer tergo mucho más estrecho. Clípeo totalmente, o con la mitad ventral del disco, naranja parduzco. Fóvea pronotal débil. Espuelas tibiales posteriores de color claro.....*tolensis* Richards
- 20a. Tercer segmento de los tarsos medios muy levemente asimétrico (Fig. 6). Carina occipital ausente (Fig. 7). Carina pronotal débil, evanescente en los lados, y margen anterior del pronoto poco levantado y no seguido por un surco. [Clípeo de la hembra tan largo como ancho, con el margen ventral estrechamente truncado y el ápice débilmente bidentado, cuya emarginación tiene un ancho no menor a la mitad del diámetro del torulus].....21
- 20b. Tercer segmento de los tarsos medios obviamente asimétrico (Fig. 8). Carina occipital presente (Fig. 9). Carina pronotal usualmente más fuertes en los lados.....22
- 21a. Sexto esterno metasomal amarillo. Flagelo con setas cortas y erectas en su parte ventral, y con el último segmento uniformemente ahusado. Ocelos posteriores usualmente separados por un diámetro ocelar. Pubescencia en la cara del macho extendiéndose hasta el ocelo medio. [Nido alargado, vertical, usualmente bifurcado].....*alienus* Richards
- 21b. Sexto esterno metasomal negro. Flagelo sin setas su parte ventral, y con el último segmento no uniformemente ahusado. Ocelos posteriores usualmente separados por un poco menos de un diámetro ocelar. Pubescencia en la cara del macho extendiéndose apenas por encima de los toruli. [Nido es un agregado de celdas cuyo pedicelo no está ubicado en el centro de estas].....*mastigophorus* Richards [morfo de color oscuro]
- 22a. Tergos y esternos 1-2 o 1-3 con bandas amarillas apicales estrechas (Fig. 27). Margen anterior (a veces interrumpido) del escutelo y el metanoto (y sus lóbulos laterales), válvulas, y dos líneas en el propodeo, amarillos (Fig. 28). Longitud del espacio malar al menos igual a la mitad del diámetro del torulus. Mandíbulas dorsalmente con un punto basal y amarillo. Tegulas café negruzco, con un punto posterior amarillo.....
.....*pallidipectus* (Smith)
- 22b. Primer tergos metasomal con una banda amarilla apical estrecha (Fig. 29). Escutelo ferruginoso oscuro (la mayor parte) y negro; margen anterior del metanoto, válvulas, y dos marcas pequeñas en el propodeo, amarillos o blancos (el color del margen anterior del metanoto y las marcas en el propodeo a veces están ausentes) (Fig. 30). Longitud del espacio malar igual a 1/4 ó 1/3 del diámetro del torulus. Mandíbulas de color ferruginoso oscuro. Tegulas café rojizo.....*mixtus* Richards

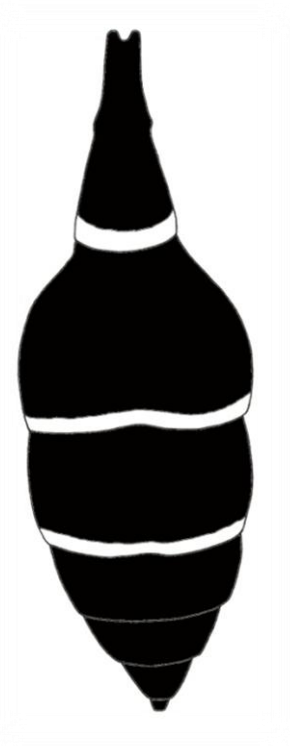


Figuras 1-5. 1. *Mischoctytarus collarellus* & 2. *M. vaqueroi*, patrón de coloración del escudo, vista dorsal. 3. *M. basimacula*, fóvea pronotal, vista lateral. 4. *M. collarellus*, ventanillas hialinas en el margen anterior del pronoto, vista posterodorsal. 5. *M. cleomenes*, ápice del clipeo, vista anterior.

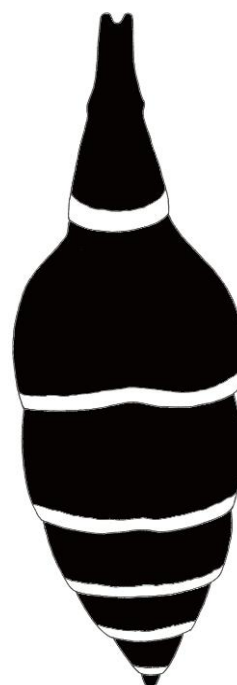


Figuras 6-9. 6. *Mischocyttarus mastigophorus*, simetría relativa del tercer tarsómero del tarso medio, vista posterodorsal. 7. *M. mastigophorus*, carina occipital ausente, vista posterodorsal. 8. *M. basimacula*, simetría relativa del tercer tarsómero del tarso medio, vista posterodorsal. 9. *M. deceptus*, carina occipital presente, vista posterodorsal.

10.



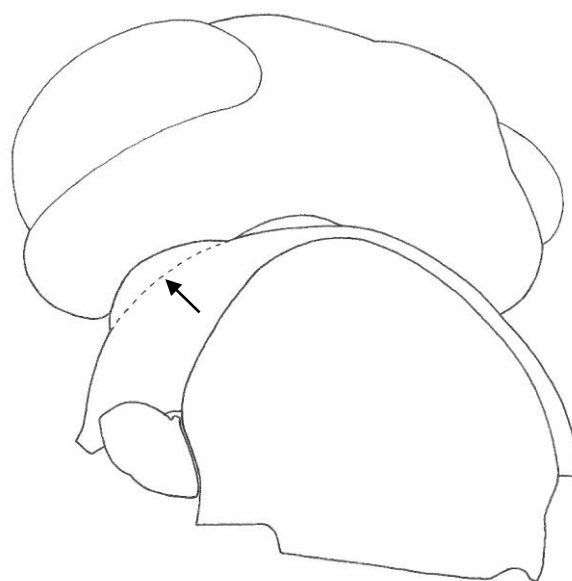
11.



12.

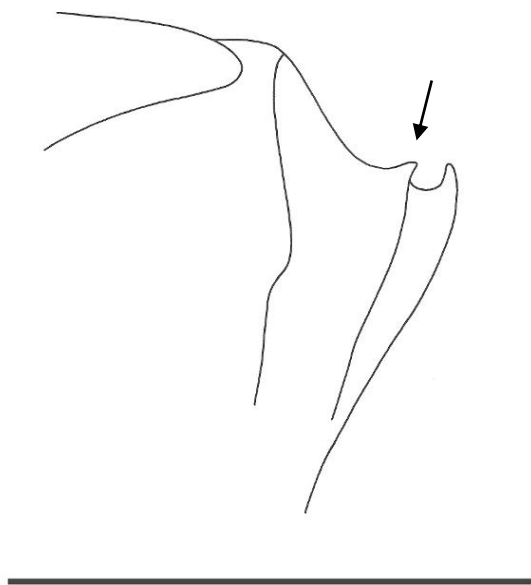


13.

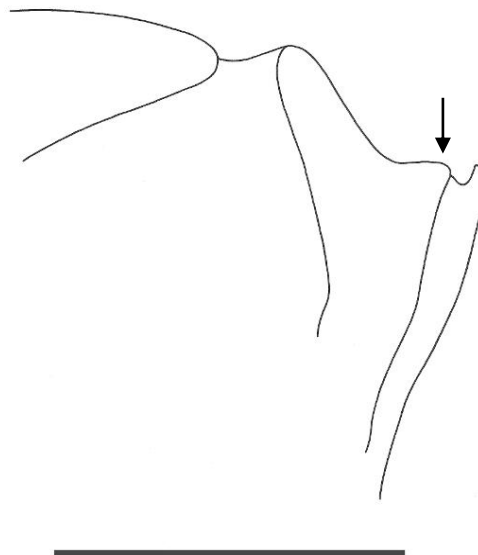


Figuras 10-13. 10. *Mischocyttarus fraudulentus* & 11. *M. pelor*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 12. *M. pallidipectus* & 13. *M. costaricensis*, cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua.

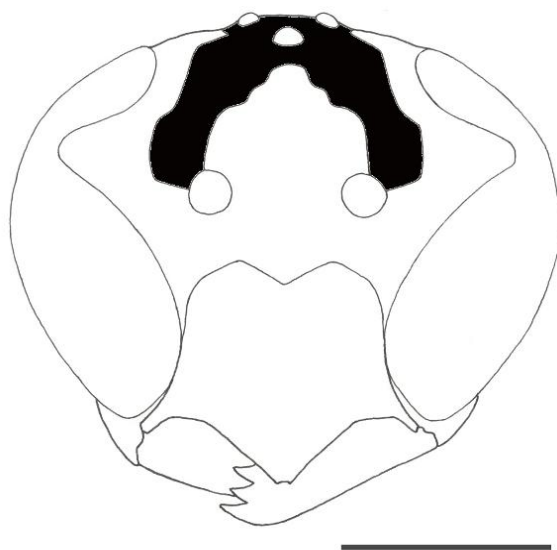
14.



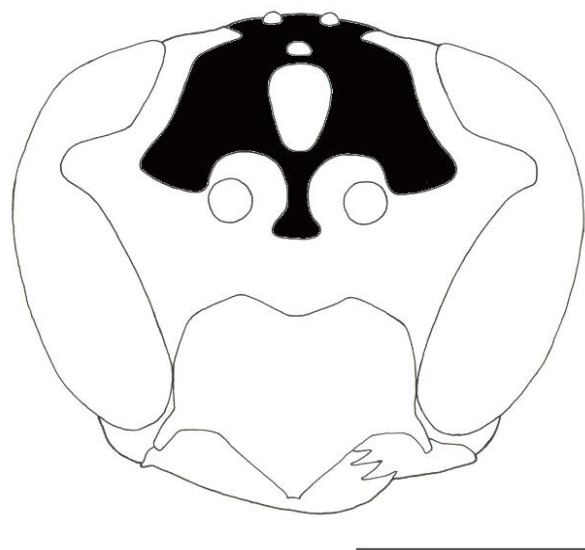
15.



16.

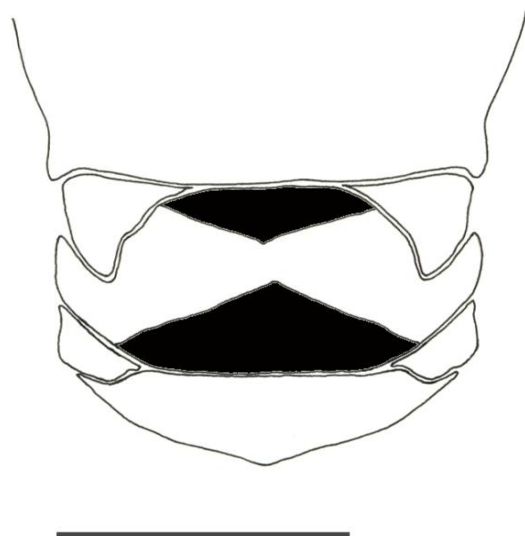


17.

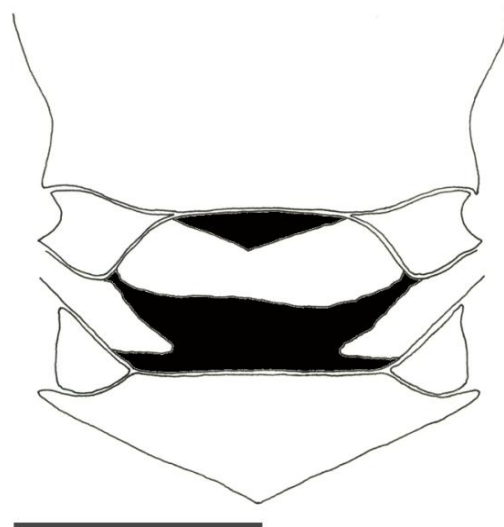


Figuras 14-17. 14. *Mischocyttarus basimacula* & 15. *M. costaricensis*, margen anterior del pronoto, vista lateral. 16. *M. basimacula* & 17. *M. costaricensis*, patrón de coloración de la frente y el vertex, vista anterior.

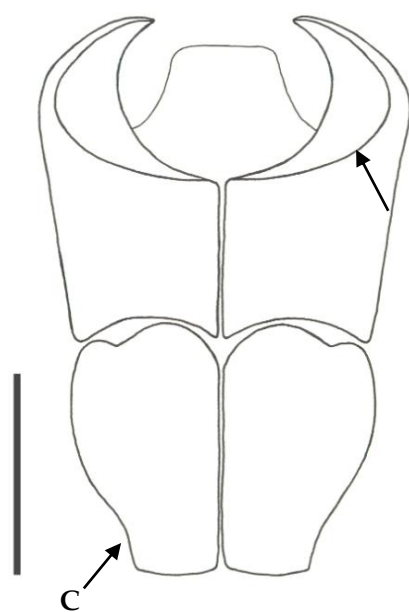
18.



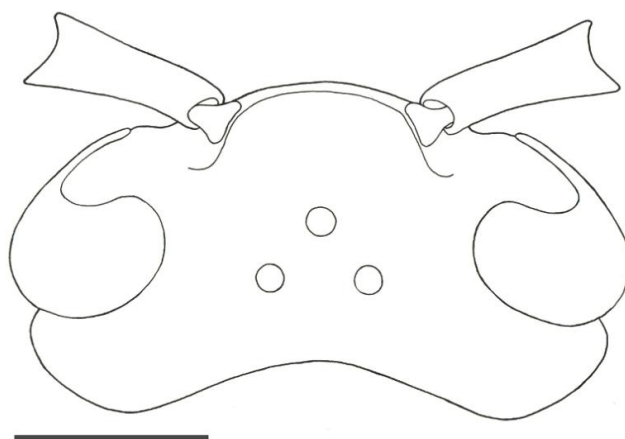
19.



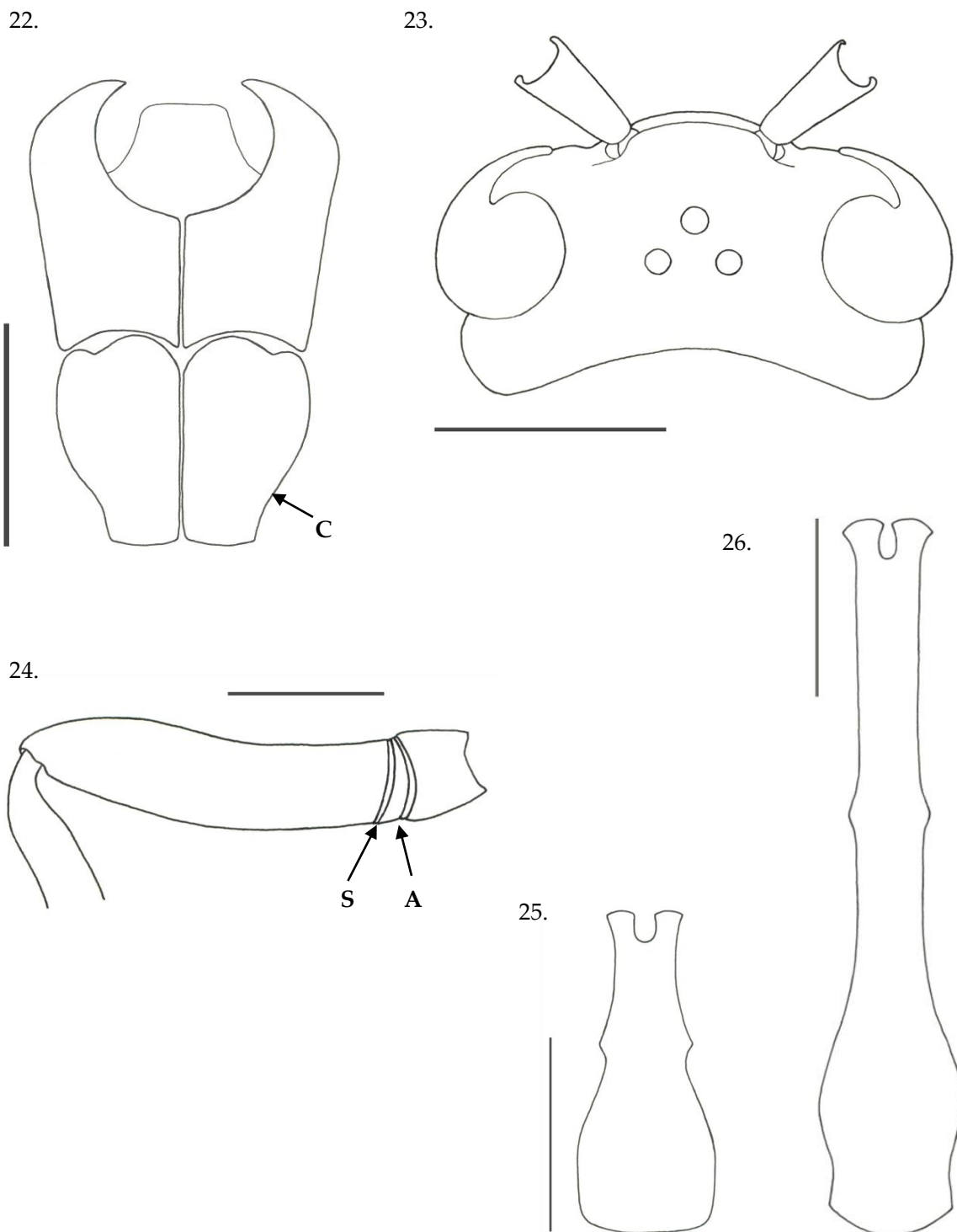
20.



21.

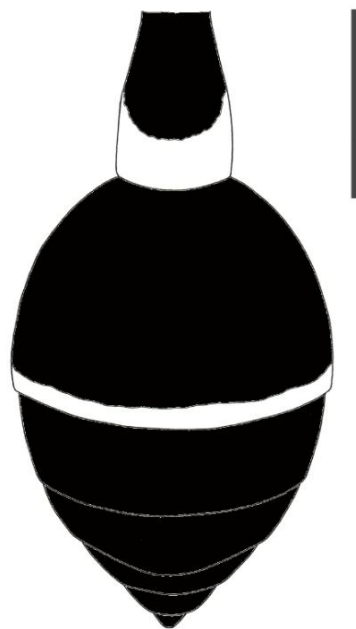


Figuras 18-21. 18. *Mischocyttarus basimacula* & 19. *M. costaricensis*, patrón de coloración del escutelo, vista posterodorsal. 20. *M. deceptus*, proepisterno doblado (C=coxa), vista anteroventral. 21. *M. deceptus*, separación relativa de los ocelos posteriores, vista dorsal.



Figuras 22-26. 22. *Mischocyttarus mastigophorus*, proepisterno no doblado (C=coxa), vista anteroventral. 23. *M. costaricensis*, separación relativa de los ocelos posteriores, vista dorsal. 24. *M. melanarius*, anillo (A) en el extremo basal del fémur anterior (S=surco), vista lateral. 25. *M. carbonarius* & 26. *M. melanarius*, primer tergo metasomal, vista dorsal.

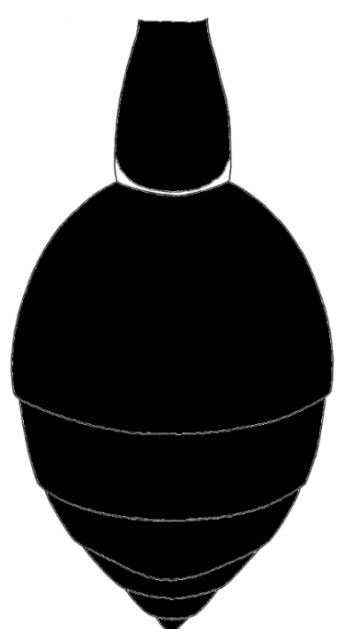
27.



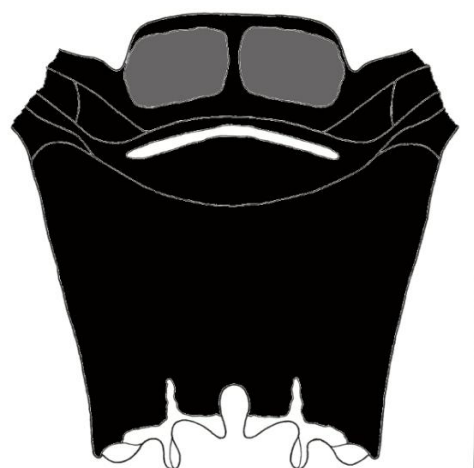
28.



29.



30.

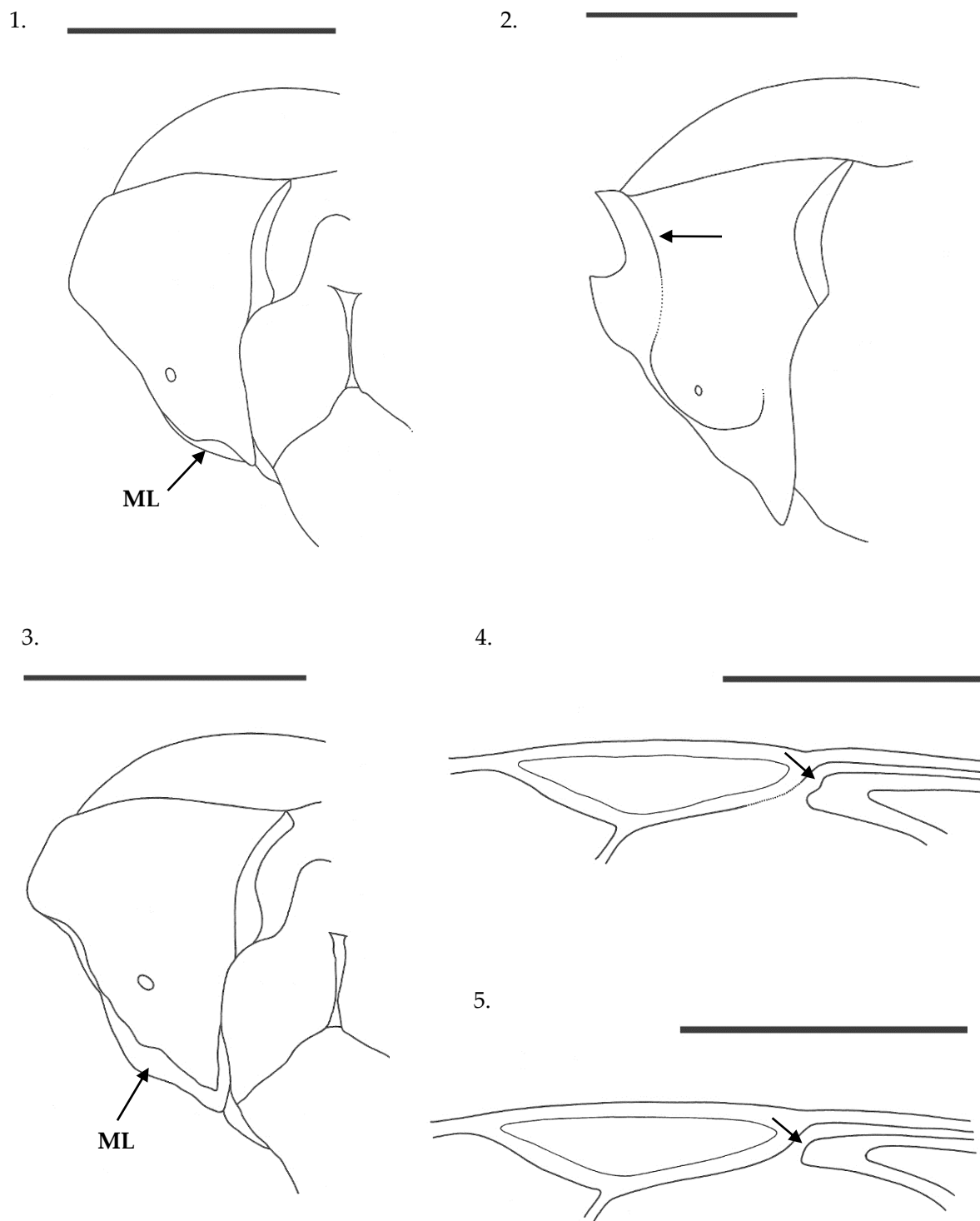


Figuras 27-30. 27. *Mischocyttarus pallidipectus*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 28. *M. pallidipectus*, patrón de coloración del propodeo, el metanoto y el escutelo, vista posterodorsal. 29. *M. mixtus*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal. 30. *M. mixtus*, patrón de coloración del propodeo, el metanoto y el escutelo, vista posterodorsal.

Clave para las especies de *Agelaia* Lepeletier

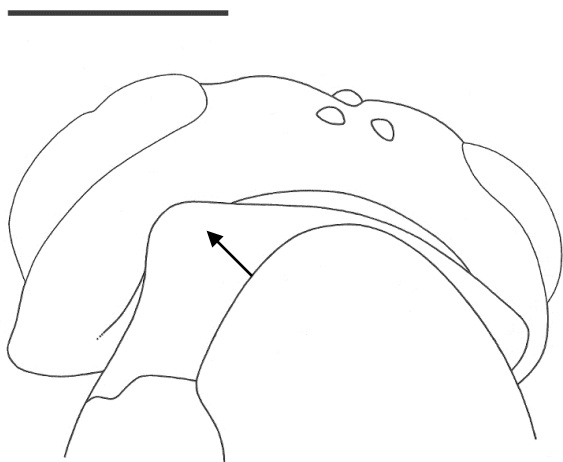
- 1a. Carina pronotal obsoleta o muy débil (Fig. 1). Pterostigma cerca de 1.5-2 veces tan larga como ancha. Espacio malar con un área reticulada, ligeramente cóncava y sin setas.....2
- 1b. Carina pronotal obvia (Fig. 2). Pterostigma casi tan larga como ancha. Espacio malar sin un área cóncava, completamente opaca debido al esculpido fino de la cutícula y a setas dispersas3
- 2a. Margen lateral lamelado del pronoto muy amplio (Fig. 3). Ápice de la pterostigma con una emarginación oblicua al eje principal del ala (Fig. 4).....*pleuralis* Cooper
- 2b. Margen lateral lamelado del pronoto muy estrecho (Fig. 1). Ápice de la pterostigma redondeado, sin una emarginación (Fig. 5).....*cajennensis* (Fabricius)
- 3a. Carina pronotal lobulada en los cuartos laterales (Fig. 6). [Café negruzco, sin manchas amarillas exceto a veces en las patas. Clípeo de la hembra con punturas profundas y dispersas en la mitad dorsal. Lados del tergo 1 divergentes posterior a los espiráculos. Longitud alar de 12.0-18.0 mm].....4
- 3b. Carina pronotal no lobulada en los cuartos laterales (Fig. 7). [Si los tergos 3-6 y los esternos 4-6 son totalmente negros, entonces la longitud alar es menor de 12.0 mm o el tergo 1 es subrectangular posterior a los espiráculos].....5
- 4a. Tibias y tarsos totalmente amarillos.....*angulicollis* (Spinola)
- 4b. Tibias y tarsos negros o café negruzcos. Tibias anteriores y medias del macho a menudo con una raya amarillenta.....*panamaensis* (Cameron)
- 5a. Carina pronotal proyectándose muy fuertemente en frente de la fovea, curvándose alrededor de esta y desvaneciéndose conforme se curva, dejando a la fovea en el fondo de un agujero profundo (Fig. 2). [Café negruzco, con o sin manchas amarillas. Primer tergo metasomal subrectangular posterior a los espiráculos. Longitud alar de 10.15-12.50 mm].....*xanthopus melanotica* Richards
- 5b. Carina pronotal proyectándose débilmente en frente de la fovea.....6
- 6a. Segmentos metasomales 4-6 totalmente negros, cafés o naranja parduzco.....7

- 6b. Segmentos metasomales 4-6 nunca totalmente negros, al menos esterno 4 con alguna mancha amarilla.....8
- 7a. Tergos 1-3 negros, cafés o naranja parduzco, con una banda amarilla apical, y tergo 2 también con una banda amarilla basal (Fig. 8). Longitud alar de 9.8-11.0 mm. Ojos con setas cortas. Borde anterior de la tégula proyectándose hacia adelante, puntiagudo en vista de perfil.....*yepocapa* (Richards) (en parte)
- 7b. Tergos 1-3 naranja parduzco; tergos 2-3 con una banda amarilla apical, y tergo 2 también con una banda amarilla basal (Fig. 9). Longitud alar de 7.35-9.30 mm. Ojos esencialmente desnudos, con algunas setas muy cortas. Borde anterior de la tégula no proyectándose hacia adelante, redondeado u obtuso en vista de perfil.....*melanopyga* Cooper
- 8a. Todos los tergos de color naranja parduzco (tergos posteriores a veces con una sufusión negruzca), sin o con bandas amarillas apicales muy estrechas y casi inconspicuas. Ojos esencialmente desnudos, con algunas setas muy cortas. Longitud alar de 10.0-12.25mm.....*centralis* (Cameron)
- 8b. Tergos negros o café oscuro, al menos tergos 2-3 con una banda amarilla apical. Bandas usualmente muy gruesas, con un grosor igual a 1/6-1/3 de la longitud del tergo. Ojos con setas cortas.....9
- 9a. Carina pronotal proyectándose más conspicuamente a los lados que en el centro (Fig. 10). Válvulas propodeales cortas, con un borde hialino estrecho. Primer tergo metasomal subcuadrado posterior a los espiráculos (obreras y machos) (Fig. 11), o subsésil (reinas). Machos con el margen lateral del clípeo menos sinuoso. Bandas de los tergos usualmente muy gruesas, con un grosor igual a 1/4-1/3 de la longitud del tergo. Longitud alar de 8.5-9.5 mm.....*areata* (Say)
- 9b. Carina pronotal proyectándose más conspicuamente en el centro que a los lados (Fig. 12). Válvulas propodeales largas, con un borde hialino ancho. Primer tergo metasomal largo, subrectangular o con los lados divergentes posterior a los espiráculos (Fig. 13). Machos con el margen lateral del clípeo más sinuoso. Bandas de los tergos usualmente estrechas, con un grosor igual a 1/6-1/5 de la longitud del tergo. Longitud alar de 9.8-11.0 mm.....*yepocapa* (Richards) (en parte)

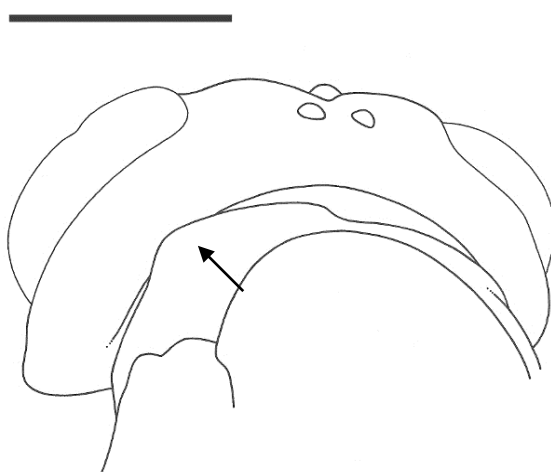


Figuras 1-5. 1. *Agelaia cajennensis*, carina pronotal; margen lateral del pronoto (ML), vista lateral. 2. *A. xanthopus*, carina pronotal, vista lateral. 3. *A. pleuralis*, margen lateral lamelado del pronoto (ML), vista lateral. 4. *A. pleuralis* & 5. *A. cajennensis*, ápice de la pterostigma.

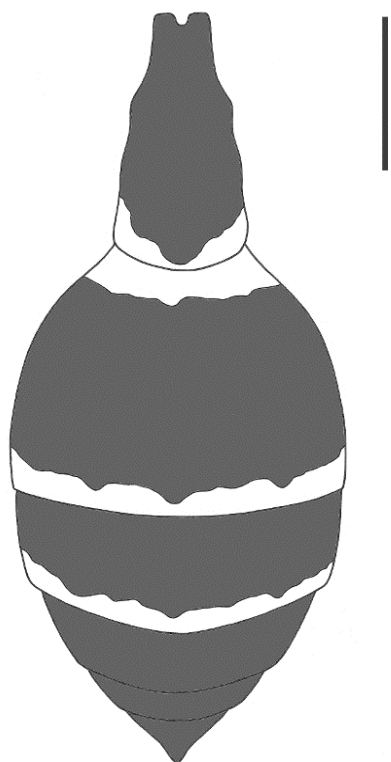
6.



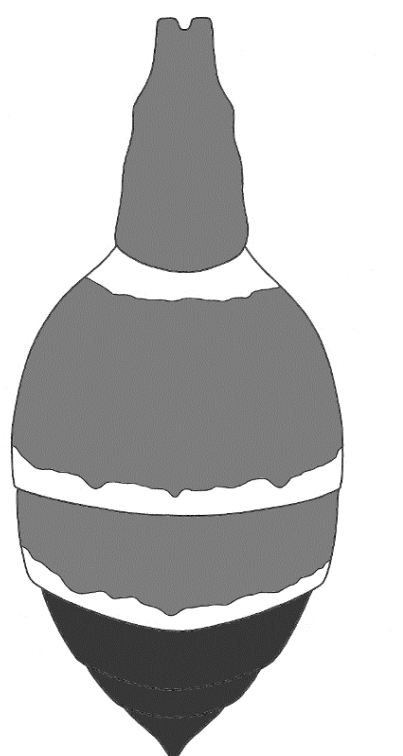
7.



8.

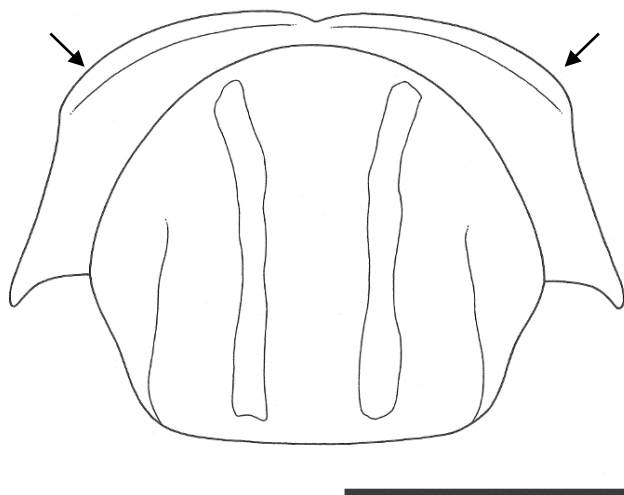


9.

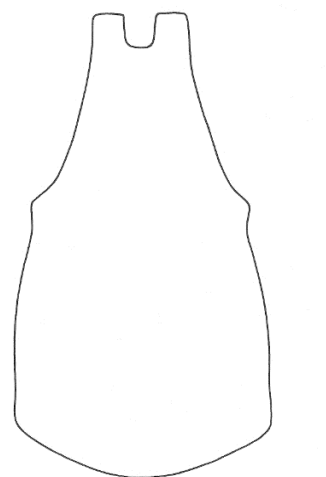


Figuras 6-9. 6. *Agelaia angulicollis* & 7. *A. areata*, cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 8. *A. yepocapa* & 9. *A. melanopyga*, patrón de coloración del metasoma, vista dorsal.

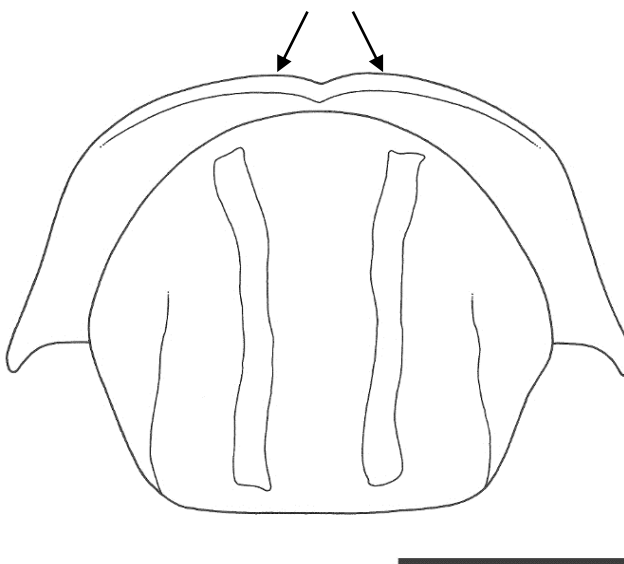
10.



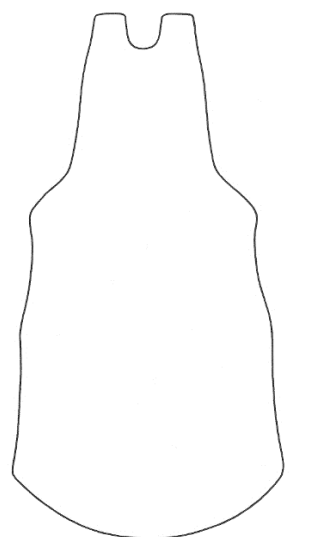
11.



12.



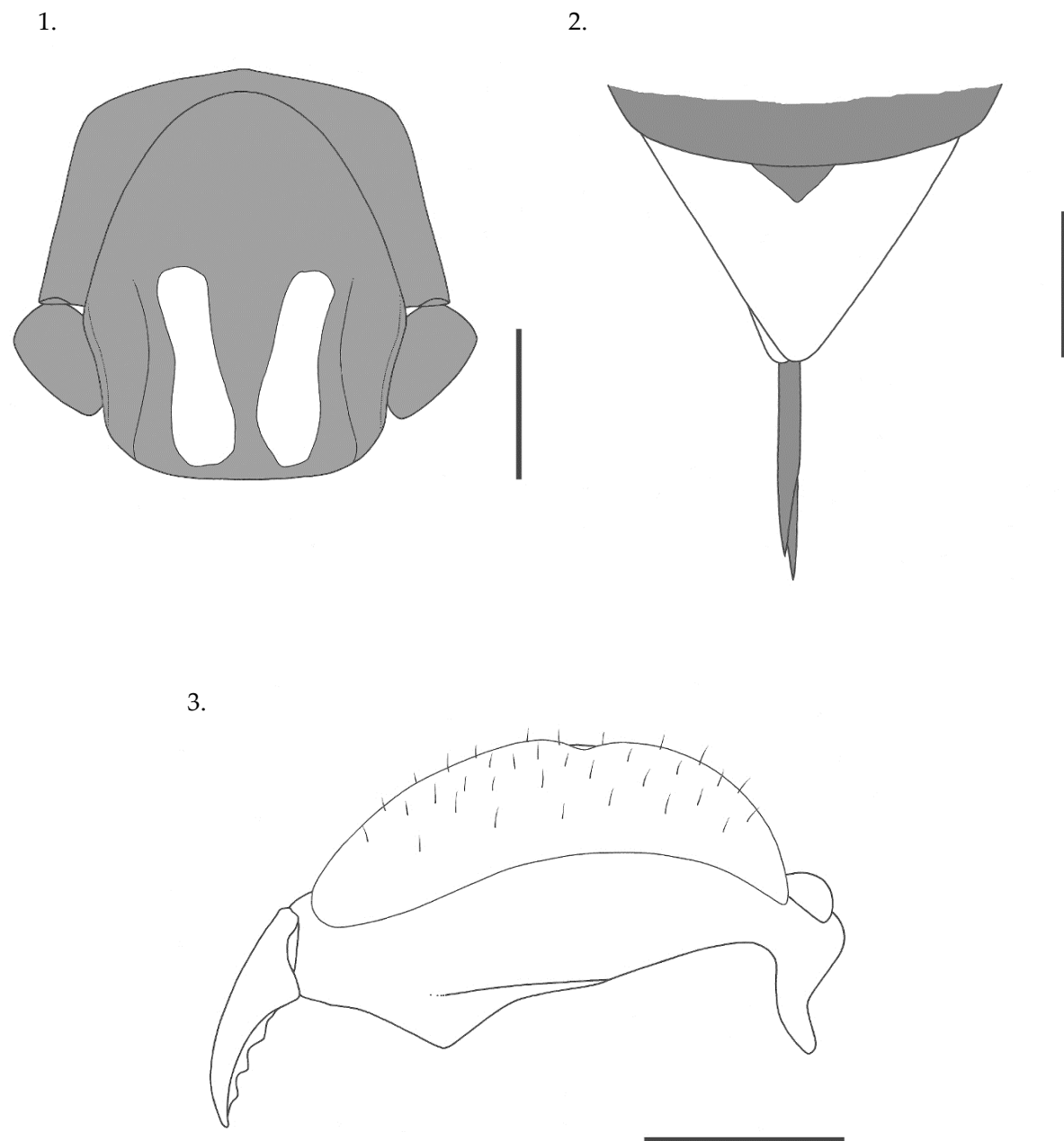
13.



Figuras 10-13. 10. *Agelaia areata*, elevación relativa de la carina pronotal (centro vs lados), vista posterodorsal. 11. *A. areata*, forma del primer tergo metasomal, vista dorsal. 12. *A. yepocapa*, elevación relativa de la carina pronotal (centro vs lados), vista posterodorsal. 13. *A. yepocapa*, forma del primer tergo metasomal, vista dorsal.

Clave para las especies de *Apoica* Lepeletier

- 1a. Tergos con bandas. [Metasoma café claro. Margen distal pálido de los tergos, indistinto en los tergos 2-3, delgado en los tergos 4-5, y tergo 6 totalmente pálido. Escudo café rojizo, café oscuro o negro, siempre con al menos dos rayas pálidas (Fig. 1)].....
.....*strigata* Richards
- 1b. Tergos sin bandas.....2
- 2a. Tergos totalmente blanco o amarillo pálido, sin marcas oscuras.....*pallens* (Fabricius)
- 2b. Tergos de color naranja parduzco, café o café oscuro.....3
- 3a. Sexto tergo metasomal totalmente pálido o con un patrón amarillo apical en forma de V (Fig. 2). Setas prominentes y presentes en toda la superficie del ojo (Fig. 3). Cuerpo casi totalmente naranja parduzco o café, con el metasoma levemente más claro.....
.....*pallida* (Olivier)
- 3b. Sexto tergo metasomal nunca con una intensa coloración pálida, ocasionalmente con una coloración pálida indistinta en el ápice del tergo, pero nunca en forma de V. Superficie del ojo desnuda, o apenas con unas pocas setas presentes. Cuerpo totalmente café oscuro o negro.....*thoracica* du Buysson



Figuras 1-3. 1. *Apoica strigata*, patrón de coloración del escudo, vista dorsal. 2. *A. pallida*, patrón de coloración del sexto tergo metasomal, vista dorsal. 3. *A. pallida*, setas en el ojo, vista ventrolateral.

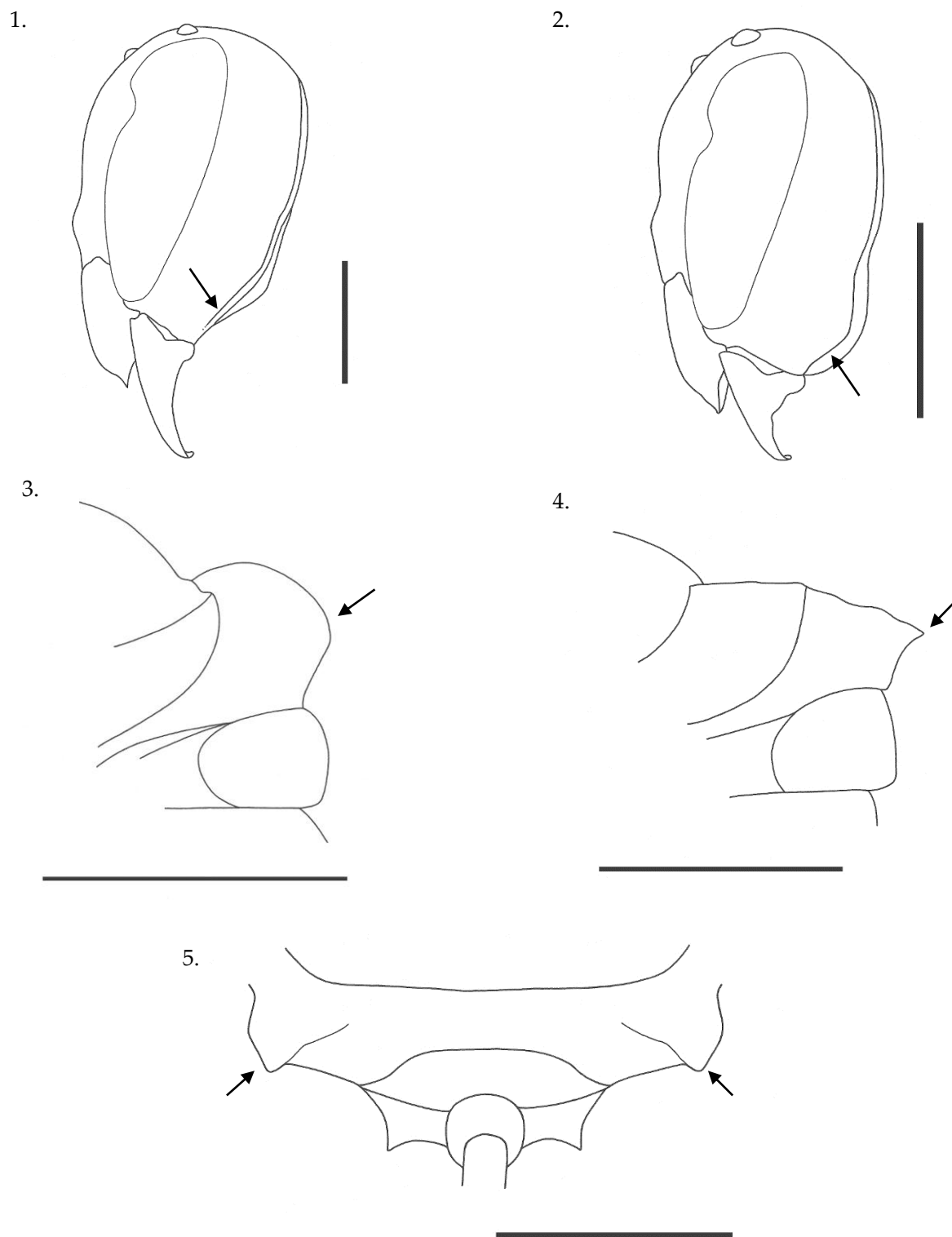
Clave para las especies de *Brachygastra* Perty

- 1a. Carina occipital no siempre completa, nunca más prominente más cerca de las mandíbulas que más cerca del vertex (Fig. 1). Mitad dorsal del clépeo, o a veces más, cubierta por pubescencia adpresa; si la pubescencia cubre menos de la mitad (*B. scutellaris*), entonces el tergo 2 está fuerte y profundamente punteado y la carina pronotal se extiende hasta la esquina ventral.....2
- 1b. Carina occipital siempre completa cerca de las mandíbulas, y a menudo más prominente ahí (forma una especie de lóbulo) que más cerca del vertex (Fig. 2). Únicamente el tercio superior, o menos, del clépeo cubierto por pubescencia adpresa4

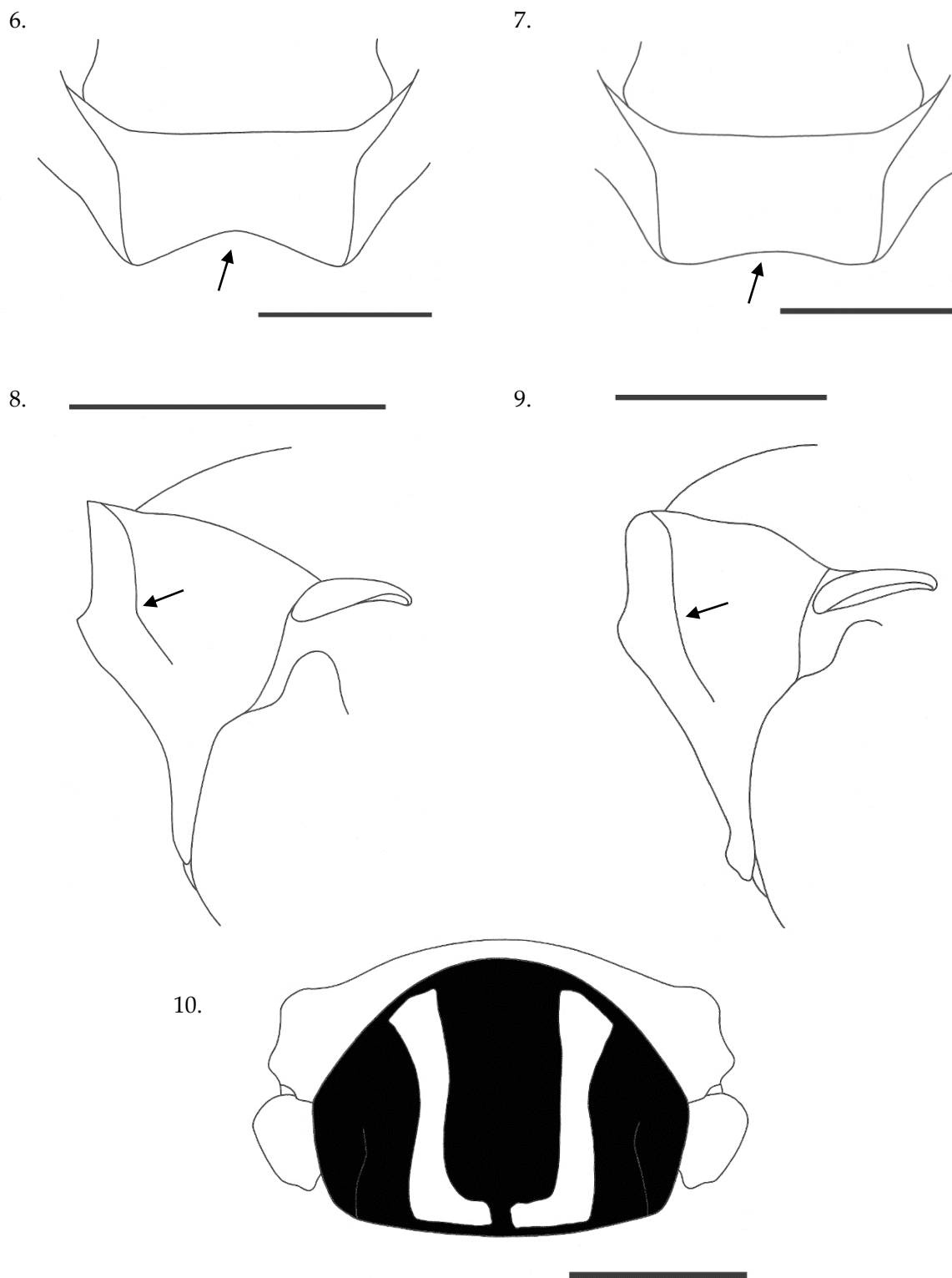
- 2a. Unión de las superficies dorsal y posterior del escutelo redondeada (Fig. 3). Ángulos propodeales, incluso si agudos, nunca proyectándose. [Escutelo y metanoto usualmente amarillos].....*scutellaris* (Fabricius)
- 2b. Unión de las superficies dorsal y posterior del escutelo con un ángulo obvio (Fig. 4). Ángulos propodeales obviamente proyectándose en forma de lamela (Fig. 5). [Segundo tergo metasomal con punturas finas y dispersas].....3

- 3a. Escutelo en vista dorsal usualmente emarginado posteriormente (Fig. 6). Digitus del macho obtuso distalmente en vista lateral.....*lecheguana* (Latreille)
- 3b. Escutelo en vista dorsal no o muy débilmente emarginado posteriormente (Fig. 7). Digitus del macho distalmente puntiagudo en vista lateral.....*mellifica* (Say)

- 4a. Carina pronotal extendiéndose más abajo en los lados del pronoto, y formando un ángulo conspicuamente marcado en el punto donde se curva en dirección posterior (Fig. 8). Cabeza y mesosoma negros, o con la carina pronotal parcialmente amarilla. Área entre los ocelli con un área ovalada, más o menos sin manchas de coloración, en la cual no hay punturas.....*augusti* (de Saussure)
- 4b. Carina pronotal nunca extendiéndose tan abajo en los lados del pronoto, y sin formar un ángulo conforme se curva en dirección posterior (Fig. 9). Cabeza y mesosoma con manchas pálidas. Área entre los ocelli con punturas grandes como las que se encuentran en la frente. Escudo usualmente con rayas (Fig. 10). Segunda tergo metasomal siempre finamente punteado.....*smithii* (de Saussure)



Figuras 1-5. 1. *Brachygastra mellifica* & 2. *B. smithii*, carina occipital, vista lateral. 3. *B. scutellaris* & 4. *B. mellifica*, forma del borde posterior del escutelo, vista lateral. 5. *B. mellifica*, ángulos propodeales, vista dorsal.



Figuras 6-10. 6. *Brachygastra lecheguana* & 7. *B. mellifica*, borde posterior del escutelo, vista dorsal. 8. *B. augusti* & 9. *B. smithii*, carina pronotal, vista lateral. 10. *B. smithii*, patrón de coloración del escudo, vista dorsal.

Clave para las especies de *Epipona* Latreille

- 1a. Carinas de los ángulos propodeales bien desarrolladas (Fig. 1). Primer tergo metasomal con una quilla anterior y dorsolateral más desarrollada y que se extiende al menos hasta la mitad del tergo (Fig. 2). Occipucio excavado. Puntuación del propodeo menos densa, usualmente con conspicuas áreas anterodorsales sin puntuación. Longitud alar de 9.5-10.5 mm. Occipucio del macho con el margen obviamente cóncavo.....*niger* (Brèthes)
- 1b. Carinas de los ángulos propodeales débilmente desarrolladas (Fig. 3). Primer tergo metasomal con una quilla anterior y dorsolateral débilmente desarrollada, que nunca se extiende hasta la mitad del tergo (Fig. 4). Occipucio más redondeado. Puntuación del propodeo más densa, sin conspicuas áreas anterodorsales sin puntuación. Longitud alar de 9.8-10.5 mm. Occipucio del macho con el margen casi recto.....*guerini* (de Saussure)

Clave para las especies de *Synoecca* de Saussure

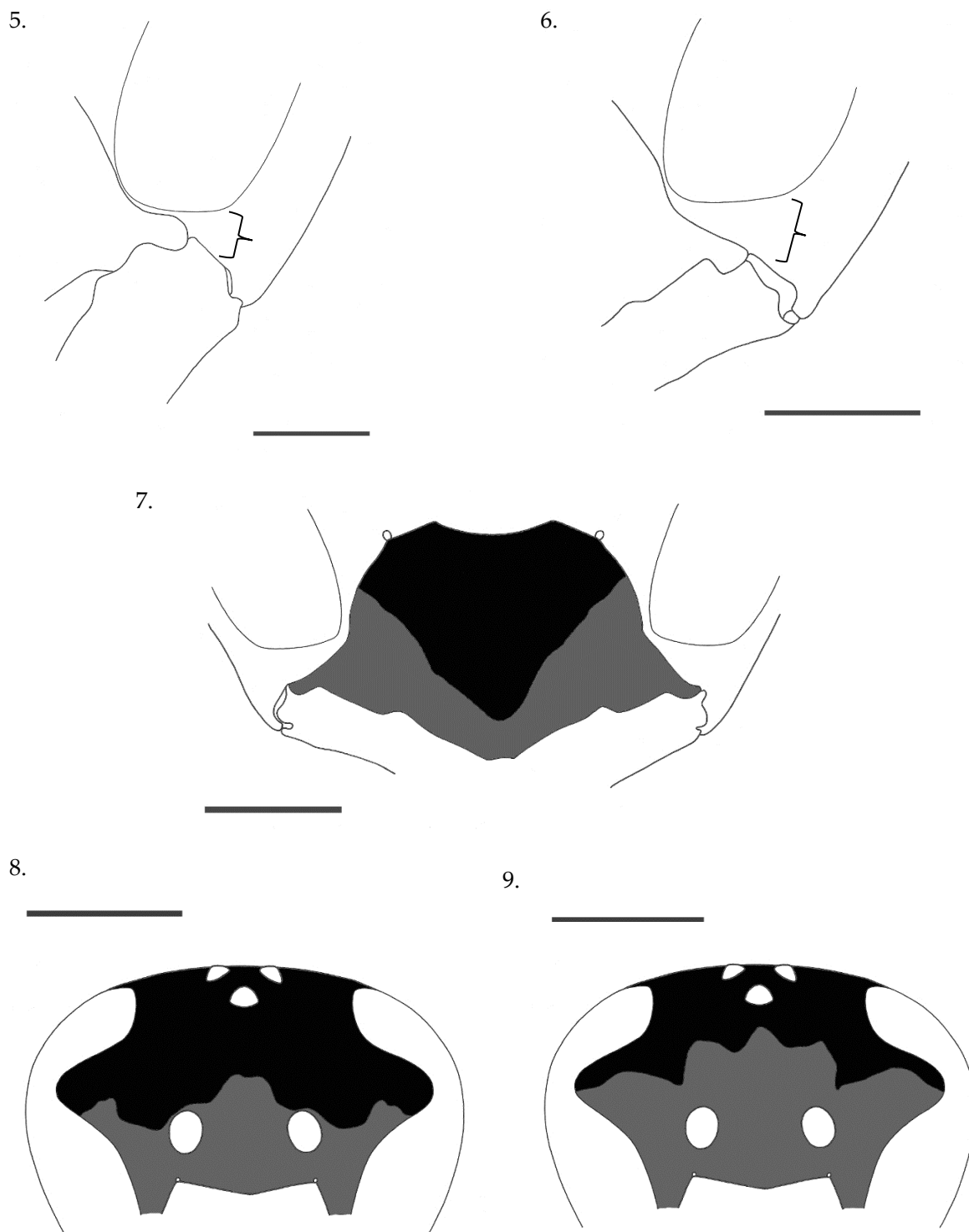
- 1a. Alas hialinas con un tono amarillento o parduzco, con la región costal negruzca. Color base usualmente negro azulado con algunos parches cafés, pero a veces amarillo parduzco o azul y amarillo parduzco. Espacio malar muy pequeño, casi sin extenderse debajo de los ojos (Fig. 5). Gena más estrecha. Superficie del propodeo cubierta por punturas.....*chalibea* de Saussure
- 1b. Alas negruzcas con reflejos metálicos. Color base principalmente negro o azul oscuro. Espacio malar más grande y claramente extendiéndose debajo de los ojos (Fig. 6). Clípeo rojizo, siempre con un área dorsal, más o menos triangular y oscura (Fig. 7). Mandíbulas rojizas. Espacio malar y parte ventral de la gena no más que parcialmente rojizos. Gena más ancha. Ángulos propodeales más o menos estrechamente punteados, pero con áreas sin punturas en los lados y en un área pequeña en el centro del disco.....*septentrionalis* Richards

Clave para las especies de *Chartergellus* Bequaert

- 1a. Clípeo en contacto con los ojos por una distancia igual o mayor que la mitad de la altura del torulus. Frente sin una mancha de tres puntas café rojiza, cuya parte central se extiende apenas por encima del borde de los torulli, lejos del ocelo medio, y cuyos extremos laterales (en el área intraocular, entre los ojos compuestos) no alcanzan el centro del seno ocular (Fig. 8). Gena con una raya ancha y pálida a lo largo de toda su extensión, usualmente con un área roja o negra en su extremo más ventral, la cual usualmente es más ancha que el diámetro del ocelo medio.....*atectus* Richards
- 1b. Clípeo en contacto con los ojos por una distancia menor que la mitad de la altura del torulus. Frente con una mancha de tres puntas café rojiza, cuya punta central se extiende casi hasta el ocelo medio, y cuyos extremos laterales (en el área intraocular, entre los ojos compuestos) alcanza el centro del seno ocular (Fig. 9). Gena con una raya ancha y pálida a lo largo de toda su extensión, usualmente sin un área roja o negra en su extremo más ventral, la cual si está presente no es más ancha que el diámetro del ocelo medio.....*golfitensis* West-Eberhard



Figuras 1-4. 1. *Epipona niger*, carina del ángulo propodeal, vista lateral. 2. *E. niger*, quilla en el primer tergo metasomal, vista dorsolateral. 3. *E. guerini*, carina del ángulo propodeal, vista lateral. 4. *E. guerini*, quilla en el primer tergo metasomal, vista dorsolateral.



Figuras 5-9. 5. *Synoeca chalibea* & 6. *S. septentrionalis*, espacio malar, vista anterior oblicua. 7. *S. septentrionalis*, patrón de coloración del clípeo, vista anterior. 8. *Chartergellus atectus* & 9. *C. golfitensis*, patrón de coloración de la frente, vista anterior.

Clave para las especies de *Metapolybia* Ducke

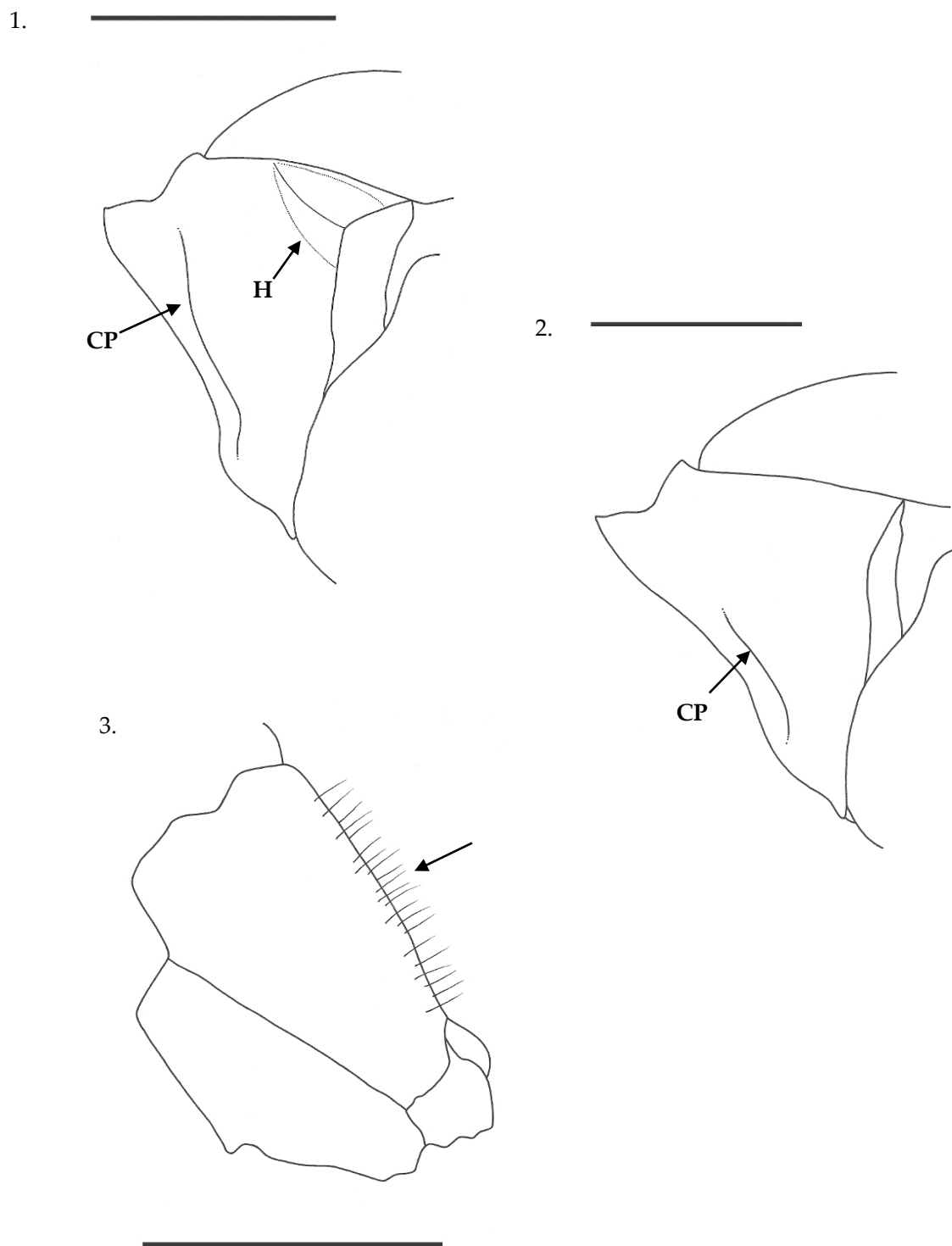
- 1a. Humerus proyectándose obtusamente enfrente de la tégula; carina pronotal relativamente más pronunciada, presente casi a todo lo largo de los lados del pronoto (Fig. 1).....2
- 1b. Humerus plano, apenas proyectándose o sin proyectarse del todo enfrente de la tégula; carina pronotal relativamente más obtusa, presente sólo en la parte inferior de los lados del pronoto (Fig. 2).....4

- 2a. Propodeo con numerosas setas largas (como en Fig. 3), cavidad propodeal obvia, sin estrías. Gena no o muy levemente estrechada en dirección del cóndilo mandibular (como en Fig. 4).....*azteca* Araujo
- 2b. Propodeo con setas conspicuas relativamente dispersas y cortas, cavidad propodeal difícilmente desarrollada, con estrías débiles. Gena obviamente estrechada en dirección del cóndilo mandibular (Fig. 5). [Pronoto, patas y metasoma negros con manchas amarillas menos extensas].....3

- 3a. Carina pronotal en los lados del pronoto, en vista posterior, proyectándose fuerte y agudamente, usualmente negra pero a veces parcialmente amarilla (Fig. 6).....
.....*aztecoides* Richards
- 3b. Carina pronotal en los lados del pronoto, en vista posterior, proyectándose menos fuertemente, menos obviamente aguda o incluso obtusa, a veces incluso desvaneciéndose en un punto de su extensión conforme baja por los lados del pronoto (Fig. 7).....*cingulata* Fabricius

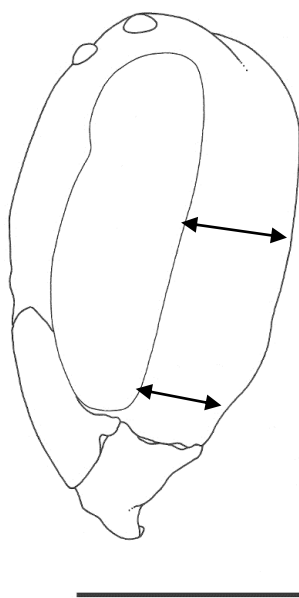
- 4a. Propodeo con numerosas setas largas (Fig. 3), cavidad propodeal obvia, con estrías débiles. Gena no o muy levemente estrechada en dirección del cóndilo mandibular (Fig. 4). Color base café y rojizo.....*mesoamerica* Smethurst & Carpenter
- 4b. Propodeo con setas conspicuas relativamente dispersas y cortas, cavidad propodeal difícilmente desarrollada. Gena obviamente estrechada en dirección del cóndilo mandibular (como en Fig. 5). Color base negro con manchas amarillas menos extensas5

- 5a. Longitud alar de 5.5-7.5 mm, con un promedio de 6.2 mm. Propodeo con estrías débiles, cavidad propodeal más fuerte, sin puntos amarillos. Tergo y esterno 3 con a lo mucho bandas amarillas apicales parciales, tergo y esterno 4 negros. Esculpido más fuerte.....*docilis* Richards
- 5b. Longitud alar de 5.5-6.0 mm. Propodeo sin estrías, cavidad propodeal muy poco profunda, con puntos amarillos. Tergo y esterno 3 con bandas amarillas apicales, tergo y esterno 4 con bandas parciales.....*servilis* Cooper

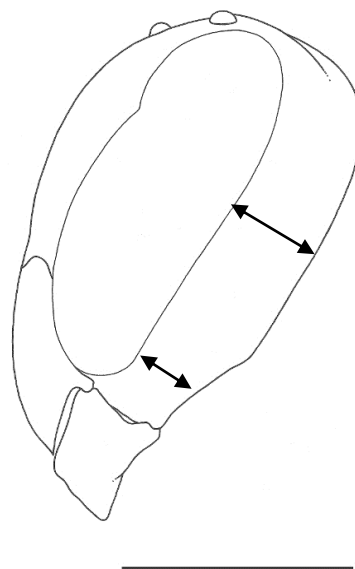


Figuras 1-3. 1. *Metapolybia aztecoides*, carina pronotal (CP) & humerus (H), vista lateral. 2. *M. servilis*, carina pronotal, vista lateral. 3. *M. mesoamerica*, setas en el propodeo, vista lateral.

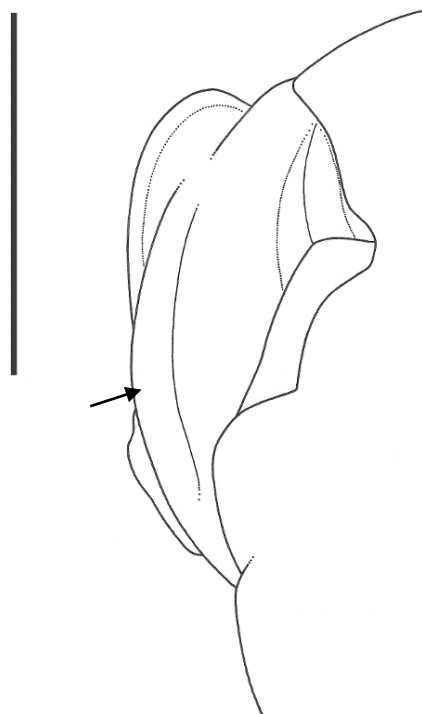
4.



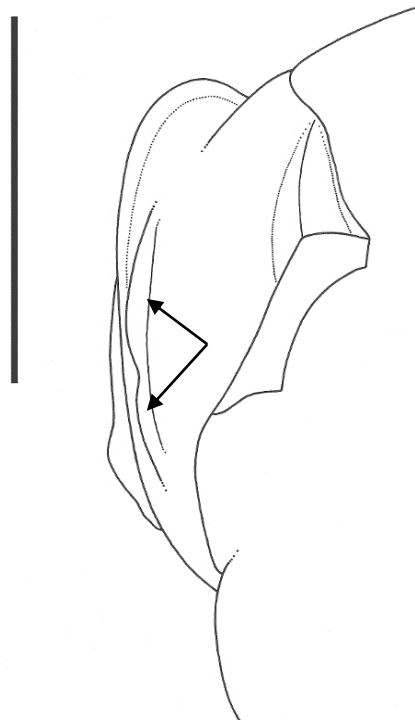
5.



6.



7.

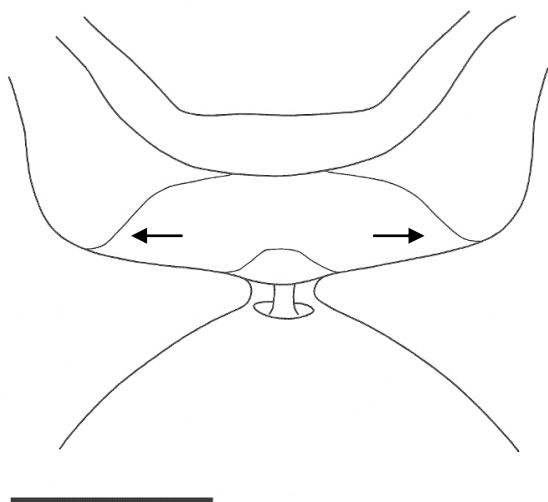


Figuras 4-7. 4. *Metapolybia mesoamerica* & 5. *M. aztecoides*, ancho relativo de la gena, vista lateral. 6. *M. aztecoides* & 7. *M. cingulata*, porción lateral de la carina pronotal, vista posterior oblicua.

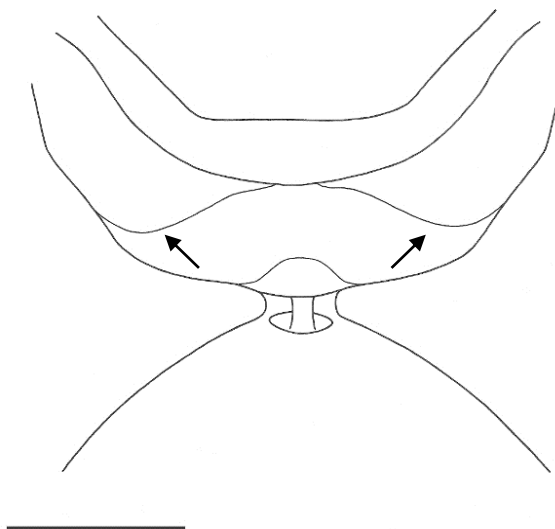
Clave para las especies de *Parachartergus* von Ihering

- 1a. Especie de color negro, ala anterior negra con el tercio distal hialino o blancuzco. Prestigma tan larga como la pterostigma.....2
- 1b. Color base va desde amarillo pálido hasta naranja parduzco, al menos con una marca posterior a los ocelli y mucho del escudo negros. Alas mayormente hialinas o subhialinas: ala anterior con la región costal hasta llegar a la pterostigma, y el margen anterior de la celda basal, con una sufusión que va desde café amarillento a café negruzco. Longitud de la prestigma igual a no más de 3/4 de la longitud de la pterostigma. [Vertex con un área ligeramente levantada y brillante contiguo a los ojos]*smithii* (de Saussure)
- 2a. Ángulos propodeales proyectándose de forma conspicua posteriormente (Fig. 1). Superficie dorsal de la cabeza y del mesosoma casi sin setas largas y conspicuas. Punturas del escudo muy finas y dispersas.....*fraternus* (Gribodo)
- 2b. Ángulos propodeales apenas proyectándose posteriormente (Fig. 2). Superficie dorsal de la cabeza y del mesosoma densamente cubierta con setas largas y conspicuas. Punturas del área del pronoto frente a la tegula y del escudo relativamente profundas y densas.....3
- 3a. Carina pronotal, conforme baja por los lados del pronoto, doblándose conspicuamente en dirección posterior, formando un ángulo de casi 90 grados con la parte dorsal de la carina (Fig. 3).....*apicalis* (Fabricius)
- 3b. Carina pronotal, conforme baja por los lados del pronoto, doblándose oblicuamente y formando un ángulo de 45 grados o menos con la parte dorsal de la carina (Fig. 4).....*aztecus* Willink

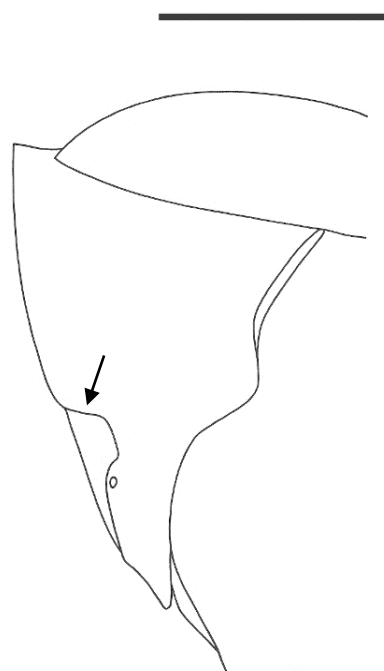
1.



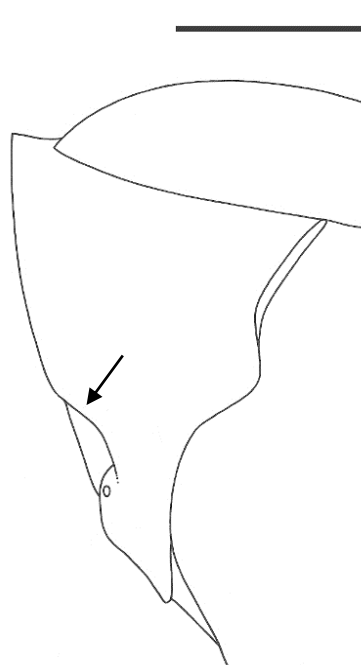
2.



3.



4.



Figuras 1-4. 1. *Parachartergus fraternus* & 2. *P. apicalis*, ángulos propodeales, vista posterodorsal. 3. *P. apicalis* & 4. *P. aztecus*, carina pronotal, vista lateral.

Clave para las especies de *Polybia* Lepeletier

- 1a. Escudo con pubescencia conspicua, adpresa y alargada, y con numerosas setas conspicuas, cortas o largas (Fig. 1). Clípeo en especímenes frescos a menudo con un área claramente desnuda en el margen ventral.....2
- 1b. Escudo con setas adpresas microscópicas o submicroscópicas, y sin, o apenas con unas pocas, setas conspicuas cortas (Fig. 2). Clípeo en especímenes frescos totalmente cubierto por tomentum.....7

- 2a. Propodeo no punteado. Carina occipital ausente.....3
- 2b. Propodeo obviamente punteado (punturas aproximadamente tan profundas como anchas). Carina occipital presente o ausente.....4

- 3a. Pronoto sin vestigios de la carina pronotal (Fig. 3). Segmentos metasomales 1-6 negros con bandas amarillas apicales. Cutícula brillante, y con poca pubescencia adpresa. Clípeo sin pubescencia adpresa. [Nido construido mayormente con barro].....*emaciata* Lucas
- 3b. Carina pronotal bien marcada y aguda (Fig. 4). Segmentos metasomales 2-6 negros. Cutícula sin brillo, aunque casi totalmente cubierta por pubescencia adpresa, la cual brilla según el ángulo de incidencia de la luz. Clípeo en especímenes frescos totalmente cubierto por pubescencia adpresa muy corta. [Nido construido con fibras vegetales]*rejecta* (Fabricius)

- 4a. Carina pronotal ausente. Clípeo con al menos los 3/4 dorsales cubiertos por pubescencia adpresa. [Especie de color negro, flagelo y patas café rojizo. Margen posterior del pronoto amarillo parduzco. Alas hialinas, región costal café oscuro].....*flavincta* Fox
- 4b. Carina pronotal presente lateralmente por una distancia corta (Fig. 5). Clípeo con menos de la mitad dorsal cubierta por pubescencia adpresa.....5

- 5a. Primer tergo metasomal estrecha y fuertemente punteado (punturas tan profundas como anchas). [Cavidad propodeal débil, estrecha y corta. Setas adpresas del escudo cortas o principalmente cortas. Clípeo con el 1/4 dorsal cubierto por pubescencia adpresa, con muchas punturas grandes (aproximadamente tan profundas como anchas). Carina occipital más o menos obvia, al menos a la altura de los ocelos posteriores. Ápice del ala anterior obviamente pálida].....*tinctipennis tinctipennis* Fox

- 5b. Primer tergo metasomal no o dispersamente punteado, y principalmente con punturas finas.....6
- 6a. Celda basal del ala anterior con el extremo apical café oscuro (Fig. 6). Cabeza, mesosoma y propodeo obviamente brillantes, aunque la cabeza y el mesosoma usualmente están finamente reticulados así como punteados. Clípeo sin punturas. Metasoma a lo mucho con una banda blanca apical estrecha en el tergo 1.....*raui raui* Bequaert
- 6b. Celda basal del ala anterior totalmente café oscuro (Fig. 7). , mesosoma y propodeo obviamente opacos o menos brillantes. Clípeo densamente reticulado con punturas poco profundas y dispersas, pero moderadamente grandes. Metasoma sin bandas blancas.....*ignoblis* (Haliday)
- 7a. Escudo con la porción anterior de la lamela posterolateral presente, contigua a la tégula (Fig. 8). Propodeo obviamente punteado. [Carina pronotal presente lateralmente por una distancia corta. Clípeo levemente brillante, densamente reticulado y con punturas dispersas. Carina occipital ausente. Escudo con algunas setas conspicuas muy cortas. Válvulas propodeales ensanchándose desde el extremo anterior. Especie de color negro, margen costal del ala anterior con un estrecho borde negro].....*simillima* Smith
- 7b. Escudo con la porción anterior de la lamela posterolateral ausente (Fig. 9). Propodeo no punteado.....8
- 8a. Válvulas propodeales con la porción apical estrecha y con sus lados paralelos, y con la porción basal fuertemente ensanchada (Fig. 10). Primer tergo metasomal corto, no o muy poco peciolado (Fig. 11). Clípeo en contacto con los ojos por una distancia mayor al diámetro del torulus. Cavidad propodeal ancha pero muy poco profunda.....*bifasciata* de Saussure
- 8b. Válvula propodeal triangular, ensanchándose desde la porción basal (Fig. 12). Primer tergo metasomal obviamente peciolado (Fig. 13). Clípeo en contacto con los ojos por una distancia igual a la mitad del diámetro del torulus. Cavidad propodeal ausente o con vestigios de una cavidad estrecha.....9

- 9a. Ojos con algunas setas conspicuas (Fig. 14). Carina pronotal relativamente bien marcada en los lados, ampliamente interrumpida en el centro. Reticulación más fuerte que en el grupo de *Polybia occidentalis*^A. [Carina occipital presente a la altura de la gena. Escudo, patas y metasoma con muchas setas conspicuas pero muy cortas. Celda marginal en el ala anterior completamente negra, región costal negruzca].....*aequatorialis tristis* Bequaert
- 9b. Ojos sin setas. Carina pronotal ausente o apenas débilmente señalada. Reticulación de la cabeza y el escudo más débil.....10
- 10a. Longitud del primer tergo metasomal igual a no más de una vez y media su anchura (Fig. 13). [Especie de color negro; clípeo, escutelo más o menos, metanoto y propodeo, amarillos. Carina occipital y pronotal presentes, pero débiles o muy débiles, especialmente la última].....*barboursi* Bequaert
- 10b. Longitud del primer tergo metasomal igual a dos veces o más su anchura (Figs. 16-18)....11
- 11a. Carina occipital ausente. Color base café con marcas amarillas. [Ojos a veces con algunas setas cortas dorsalmente].....12
- 11b. Carina occipital presente al menos en el occipucio y cerca del centro de la gena (Fig. 15). Color base negro con marcas amarillas. [Ala anterior con la región costal café negruzca, celda marginal oscurecida. Propodeo siempre opaco y estrechamente reticulado].....14
- 12a. Especies más grandes, con longitud alar de 9.0 mm. Primer tergo metasomal más robusto (Fig. 16). Cavidad propodeal señalada en la parte baja de la superficie posterior, superficie del propodeo brillante. [Anchura de la gena igual a más de la mitad del ojo. Color base café oscuro o claro con muchas marcas amarillas; cuando la cabeza es de color café oscuro, las marcas amarillas posterior a los ocelos se ven como dos puntos transversos. Alas con la celda costa café, celda marginal hialina].....*nidulatrix* Bequaert
- 12b. Especies más pequeñas, con longitud alar de 6.0-7.8 mm. Primer tergo metasomal más esbelto (Figs. 17 & 18). Cavidad propodeal ausente, superficie del propodeo opaca].....13

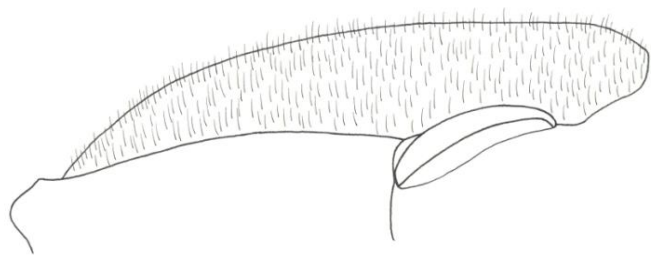
- 13a. Primer tergo metasomal con el área donde está el espiráculo apenas o no sobresaliendo, y sin formar una concavidad posterior (Fig. 17). Color base usualmente café claro con puntos amarillos oblicuos posterior a los ocelos, pero a veces más amarillo, o más uniformemente café, de manera que los puntos no están bien definidos. Pronoto sin vestigios de la carina pronotal.....*bistriata* (Fabricius)
- 13b. Primer tergo metasomal con el área donde está el espiráculo claramente sobresaliendo, y formando una pequeña concavidad posterior (Fig. 18). Color base más pálido, predominantemente amarillo. Pronoto con vestigio de la carina pronotal.....*selvana* Carpenter
- 14a. Tibia y fémur, especialmente en las patas medias y posteriores, usualmente con setas conspicuas, cortas y notorias (Fig. 19). Metanoto usualmente con una depresión longitudinal obvia en el centro del margen anterior (Fig. 20). [Escudo, escutelo y tergos metasomales con setas conspicuas, cortas, y más o menos notorias. Carina occipital bien marcada, gena ancha].....15
- 14b. Tibia y fémur sin setas conspicuas, a lo mucho algunas pocas en la tibia posterior; otras partes raramente con algunas setas. Metanoto sin o con débiles vestigios de una depresión longitudinal en el centro del margen anterior.....16
- 15a. Metanoto y propodeo nunca mayormente amarillo, más bien de color negro. Clípeo opaco, reticulado, usualmente negro, raramente con dos puntos pálidos. Metasoma usualmente con manchas pálidas sólo en el extremo apical del tergo 1 y de los esternos 2 y 3, pero a veces (cerca del 20% de los especímenes) con más bandas (tergos 1-4), o aún más raramente, totalmente negro. Primer tergo metasomal corto y relativamente ancho, pero con los lados no angulados luego del área donde está el espiráculo. Escrobas antenales interrumpidas en el margen ventral.....*parvulina* Richards (en parte)
- 15b. Metanoto normalmente con la mitad anterior amarilla, raramente totalmente amarillo. Propodeo con dos puntos amarillos pequeños (3 especímenes revisados, uno totalmente negro, otro con un punto amarillo y otro con dos puntos amarillos). Clípeo brillante, usualmente amarillo con una línea negra en el centro, aunque ocasionalmente negro con puntos amarillos laterales o negro con el margen ventral amarillo, o raramente totalmente amarillo. Tergos 1-5 normalmente con bandas amarillas apicales, ocasionalmente ausentes en el tergo 5, y muy raramente también ausentes en el tergo 4. Primer tergo metasomal largo pero ancho en el ápice y usualmente un poco angulado en el área donde está el espiráculo. Escrobas antenales más o menos completas o incluso bien marcadas.....*flavifrons hecuba* Richards

- 16a. Propodeo con muy pocas (especialmente en la parte más dorsal) setas conspicuas y con el tomentum menos denso, aunque a veces un poco más denso en *P. diguetana*. Primer esterno metasomal con algunas setas conspicuas. Escrobas antenales interrumpidas. [Gena negra].....17
- 16b. Propodeo con una cantidad notoria de setas conspicuas (Fig. 21) y tomentum más denso. Primer esterno metasomal con muchas setas conspicuas (Fig. 22). Escrobas antenales usualmente completas.....19
- 17a. Longitud alar de 6.5-8.5 mm. Primer tergo metasomal con el ápice unusualmente ancho y los lados redondeados (Fig. 23). Escrobas antenales profundas y anchas en su margen dorsal pero poco profundas en su margen ventral, aunque difícilmente interrumpidas. [Carina pronotal anterior a menudo aguda. Metanoto negro o con manchas amarillas. Propodeo negro o con pequeños puntos amarillos, orificio propodeal con una tendencia a estrecharse dorsalmente. Banda amarilla apical en el tergo 1 raramente muy ancha, raramente con bandas en tergos que no sean el 1 y 2].....*scrobalis surinama* Richards
- 17b. Longitud alar de 7.0-8.0 mm. Primer tergo metasomal con el ápice más estrecho y los lados menos redondeados (Figs. 24 & 25). Escrobas antenales poco profundas y normalmente interrumpidas en su margen ventral (casi completas en algunos especímenes de *P. diguetana*).....18
- 18a. Primer tergo metasomal con el ápice más ancho y corto, con los lados menos paralelos y con la base más esbelta (Fig. 24). Gena más ancha que el ojo a la altura del seno ocular. Escutelo y metanoto amarillo. Escrobas antenales usualmente interrumpidas.....
.....*diguetana* du Buysson (en parte)
- 18b. Primer tergo metasomal muy esbelto, con la porción apical más estrecha y los lados más paralelos (Fig. 25). Gena más estrecha que el ojo a la altura del seno ocular. Escutelo amarillo, o sólo la mitad anterior amarilla, metanoto negro. Banda pronotal, banda de color amarillo en el margen posterior, más o menos ensanchada a los lados. Fovea pronotal con un punto amarillo obvio.....*belemensis brevitarsus* Richards
- 19a. Al menos metasoma con algunas setas cortas y conspicuas. Margen anterior del metanoto con una muesca o impresión (Fig. 20). Escrobas antenales interrumpidas en su margen ventral. [Especie pequeña, a menudo principalmente de color negro, ocasionalmente con numerosas marcas amarillas].....*parvulina* Richards (en parte)

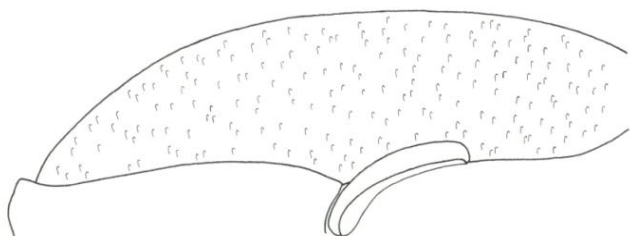
- 19b. Raramente con alguna seta conspicua. Margen anterior del metanoto sin una muesca. Escrobas antenales completas, excepto en algunos especímenes de *P. diguetana*.....20
- 20a. Primer tergo metasomal más estrecho, con los lados más paralelos en su parte posterior (Fig. 24). Escrobas antenales a menudo evanescentes en su margen ventral.....*diguetana* du Buysson (en parte)
- 20b. Primer tergo metasomal más ancho, más divergente en su parte posterior (Fig. 26). Escrobas antenales bien marcadas en toda su extensión.....21
- 21a. Propodeo con dos puntos amarillos (Fig. 27). Clípeo usualmente con puntos amarillos sólo en los lados. Pubescencia del propodeo y del primer segmento metasomal reducida*occidentalis nigratella* du Buysson
- 21b. Propodeo casi siempre con un único punto amarillo. Escutelo y metanoto mayormente amarillos.....*occidentalis bohemani* Holmgren

^A: **Grupo de *Polybia occidentalis*:** *P. occidentalis bohemani*, *P. occidentalis nigratella*, *P. scrobalis surinama*, *P. belemensis brevitarsus*, *P. diguetana*, *P. flavifrons hecuba* & *P. parvulina*.

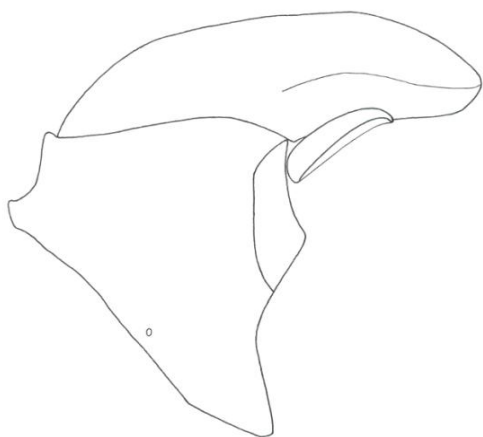
1. _____



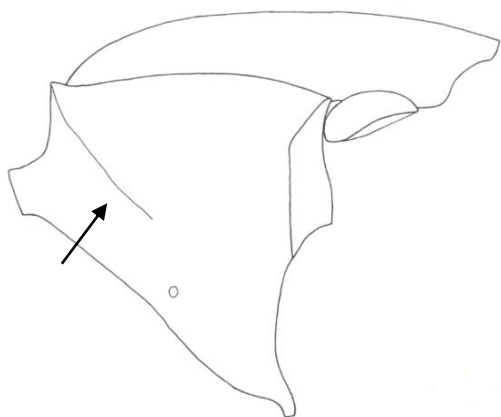
2. _____



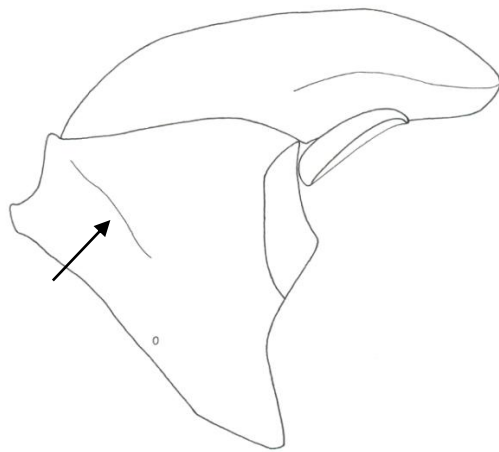
3. _____



4. _____

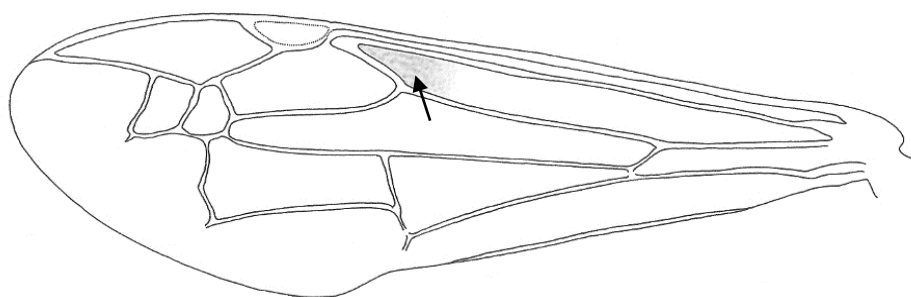


5. _____

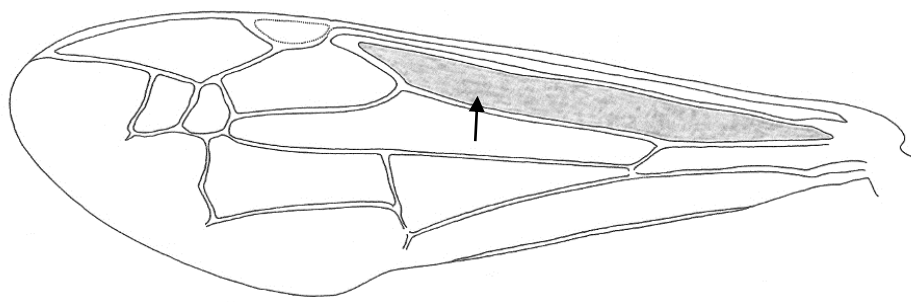


Figuras 1-5. 1. *Polybia emaciata* & 2. *P. aequatorialis tristis*, setas en el escudo, vista lateral. 3. *P. emaciata*, carina pronotal ausente, vista lateral. 4. *P. rejecta* & 5. *P. raui*, carina pronotal, vista lateral.

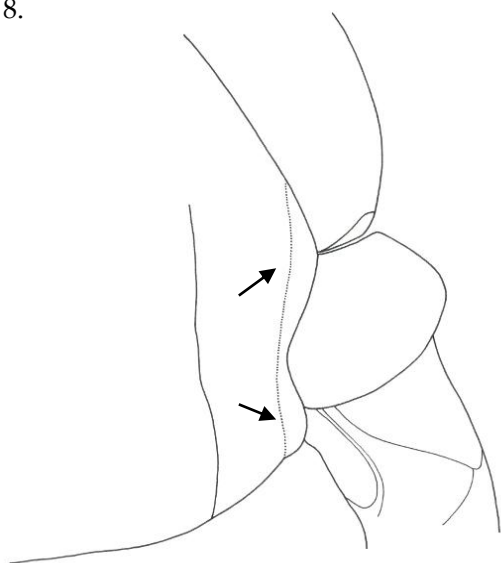
6.



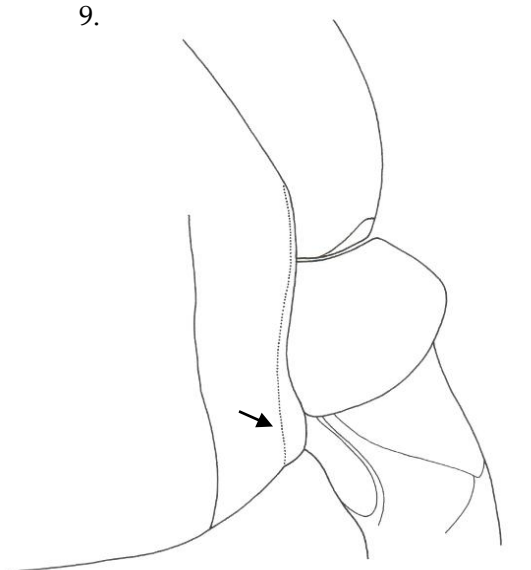
7.



8.

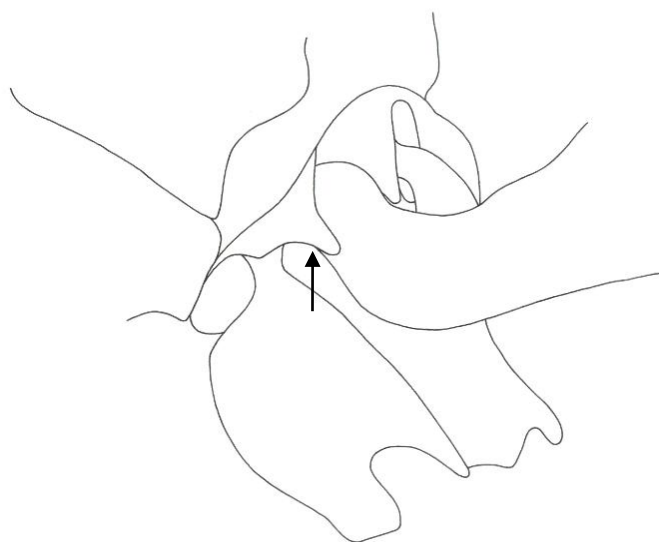


9.

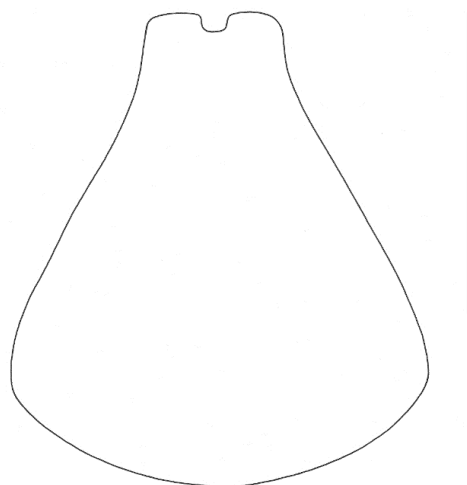


Figuras 6-9. 6. *Polybia raui* & 7. *P. ignobilis*, patrón de coloración de la celda basal del ala anterior. 8. *P. simillima* & 9. *P. aequatorialis tristis*, extensión relativa de la emarginación del escudo, vista dorsal.

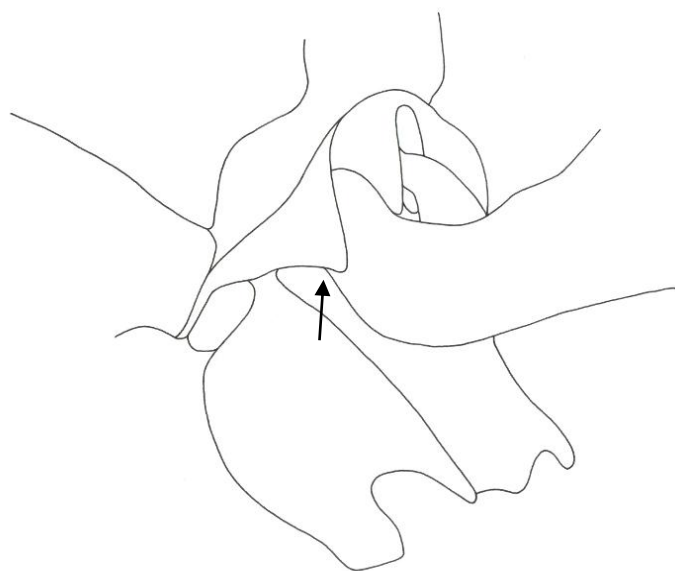
10.



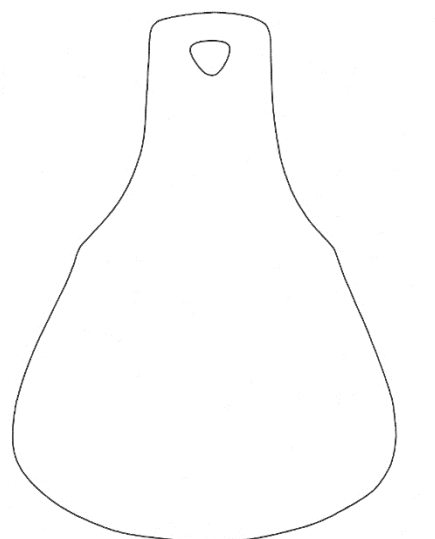
11.



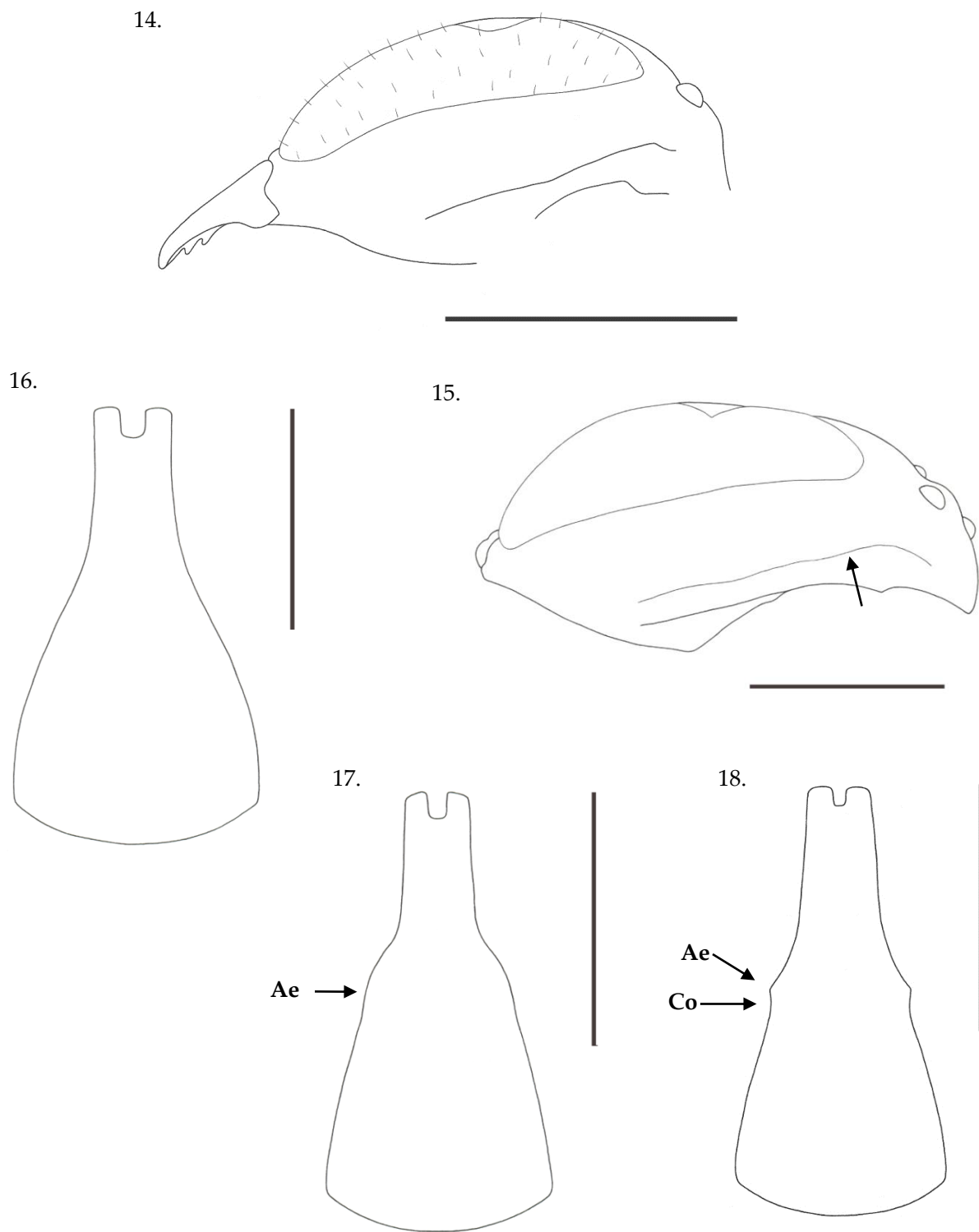
12.



13.

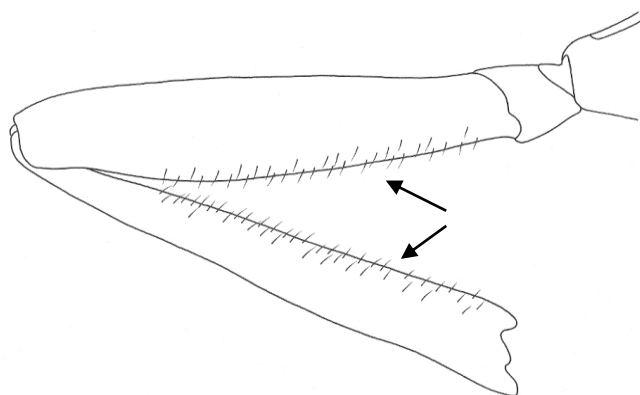


Figuras 10-13. 10. *Polybia bifasciata*, forma de la válvula propodeal, vista posterior oblicua. 11. *P. bifasciata*, primer tergo metasomal, vista dorsal. 12. *P. barbouri*, forma de la válvula propodeal, vista posterior oblicua. 13. *P. barbouri*, primer tergo metasomal, vista dorsal.

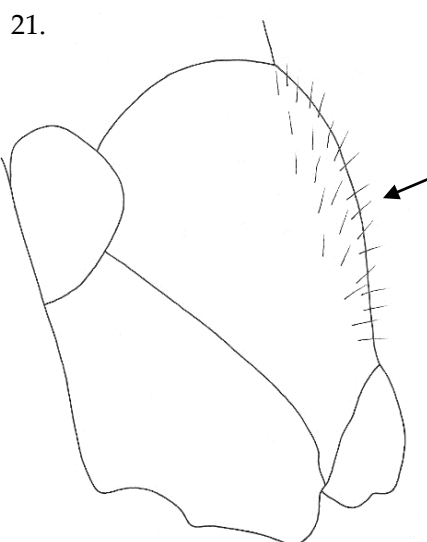
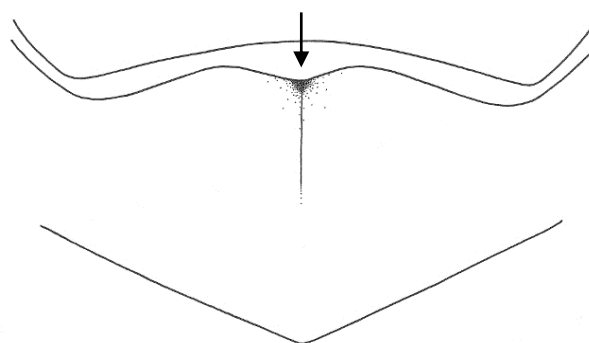


Figuras 14-18. 14. *Polybia aequatorialis tristis*, setas en el ojo, vista ventrolateral view. 15. *P. occidentalis bohemani*, carina occipital, vista posterolateral. 16. *P. nidulatrix*, 17. *P. bistrata* & 18. *P. selvana*, primer tergo metasomal (en 17 & 18, **Ae** = área del espiráculo, **Co** = concavidad), vista view.

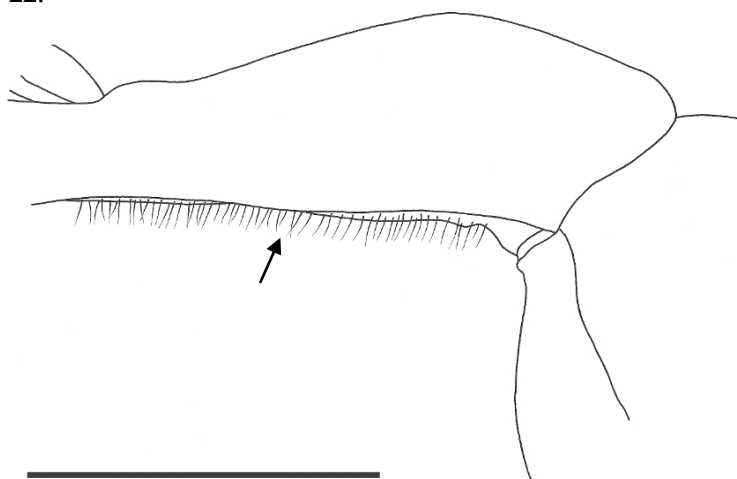
19. 



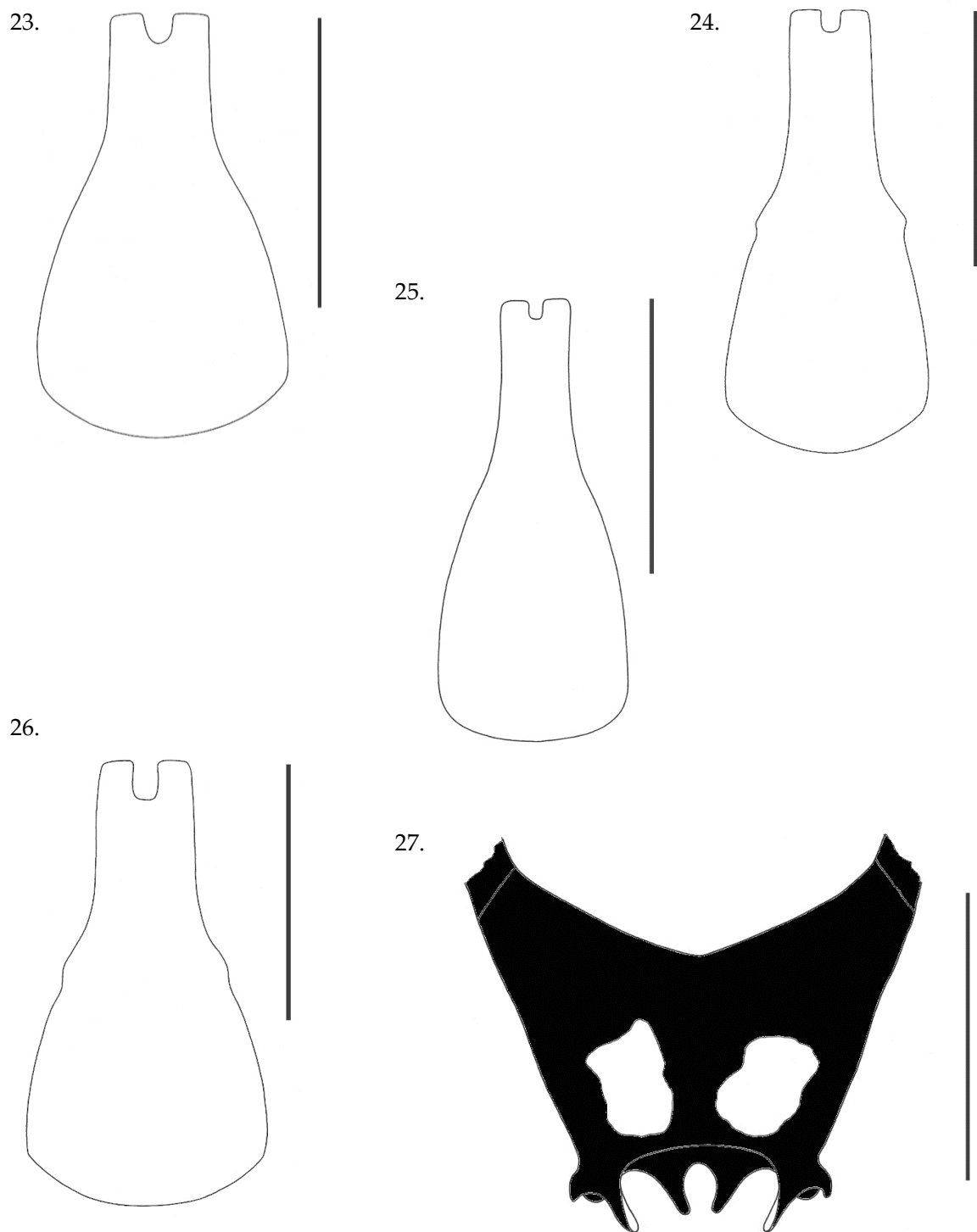
20. 



22.



Figuras 19-22. 19. *Polybia flavifrons hecuba*, setas conspicuas en la tibia y el fémur posteriores, vista lateral. 20. *P. parvulina*, depresión longitudinal en el centro del margen of anterior del metanoto, vista posterodorsal. 21. *P. occidentalis bohemani*, setas conspicuas en el propodeo, vista lateral. 22. *P. occidentalis bohemani*, setas conspicuas en el primer esterno metasomal, vista lateral.



Figuras 23-27. 23. *Polybia scrobalis surinama*, 24. *P. diguetana*, 25. *P. belemensis brevitarsus* & 26. *P. occidentalis bohemani*, primer tergo metasomal, vista dorsal. 27. *P. occidentalis nigratella*, patrón de coloración del propodeo, vista posterodorsal.

Clave para las especies de *Protopolybia* Ducke

- 1a. Anchura de la gena igual, o menos ancha, a 2/3 de la anchura del ojo a la altura del seno ocular (Figs. 1 & 2). Escrobas antenales muy débiles. Metasoma sésil (Fig. 3).....2
- 1b. Anchura de la gena igual a 3/4 de la anchura del ojo a la altura del seno ocular, o tan ancha como el ojo (Fig. 4). Escrobas antenales obvias. Metasoma peciolado (Fig. 5).....4

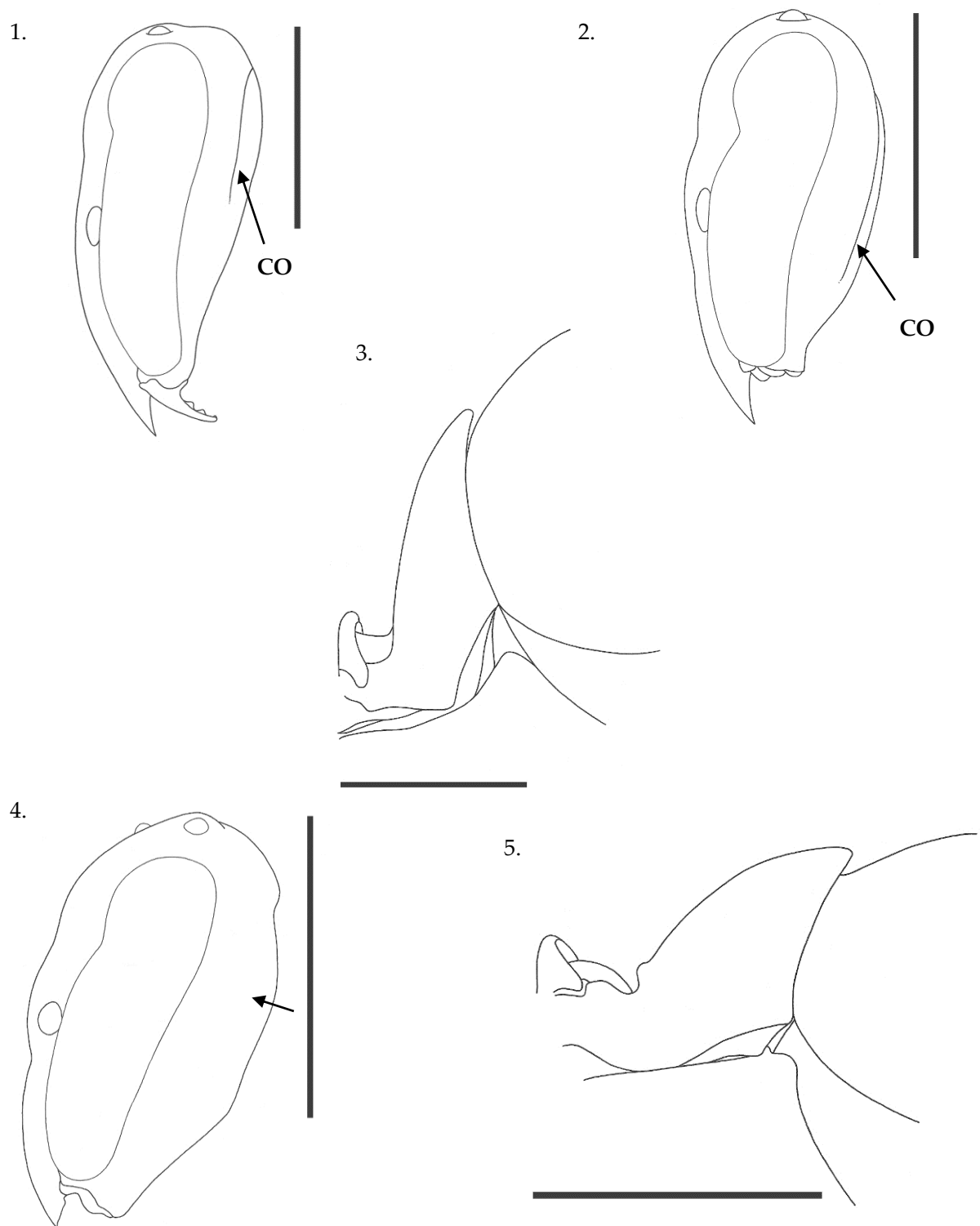
- 2a. Especie de color negro, excepto por los márgenes de la cara y la gena. Carina occipital presente solamente en el tercio superior de la gena (Fig. 1). Longitud del proceso metanotal obviamente igual a más de la mitad de la longitud de la base del metanoto (Fig. 6).....*fuscatus* (Fox)
- 2b. Especie con abundantes manchas amarillas (al menos metasoma con bandas amarillas). Carina occipital presente en los 2/3 superiores de la gena (Fig. 2). Longitud del proceso metanotal igual a menos de la mitad de la longitud de la base del metanoto (Figs. 7 & 8)3

- 3a. Proceso metanotal puntiagudo (Fig. 7). Ángulos propodeales ligeramente más redondeados. Válvulas propodeales estrechas en toda su extensión. Margen posterior del pronoto parcialmente amarillo.....*panamensis* (Zavattari)
- 3b. Proceso metanotal redondeado o truncado (Fig. 8). Ángulos propodeales ligeramente más angulados, proyectándose. Válvulas propodeales un poco más anchas. Margen posterior del pronoto completamente amarillo.....*chartergoides isthmensis* Richards

- 4a. Primer segmento metasomal más largo que ancho (Fig. 9). Cavidad propodeal presente de forma estrecha en la parte posterior del propodeo.....5
- 4b. Primer segmento metasomal más ancho o casi tan ancho como largo (Fig. 10). Cavidad propodeal ausente (parte posterior del propodeo casi plana o con una concavidad amplia y poco profunda).....7

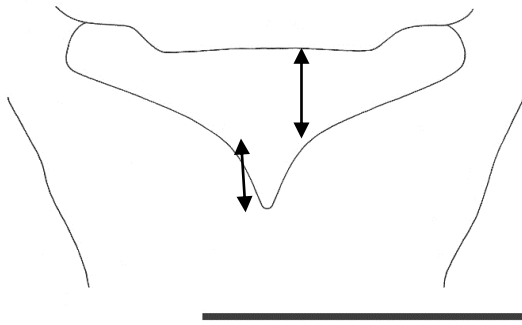
- 5a. Base del primer tergo metasomal con extensiones laterales con forma de ala, peciolo considerablemente más ancho de lo usual en esta parte. Especie de color negro con algunas marcas pálidas, escutelo y metanoto amarillos. Metanoto corto, casi dos veces tan ancho como largo, triangular, ápice del proceso metanotal obtuso, extensión apical reticulada.....*scutellaris* Bequaert

- 5b. Base del primer tergo metasomal sin extensiones laterales con forma de ala. Color base del mesosoma negro, usualmente con extensas manchas amarillas, frente y vertex a menudo con marcas amarillas. Metanoto más largo, no más de una vez y media tan ancho como largo.....6
- 6a. Segundo tergo metasomal basalmente con una banda o dos puntos amarillos (Fig. 11). Escudo con dos rayas amarillas conspicuas (como en Fig. 12).....*exigua exigua* (de Saussure)
- 6b. Segundo tergo metasomal basalmente oscuro. Escudo con, a lo mucho, rayas amarillas débiles e inconspicuas.....*exigua binominata* (Schulz)
- 7a. Vertex y mesosoma opaco, más o menos fuertemente reticulado, punturas a menudo débiles, setas muy cortas. Válvulas propodeales anchas. [Fovea pronotal ancha y profunda. Especie con numerosas manchas amarillas, escudo, escutelo, metanoto y propodeo con manchas amarillas. Metasoma sin punturas, excepto en las partes amarillas de los tergos].....*acutiscutis* (Cameron)
- 7b. Vertex y mesosoma brillando brillantemente a través de las punturas dispersas, no reticulados. Válvulas propodeales estrechas.....8
- 8a. Carina pronotal muy aguda en los cuartos laterales (Fig. 13). [Proceso metanotal liso, tan largo como ancho. Especie pequeña, número de punturas moderado. Especie de color negro, con numerosas manchas amarillas. Escudo con cuatro (raramente con dos) rayas (Fig. 12), escutelo y metanoto con dos puntos amarillos cada uno (Fig. 14). Tergo 2 con una banda apical y tres manchas basales amarillas, y donde la mancha central es piriforme (Fig. 15)].....*wheeleri* Bequaert
- 8b. Carina pronotal nunca tan aguda en los cuartos laterales. Otros caracteres no presentes en combinación.....9
- 9a. Carina pronotal proyectándose notablemente en los cuartos laterales (Fig. 16). Puntuación más débil. Superficie dorsal, incluyendo la cabeza, mesosoma y los primeros dos tergos metasomales, más o menos ferruginosos. Segundo tergo metasomal a veces con puntos amarillos en la base.....*perfulvula* Bequaert
- 9b. Carina pronotal proyectándose muy sutilmente en los cuartos laterales (muy débil, lo menos desarrollado de todas las especies del grupo) (Fig. 17). Puntuación más fuerte. Color base café negruzco o cabeza y mesosoma más o menos ferruginosas ventralmente.....*picteti* (de Saussure)

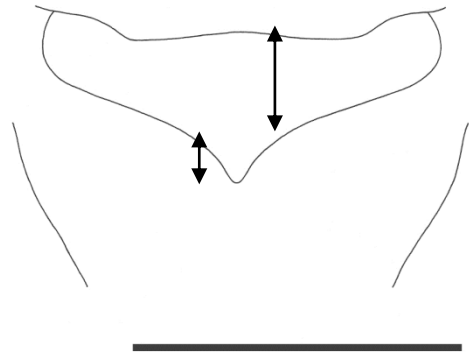


Figuras 1-5. 1. *P. fuscatus* & 2. *P. panamensis*, gena; extensión relativa de la carina occipital (CO), vista lateral. 3. *P. chartergoides isthmensis*, primer tergo metasomal sésil, vista lateral. 4. *Protopolybia acutiscutis*, gena, vista lateral. 5. *P. acutiscutis*, primer tergo metasomal peciolado, vista lateral.

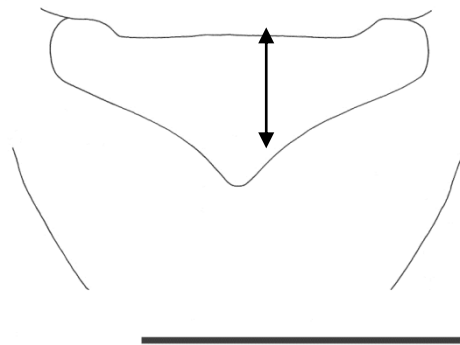
6.



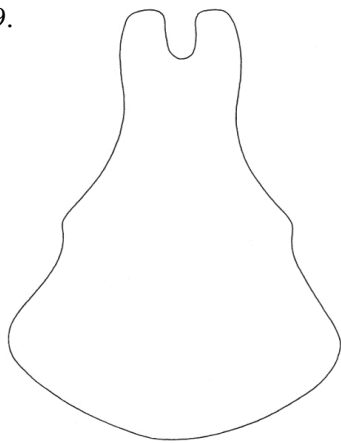
7.



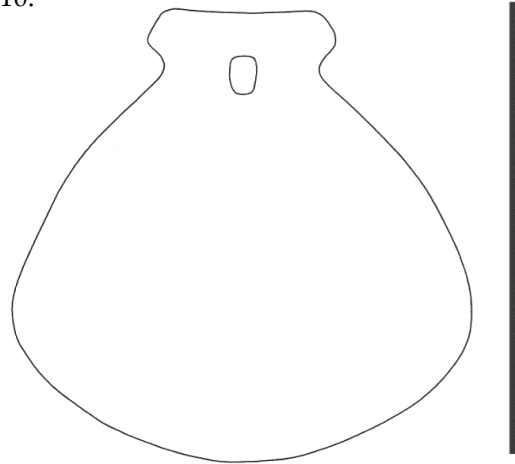
8.



9.

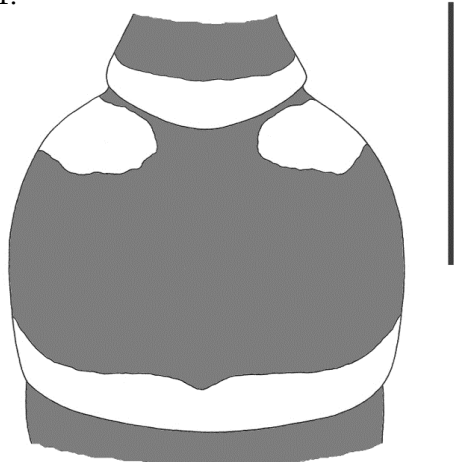


10.

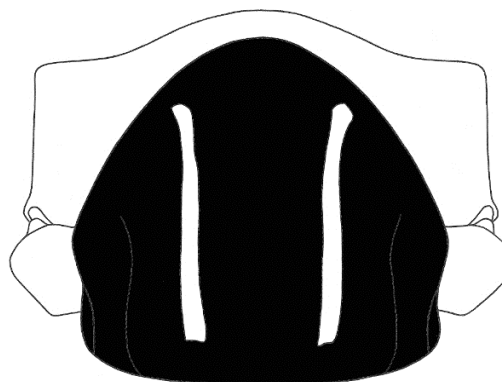


Figuras 6-10. 6. *Protopolybia fuscatus*, 7. *P. panamensis* & 8. *P. chartergoides isthmensis*, proceso metanotal, vista posterodorsal. 9. *P. exigua binominata* & 10. *P. acutiscutis*, primer tergo metasomal, vista dorsal.

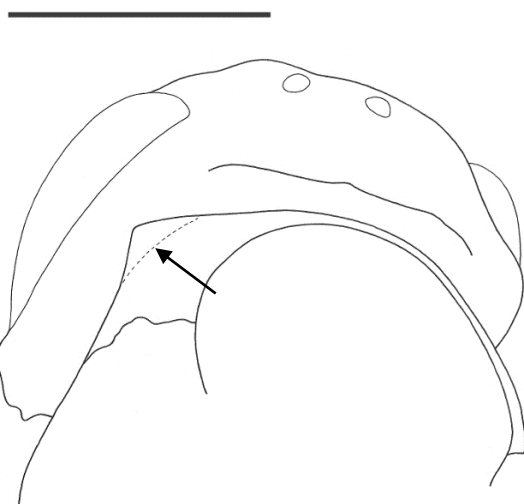
11.



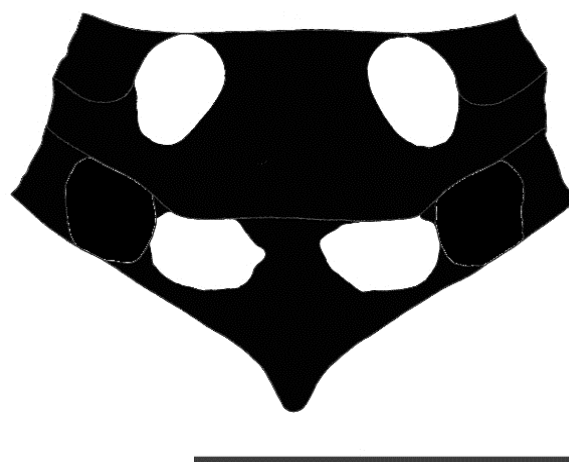
12.



13.

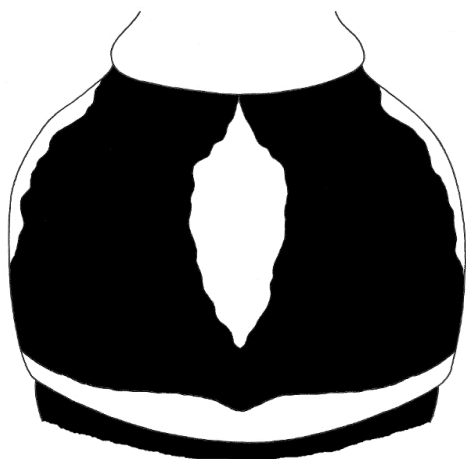


14.

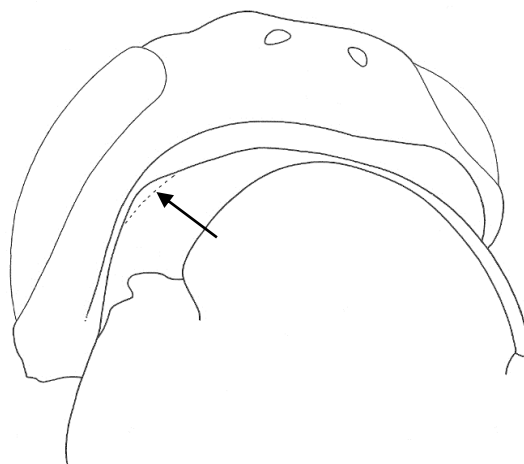


Figuras 11-14. 11. *Protopolybia exigua exigua*, patrón de coloración del segundo tergo metasomal, vista dorsal. 12. *P. wheeleri*, patrón de coloración del escudo, vista dorsal. 13. *P. wheeleri*, cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua. 14. *P. wheeleri*, patrón de coloración del escutelo y del metanoto, vista posterodorsal.

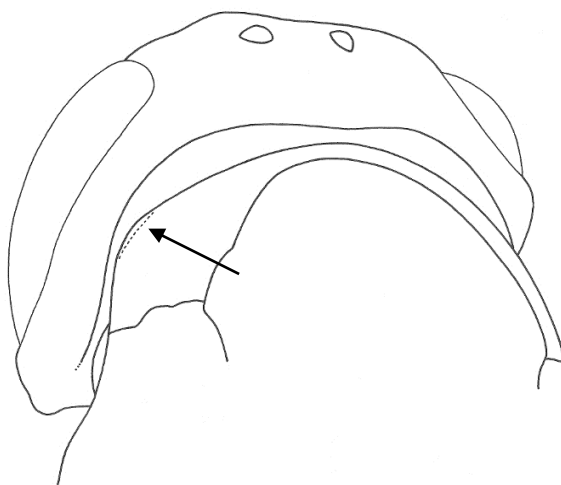
15.



16.



17.



Figuras 15-17. 15. *Protopolybia wheeleri*, patrón de coloración del segundo tergo metasomal, vista dorsal.
16. *P. perfulvula* & 17. *P. picteti*, cuarto lateral de la carina pronotal, vista posterodorsal oblicua.

7. Conclusiones

7.1. Problemas con la Clave

Si bien la mayoría de las especies que aparecen en la clave pueden identificarse de forma relativamente sencilla con práctica y habiéndose familiarizado con los términos, no todas las especies cumplen este requisito. A continuación se detallan tres casos de pares de especies, y de estos en dos resultó imposible distinguir entre las dos especies, mientras que en uno la variabilidad de un carácter puede que permita o no la distinción entre las especies.

I. *Mischocyttarus melanarius* y *M. labiatus*

Este caso constituye el más difícil de resolver en todo el documento, por varias razones. Primero, en la monografía de Richards (1978) no está la descripción de ninguna de las dos especies, por lo cual no fue posible realizar una comparación de múltiples características, como si se hizo por ejemplo en el caso de *Polybia parvulina* y *P. flavifrons hecuba*. Segundo, los dos especímenes que se recibieron como parte de un préstamo del AMNH de *M. labiatus* fueron imposibles de distinguir de los especímenes de *M. melanarius*. La diferencia a la cual se hace referencia en la clave, la altura promedio de la carina pronotal a lo largo de toda su extensión, parecía extenderse fuertemente de lado a lado en ambas especies. Esto podría significar que los especímenes presentes en la colección del museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica son verdaderamente *M. labiatus* (la identificación de dichos especímenes fue realizada por J. M. Carpenter), que la variación en la altura promedio de la carina no es suficientemente conspicua, o que hace falta una revisión más cuidadosa de los especímenes presentes en la colección del INBio, los cuales no fueron revisados en su totalidad y entre los cuales podría haber algún espécimen que calce con lo descrito en la clave.

II. *Metapolybia servilis* y *M. docilis*

Acá, a diferencia del caso anterior, sí se cuenta con la descripción completa de *M. servilis*, y con la descripción de coloración completa y una descripción parcial de la morfología de *M. docilis*, pero aún así no es posible separarlas. De las diferencias aducidas en la clave a ambas especies, dos son características de coloración, las cuales se sabe que pueden variar mucho entre poblaciones, al grado de que incluso existen morfos con coloraciones completamente diferentes como son los casos de *M. mastigophorus* y *M. angulatus*. Las otras características restantes utilizadas en la identificación de estas dos especies de *Metapolybia* son el grado de profundidad de la cavidad propodeal, la presencia de estrías débiles o poco conspicuas, y la longitud alar del ala anterior, y en los tres casos la diferencia parece ser muy pequeña entre ambas especies. Puede ser posible que los especímenes de *M. servilis* del INBio estén mal identificados (todos los especímenes revisados pertenecen a la colección del INBio, 59 en total), pero sin embargo creo que sería importante que se lleve a cabo una revisión del grupo, dado que la separación entre especies con base en características inestables o cuya diferencia es muy sutil, es poco confiable.

III. *Brachygastra lecheguana* y *B. mellifica*

La diferencia entre estas dos especies existe de forma clara en los machos, sin embargo en las hembras, la diferencia que se cita en la clave puede variar. El borde posterior del escutelo en *B. lecheguana* puede que presente la emarginación característica o que sea casi recto, como en *B. mellifica*. En *B. mellifica* la característica también puede variar, pero varía con más frecuencia en *B. lecheguana*. *B. lecheguana* aparece ausente de las listas de especies tanto del Museo de Zoología como de la colección del INBio. Sin embargo en la colección del museo hay un espécimen que, en base al grado de emarginación del escutelo, sin duda alguna se trata de *B. lecheguana*. Creo que al igual que en el primer caso, debe revisarse cuidadosamente la colección del INBio de *B. mellifica*, la cual posiblemente esconda algunos especímenes de *B. lecheguana*, o que incluso se trate de especies cuya separación se asocie con su distribución geográfica (Naumann 1968).

7.2. Posibilidades de especies nuevas en la subfamilia Polistinae para Costa Rica

Para concluir, es necesario hablar sobre la posibilidad de que aún hayan especies nuevas o que aún no se conocen para Costa Rica, que no están incluidas en esta clave. De la revisión realizada tanto de los especímenes del INBio como de la UCR, podemos hablar de al menos un par de especies las cuales no fue posible incluir en esta clave. La primera se conoce desde hace casi 30 años, e incluso tiene asignado un rótulo con su nombre, pero el encargado de describirla ha mostrado negligencia ante dicha tarea. El nombre de esta especie sin describir es *Polybia bribri*, y en esta clave saldría en el punto 18a junto a *P. diguetana*. Se asemeja mucho a esta última, pero algo muy conspicuo es que su color base es café, mientras que el color base de *P. diguetana* es negro.

También se encontró una especie de *Mischocyttarus*, la cual parece salir en esta clave en el paso 22b. Aparte de este dato no se observó más sobre estos especímenes, primero por razones de tiempo. Segundo porque este género es el más diverso de la subfamilia Polistinae (Silveira 2008), por lo cual encontrar la identidad de estos especímenes definitivamente requeriría de una revisión de algún subgénero, lo cual está fuera del alcance de este trabajo. Sin embargo el género *Mischocyttarus* es quizás el género que podría deparar más especies nuevas para el grupo en Costa Rica, sin descartar la probabilidad de que aún hayan especies nuevas o sin reportar para Costa Rica en los otros géneros.

El presente estudio llena un vacío de la historia de la taxonomía de un grupo cuyas perspectivas de estudio son ilimitadas. La importancia de la taxonomía para un buen estudio ocupa el primer lugar de la escala de jerarquía de las herramientas necesarias para una buena investigación: sin ella simplemente la ciencia no existe, dado que lo que sea que se estudie no tiene un organismo de referencia, y por ende el trabajo carece de fundamento. Se espera que a partir de este punto los estudios en los diferentes ámbitos mencionados anteriormente para la subfamilia Polistinae encuentren un punto de apoyo, y que a la vez sirva como un incentivo para que otros investigadores lleven a cabo proyectos similares.

Apéndice 1. Especies de la subfamilia Polistinae para las cuales no se pudo revisar material.

Polistes apicalis

Mischocyttarus alienus

Mischocyttarus fraudulentus

Mischocyttarus nigroclavatus

Mischocyttarus pelor

Brachygastera lecheguana

Metapolybia azteca

Protopolybia scutellaris

Glosario

abreviado : reducción desproporcionada en el tamaño o longitud de una estructura.

Aculeata : grupo de Hymenoptera en el cual el ovipositor se modificó para convertirse en un aguijón.

adpreso : que se apoya o descansa muy cerca de una superficie.

agudo : con un borde delgado o puntiagudo.

ahusado : disminución en el ancho o grosor hacia un extremo; adelgazamiento progresivo en una dirección.

ala anterior : ala que se ancla en el mesotórax; primer par de alas. Véase ala trasera.

ala posterior : ala que se ancla en el metatórax; segundo par de alas. Véase ala anterior.

angulado : que forma un ángulo en el punto donde dos planos de una estructura se encuentran.

ángulos propodeales : proyecciones laterales de la parte anterior del propodeo.

anterior : situado en el frente de; relativo a o hacia la parte delantera del cuerpo.

apical : en, cerca, o relativo al ápice de cualquier estructura.

ápice : extremo terminal de cualquier estructura, hacia su extremo distal. Véase también base.

Apocrita : suborden de Hymenoptera, en el cual el primer segmento del abdomen se fusiona al tórax para formar el propodeo en el adulto, y en el cual la larva es ápoda.

axila : en muchos Apocrita, una de dos placas pequeñas y posterolaterales formadas a partir del mesoescudo, separadas del resto del escudo por la articulación transescutal.

base : la parte de cualquier apéndice o estructura que se encuentra más cercana al cuerpo; en el tórax, la parte más cercana al abdomen; en el abdomen, la parte más cercana al tórax; el punto sobre el cual algo se sostiene.

borde metapleural : borde o margen de la metapleura.

cara : la parte frontal de la cabeza entre el margen de la boca y el ocelo medio.

carina : quilla o borde elevado, no necesariamente agudo o pronunciado.

carina occipital : carina que delimita el occipucio periféricamente.

carina pronotal : carina transversal, en la mitad del pronoto, que separa la porción horizontal posterior que limita con el escutelo del declive anterior a la carina.

carina pronotal anterior : carina que delimita el margen anterior del pronoto. Véase carina pronotal.

cavidad propodeal : cavidad que se forma en la parte media del propodeo, y que puede estar presente a lo largo de toda la extensión longitudinal del propodeo.

celda basal : celda que corre paralela a la celda costal (celda ubicada contigua a la vena costa), terminando en el punto donde se forma la prestigma, y que se encuentra presente tanto en el ala delantera como en el ala trasera.

celda marginal : celda alar apical a la pterostigma; en himenópteros adultos, una o dos celdas radiales cerradas del ala, inmediatamente posteriores o apicales a la pterostigma, y bordeando el margen costal.

clipeco : parte de la cabeza de los insectos debajo de la frente, separada de esta por la sutura epistomal, y que se une al labrum por su parte anterior.

color base : el color principal o base del cuerpo.

completo : entero, sin dividir (p.e. como en la escroba antenal).

comprimido : aplanado por presión lateral.

cóndilo mandibular : proceso que articula la base de la mandíbula a la cabeza.

coriáceo : de textura similar al cuero, con surcos diminutos como la piel humana.

coxa : segmento basal de la pata, mediante la cual esta se articula al tórax.

crenífero : dentado con dientes redondeados.

cuello : región membranosa entre la cabeza y el protórax.

cutícula : secreción de la epidermis, que cubre por completo el cuerpo del insecto.

débil : apenas notorio; no muy marcado o conspicuo.

diámetro del torulus : distancia equivalente al diámetro del torulus.

digitus : en los himenópteros machos, la estructura con forma de dedo, móvil, apical e interna de la volsela.

disco : la superficie superior central de cualquier parte corporal; toda el área dentro de un margen.

disperso : esparcido; diseminado irregularmente y a cierta distancia.

divergente : dicese de dos líneas que avanzan en dos direcciones desde un punto común, de manera que la separación entre ambas aumenta conforme avanzan; que se separa y se aleja de una línea recta.

doblado : vuelto hacia atrás.

dorsal : en o de la superficie funcional superior (aquella opuesta a la superficie que lleva los apéndices torácicos); de los apéndices, la superficie superior cuando el apéndice se encuentra horizontal y completamente extendido.

dorsolateral : en la parte superior y hacia un lado.

ecarinado : falto de o desprovisto de una carina o quilla.

emarginado : con una muesca o ranura en el margin.

emarginación : un corte o concavidad en un borde o margen.

envoltura : cubierta de cartón o cera que rodea o envuelve el nido de un insecto social, especialmente el de las avispas sociales.

epicnemium : en muchos himenópteros adultos, porción del mesepisterno que se ubica anterior al surco epinecmial.

epicranium : la parte superior de la cabeza desde la frente hasta el cuello, incluyendo la gena.

epimerón (epimera) : división posterior de una pleura torácica, marcada anteriormente por el surco pleural.

episterno : esclerito anterior de la pleura, marcado anteriormente por el surco pleural.

esclerito : cualquier placa de la pared del cuerpo delimitada por membranas o suturas.

escrobas antenales : áreas cóncavas (2) ubicadas en la frente, y en donde se alojan los toruli.

escudo : segundo esclerito dorsal del meso y metatórax, siendo la división intermedia del noto.
Véase mesoescudo.

escutelo : división posterior del noto del meso y metatórax.

espacio malar : la distancia más corta entre la base de la mandíbula y el margen ventral del ojo compuesto.

espiráculo : abertura externa del sistema traqueal.

espuela tibial : espuela o espuelas que se originan frecuentemente cerca o en el ápice de la tibia.

esterno : la división ventral, entera, de cualquier segmento.

estrecho : de anchura breve en comparación con su longitud; falta de anchura; constreñido.

estría : en general, cualquier línea impresa longitudinal fina.

evanescente : que se desvanece o esfuma; que desaparece; volverse gradualmente menos.

excavado : superficialmente, con un área huequeada o que presenta una depresión.

expuesto : visible; lo opuesto de oculto.

extendido : que tiene mayor amplitud, tamaño o superficie.

fémur : el tercer y usualmente el más robusto segmento de la pata, articulado al cuerpo mediante el trocánter y la coxa, y que se articula con la tibia en su extremo apical.

ferruginoso : rojo-café herrumbre.

flagelómero : uno de los segmentos del flagelo multianillado de una antena.

flagelo : la tercera parte de la antena después del pedicelo.

fórmula palpal : dos números que indican el número de segmentos de los palpos maxilares y labiales, respectivamente.

fovea : véase fovea pronotal.

fovea pronotal : agujero pequeño y anterolateral del pronoto.

frente : porción superior anterior de la cápsula cefálica, usualmente ubicada entre los toruli y el ocelo medio.

fuerte : bien marcado.

gena : área ubicada entre el ojo compuesto, la carina occipital, el vertex y el margen dorsal de las mandíbulas.

granulado : cubierto con o hecho de granos o gránulos muy pequeños; minuta y densamente verrugoso.

hialino : vidrioso, cristalino, transparente.

humerus (humeri) : hombro (usualmente empleado cuando se hace referencia a la proyección en forma de hombro de la esquina posterior interna del pronoto, justo enfrente de la tégula, o también en referencia a los cuartos laterales de la carina pronotal).

interrumpido : incompleto, dividido; que se interrumpe o debilita en un punto a lo largo de su extensión (p.e. como en la escroba antenal).

lamela : una lámina pequeña; proceso en forma de hoja o placa delgada.

lamelado : en forma de hoja o lámina; compuesto de o cubierto por láminas u hojas delgadas.

lobulado : con lóbulos; dividido por incisiones profundas, undulantes y sucesivas.

lóbulo : proyección o protuberancia redondeada.

lóbulo yugal : lóbulo ubicado en el margen posterior de la base del ala posterior.

manchado : con muchas marcas de color superficiales.

mancha : patrón de color sobre una superficie.

mandíbulas : el primer par de piezas bucales.

margen costal : margen anterior del ala, sea que se encuentre presente la vena costa o no.

marginado : bordeado por un margen elevado o atenuado; con el margen delimitado por un borde plano; con un borde lateral pronunciado o en forma de quilla.

mesepimerón (mesepimera) : véase epimerón.

mesepisterno : véase episterno.

mesoescudo : escudo del mesotórax.

mesonoto : noto del mesotórax.

mesopleura : véase pleura.

mesosoma : división intermedia principal del cuerpo de los insectos, siendo estrictamente equivalente al tórax en muchos insectos, pero incluyendo el propodeo en algunos Apocrita.

metanoto : tergo del metatórax.

metapleuron (metapleura) : pleura del metatórax.

metasoma : división posterior principal del cuerpo de los insectos, siendo estrictamente equivalente al abdomen en muchos insectos, pero siendo equivalente al gáster en Apocrita.

morfo : cualquiera de los genotipos (variaciones individuales) que explican el polimorfismo.

músculo propodeal : músculo que articula el metasoma al tórax, a través del orificio propodeal.

noto : tergo de cualquier segmento torácico, p.e. el pronoto, mesonoto o metanoto.

obtuso : no afilado; cuya punta o borde es romo; a un ángulo mayor que un ángulo recto (90 grados), lo opuesto a agudo.

occipucio : parte posterior del epicranium, ubicada entre el vertex y el cuello.

ocelo : en insectos adultos, ojo simple que consta de una única lente con forma de perla, que puede estar solo o en grupos pequeños.

OOL (distancia ocelar - ocular) : distancia desde el borde externo del ocelo lateral hasta el margen interno del ojo compuesto.

opaco : no brillante, oscuro.

opuesto : que se encuentra ubicado en posición contraria a algo en el otro lado de una línea o plano interpuesto.

órbita facial : el margen o parte que bordea al ojo en su parte interna.

orificio propodeal : en Apocrita, cuenca en el propodeo por la cual se articula el metasoma.

palpo : estructura con forma de dedo, usualmente segmentada y táctil, que nace en la maxila (palpo maxilar) y en el labio (palpo labial).

palpo labial : apéndice del labio de los insectos, que se divide en 1-4 segmentos.

palpo maxilar : apéndice de la maxila de los insectos, que se divide en 1-7 segmentos.

panal : capa de celdas ubicadas una junto a otra en un arreglo regular, característico de los nidos de muchas especies de avispas y abejas eusociales.

peciulado : pedunculado; apoyado sobre un pedúnculo.

peciolo : en Apocrita, el segundo segmento abdominal, generalmente estrecho, posterior al propodeo.

pedicelo (-s) : segundo segmento de la antena de los insectos, la cual soporta el flagelo.

También un pedúnculo o tallo que soporta un órgano u otra estructura.

pedunculado : con un pedúnculo o tallo; con una base estrecha semejante a un tallo; empleado para venas que se fusionan para formar una única vena.

pedúnculo : pedicelo, q.v., de la antena.

pleura : en el tórax de los insectos pterigotos, las esclerotizaciones subcoxales dorsales, anteriores y posteriores de la coxa; la región lateral de cualquier segmento del cuerpo, comúnmente de los segmentos torácicos.

POL (distancia post-ocelar) : distancia entre los márgenes internos de los ocelos posteriores.

posterior : de atrás o trasero; posición opuesta a anterior.

posterolateral : atrás y hacia un lado.

posteromedial : hacia atrás y en el medio.

prestigma : en Vespidae, extensión de la vena Rs hacia la pterostigma.

proceso metanotal : prolongación del margen posterior del metanoto.

proepisterno : episterno del protórax.

pronoto : la parte dorsal y superior del protórax.

pronunciado : afilado en el extremo, terminando en una punta aguda o puntiaguda; a un ángulo menor que un ángulo recto (90 grados), lo opuesto a obtuso.

propleura : pleura del protórax.

propodeo : en Apocrita, primer segmento abdominal, el cual ha pasado a formar parte del mesosoma.

prosoma : división anterior principal del cuerpo de los insectos, siendo equivalente a la cabeza.

pterostigma : celda o mancha pigmentada presente en el margen anterior de las alas anteriores de muchos himenópteros, usualmente cerca o justo detrás del ápica de la vena R₁.

Pterygota : subclase de Insecta que incluye insectos terrestres o acuáticos, ya sean estos alados o secundariamente ápteros.

punteado : compuesto por puntos impresos o punturas finas, semejantes a perforaciones hechas con una aguja.

puntuación : agujeros o depresiones de tamaño variable en la cutícula.

puntura : impresión pequeña en la cutícula, como la que se causaría por una aguja.

pyriforme : con forma de pera.

región costal : en las alas de los insectos, término aplicado de forma laxa al área del ala cercana a la vena costa.

reticulación : impresiones en la cutícula en forma de red o malla.

reticulado : superficialmente con un patrón como de una red o malla; hecho por un entramado de líneas.

seno ocular : parte del ojo compuesto, en su margen interno, que retrocede y forma un seno.

señalado : indicar o hacer referencia hacia la presencia o existencia de.

sésil : adherido o unido, incapaz de moverse de un lugar a otro; unido directamente, sin un pedicelo o pedúnculo, a un sustrato u otro medio

seta : proyección esclerotizada semejante a un pelo, que surge desde una única célula tricógena (célula epidérmica a partir de la cual se produce una seta), y que está rodeada en la base por un pequeño anillo cuticular.

simétrico : desarrollado uniformemente en ambos lados.

sinuoso : cortado en senos; ondulante; aplicado específicamente a bordes y márgenes.

subconfluente : casi continuo o confluyente en los márgenes, encontrándose de vez en cuando, de forma que se produce un patrón o superficie de apariencia continua.

subcuadrado : que parece o se ve como si tuviera cuatro lados.

subrectangular : que parece o se ve como si tuviera la forma de un rectángulo.

subsésil : que parece o se ve como si estuviera unido directamente, sin un pedicelo o pedúnculo.

sufusión : dispersión de una sombra o tono sobre otro.

surco : hendidura, indentación o depresión estrecha en proporción a su longitud.

surco dorsal : surco que va desde el borde más anterior del mesepisterno hasta la escroba episternal en el mesepisterno.

surco epicnemial : en muchos himenópteros adultos, surco que se ubica más o menos paralelo al margen anterior del mesepisterno.

surco pleural : surco externo de la cresta pleural, que separa el episterno del epimerón.

sutura : surco que marca la línea de unión entre dos placas que antes estuvieron separadas.

tarso : segmento de la pata que se articula al ápice de la tibia, que se articula en su ápice al pretarso, y que consiste de uno a cinco tarsómeros.

tarsómero : subdivisión o articulación del tarso, que se numera normalmente del uno al cinco.

tegula : esclerito que descansa sobre la base extrema de la vena costa en el ala anterior, y que está bien desarrollado en Hymenoptera.

tergo : superficie dorsal o superior de cualquier segmento del cuerpo de un insecto, ya sea que este consista de uno o más de un esclerito; el amplio esclerito que abarca la superficie dorsal de cualquier segmento.

terguito : esclerito dorsal o parte de un segmento, especialmente cuando este consiste de un único esclerito.

thyridium (thyridia) : en Aculeata, área más o menos elíptica u oval, que presenta un esculpido diferente, ubicada anteriormente en el tergito abdominal 3, y ocasionalmente también en el tergito 4.

tibia : cuarto segmento de la pata, que se articula basalmente al fémur y apicalmente al tarso.

tomentum : tipo de pubescencia compuesta de setas cortas, lanosas y sin brillo.

torulus (toruli) : fosa basal de la antena.

trocánter : segmento de la pata de los insectos ubicado entre la coxa y el fémur, a menudo dividido, y a menudo fusionado con el fémur.

truncado : cortado de forma que el extremo queda plano, semejante a un corte transversal, sin ningún tipo de punta.

válvulas propodeales : proyecciones esclerotizadas ubicadas en las esquinas posteriores del propodeo.

vena costa : primera vena longitudinal (C) del ala, que corre a lo largo del margen costal y termina antes del ápice alar, y que a menudo se encuentra reducida o ausente en el ala trasera.

ventral : relativo a la superficie inferior del cuerpo.

vertex : parte superior de la cabeza entre los ojos, la frente y el occipucio, anterior a la carina occipital.

volsela : en himenópteros machos, fragmento ventral interno de los parámetros (apéndices pareados que forman una cápsula cónica que contiene partes delicadas de la genitalia).

Literatura citada

- Avise, J.C. & K. Wollenberg. 1997. Phylogenetics and the origin of species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 7748–7755.
- Bequaert, J.C. 1943. Color variation and distribution of *Apoica pallida* (Olivier), a nocturnal neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae). *Transactions of the American Entomological Society* 69: 107-118.
- Bequaert, J.C. 1944. A revision of *Protopolybia* Ducke, a genus of neotropical social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Revista de Entomologia* 15: 97-134.
- Bequaert, J.C. & F.M. Carpenter. 1941. The antiquity of social insects. *Psyche* 48: 50-55.
- Brothers, D.J. 2006. Las familias Vespoideas (exceptuando hormigas y véspidos): Introducción, pp. 567-573.
- Burnham, L. 1978. Survey of social insects in the fossil record. *Psyche* 85: 85-133.
- Carpenter, J.M. 1999. Taxonomic notes on paper wasps (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). *American Museum Novitates* 3259: 1-44.
- Carpenter, J.M. 2004. Synonymy of the genus *Marimbonda* Richards, 1978, with *Leipomeles* Möbius, 1856 (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae), and a new key to the genera of paper wasps of the world. *American Museum Novitates* 3465: 1-16.
- Carpenter, J.M. & J. Kojima. 2002. A new species of paper wasp from Costa Rica (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). *Journal of the New York Entomological Society* 110: 212-223.
- Carpenter, J.M. & A.P. Rasnitsyn. 1990. Mesozoic Vespidae. *Psyche* 97: 1-20.
- Carpenter, J.M. & J.W. Wenzel. 1988. A new species and nest type of *Mischocyttarus* from Costa Rica (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae), with descriptions of nests of three related species. *Psyche* 95: 89-99.
- Carpenter, J.M., J. Kojima & J.W. Wenzel. *Polybia*, paraphyly and Polistine phylogeny. *American Museum Novitates* 3298: 1-24.

- Clapperton, B.K. 1999. Abundance of wasps and prey consumption of paper wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) in northland, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 23: 11-19.
- Cooper, M. 1999. New species of *Metapolybia* Ducke (Hym., Vespidae, Polistinae). *Entomologist's Monthly Magazine* 135: 107-110.
- Cooper, M. 2000. Five new species of *Agelaia* Lepeletier (Hym., Vespidae, Polistinae) with a key to members of the genus, new synonymy and notes. *Entomologist's Monthly Magazine* 136: 177-197.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology, pp. 28-59. En: Otte, D. & J.A. Endler (Eds). 1989. *Speciation and its Consequences*. 692 pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- de Queiroz, K. 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102: 6600-6607.
- Garcete-Barrett, B.R. 1999. Guía ilustrada de las avispa sociales del Paraguay (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). 44 pp. The Natural History Museum, London.
- Gauld, I. D. & P.E. Hanson. 2006. Evolución, clasificación e identificación de los himenópteros: Origen, historia evolutiva y relaciones filogenéticas de Apocrita, pp. 155-157. En: Hanson, P. E. & I. D. Gauld (eds). 2006. *Hymenoptera de la región neotropical*. 994 pp. *Memoirs of the American Entomological institute*, 77.
- Hanson, P. E. & I. D. Gauld. 2006. Prefacio. En: Hanson, P. E. & I. D. Gauld (eds). 2006. *Hymenoptera de la región neotropical*. 994 pp. *Memoirs of the American Entomological institute*, 77.
- Hanson, P. E. & M.J. West-Eberhard. 2006. La biología de los himenópteros: Anidamiento y Sociabilidad, pp. 76-88. En: Hanson, P. E. & I. D. Gauld (eds). 2006. *Hymenoptera de la región neotropical*. 994 pp. *Memoirs of the American Entomological institute*, 77.
- Hermes, M.G. & A. Köhler. 2006. The flower-visiting social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in two areas of Rio Grande do Sul state, southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 50: 268-274.

- Hunt, J.H., R.L. Jeanne & M.G. Keeping. 1995. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal Neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Insectes Sociaux* 42: 223-236.
- Jeanne, R.L. 1991a. The swarm-founding Polistinae, pp. 191-231. En: Ross, K.G. & R.W. Matthews (eds). 1991. *The social biology of wasps*. 678 pp. Cornell University Press, Ithaca.
- Jeanne, R.L. 1991b. Polyethism, pp. 389-425. En: Ross, K.G. & R.W. Matthews (eds). 1991. *The social biology of wasps*. 678 pp. Cornell University Press, Ithaca.
- Jeanne, R.L. 1996. The evolution of exocrine gland function in wasps, pp. 144-160. En: Turillazi, S. & M.J. West-Eberhard (eds). 1996. *Natural history and evolution of paper wasps*. 400 pp. Oxford University Press, Oxford.
- Kumar, A., J.T. Longino, R.K. Colwell & S. O'Donnell. 2008. Elevational patterns of diversity and abundance of eusocial paper wasps (Vespidae) in Costa Rica. *Biotropica* 41: 338-346.
- Letourneau, D.K. & J.C. Choe. 1987. Homopteran attendance by wasps and ants: The stochastic nature of interactions. *Psyche* 94: 81-91.
- Litte, M. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. *Smithsonian Contributions to Zoology* 327: 1-27.
- Mayr, E. 1991. One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. 224 pp. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. 1996. What is a Species, and What is Not? *Philosophy of Science*, 63: 262-277.
- Mayr, E. & P.D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology*. 475 pp. McGraw-Hill, New York.
- Naumann, M.G. 1968. A revision of the genus *Brachygastra* (Hymenoptera: Vespidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 47: 929-1003.
- Noll, F.B., D. Simoes & R. Zucchi. 1997. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding Polistinae wasps: *Agelaia m. multipicta* & *A. p. pallipes* (Hymenoptera Vespidae). *Ethology Ecology & Evolution* 9: 361-372.

- Noll, F.B., J.W. Wenzel & R. Zucchi. 2004. Evolution of caste in neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). *American Museum Novitates* 3467: 1-24.
- O'Donnell, S. 1995. Necrophagy by neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *Biotropica* 27: 133-136.
- O'Donnell, S. 1998. Genetic effects on task performance, but not on age polyethism, in a swarm-founding eusocial wasp. *Animal Behaviour* 55: 417-426.
- O'Donnell, S. & R.L. Jeanne. 1990. Forager specialization and the control of nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 27: 359-364.
- O'Donnell, S., J.H. Hunt & R.L. Jeanne. 1998. Gaster-flagging during colony defense in neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 70: 175-180.
- Pickett, K.M., J.M. Carpenter & W.C. Wheeler. 2006. Systematics of *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae), with a phylogenetic consideration of Hamilton's haplodiploidy hypothesis. *Annales Zoologici Fennici* 43: 390-406.
- Richards, O.W. 1978. The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae. 580 pp. British Museum (Natural History), London.
- Sharkey, M.J. 2007. Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa*, 1668: 521-548.
- Silveira, O.T. 2006. Revision of the subgenus *Kappa* de Saussure de *Mischocyttarus* de Saussure (Hym.; Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). *Zootaxa* 1321: 1-108.
- Silveira, O.T. 2008. Phylogeny of the wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 52: 510-549.
- Smethurst, M.E. & J.M. Carpenter. 1997. A new species of *Metapolybia* Ducke from Central America (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). *Journal of the New York Entomological Society* 105: 180-185.
- Starr, C.K. 1991. The nest as the locus of social life, pp. 520-539. En: Ross, K.G. & R.W. Matthews (Eds). 1991. The social biology of wasps. 678 pp. Cornell University Press, Ithaca.

- van der Vecht, J. 1972. The social wasps (Vespidae) collected in French Guyana by the mission du Muséum National d'Histoire Naturelle with notes on the genus *Apoica* Lepeletier. *Annales de la Société Entomologique de France* 8: 735-743.
- Warkentin, K.M. 2000. Wasp predation and wasp-induced hatching of red-eyed treefrog eggs. *Animal Behaviour* 60: 503-510.
- Wenzel, J.W. 1990. A social wasp's nest from the Cretaceous period, Utah, USA, and its biogeographical significance. *Psyche* 97: 21-29.
- Wenzel, J.W. 1991. Evolution of nest architecture, pp. 480-519. En: Ross, K.G. & R.W. Matthews (Eds). 1991. *The social biology of wasps*. 678 pp. Cornell University Press, Ithaca.
- Wenzel, J.W. 1998. A generic key to the nests of hornets, yellowjackets and paper wasps worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). *American Museum Novitates* 3224: 1-39.
- West-Eberhard, M.J. 1969. *The social biology of Polistine wasps*. Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan, 140: 1-101.
- West-Eberhard, M.J. 1989. Scent-trail diversion, a novel defense against ants by tropical social wasps. *Biotropica* 21: 280-281.
- West-Eberhard, M.J. 2006. Polistine Passions. *Annales Zoologici Fennici* 43: 387-389.
- West-Eberhard, M.J., J.M. Carpenter, L.F.F. Gelin & F.B. Noll. 2010. *Chartergellus golfitensis* West-Eberhard: a new species of Neotropical swarm-founding wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) with notes on the taxonomy of *Chartergellus zonatus* Spinola.
- West-Eberhard, M.J., J.M. Carpenter & P.E. Hanson. 2006. Familia Vespidae, pp. 617-644. En: Hanson, P. E. & I. D. Gauld (eds). 2006. *Hymenoptera de la región neotropical*. 994 pp. *Memoirs of the American Entomological institute*, 77.
- Wheeler, Q.D. 2007. Invertebrate systematics or spineless taxonomy?, pp. 11-18. En: Zhang, Z.-Q. & W.A. Shear (Eds). 2007. *Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*. *Zootaxa* 1668: 1-766.
- Willink, A. 1959. Las especies afines a "*Parachartergus apicalis*" (F.) (Hymenoptera, Vespidae, Polybiinae). *Acta Zoologica Lilloana* 17: 263-292.