



LETÍCIA APARECIDA DE OLIVEIRA

**MORFOLOGIA COMPARADA DE VESPAS
SOLITÁRIAS DO GÊNERO *MINIXI* GIORDANI SOIKA
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)**

**LAVRAS – MG
2022**

LETÍCIA APARECIDA DE OLIVEIRA

**MORFOLOGIA COMPARADA DE VESPAS SOLITÁRIAS DO GÊNERO
MINIXI GIORDANI SOIKA (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração Entomologia, para obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes
Orientador

LAVRAS – MG
2022

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Oliveira, Letícia Aparecida de.

Morfologia Comparada de vespas solitárias do gênero *Minixi*
Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) / Letícia
Aparecida de Oliveira. - 2022.

188 p. : il.

Orientador(a): Marcel Gustavo Hermes.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2022.
Bibliografia.

1. Hymenoptera (Vespidae Eumeninae). 2. Morfologia. 3.
Padronização de nomenclatura morfológica. I. Hermes, Marcel
Gustavo. II. Título.

LETÍCIA APARECIDA DE OLIVEIRA

**MORFOLOGIA COMPARADA DE VESPAS SOLITÁRIAS DO GÊNERO
MINIXI GIORDANI SOIKA (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)**

**COMPARATIVE MORPHOLOGY OF SOLITARY WASPS OF THE GENUS
MINIXI GIORDANI SOIKA (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração Entomologia, para obtenção do título de Doutor.

Aprovada em 24 de janeiro de 2022.
Dr. Marcel Gustavo Hermes UFLA
Dra. Letícia Maria Vieira UFLA
Dra. Mírian Nunes Morales UFLA
Dr. Rogério Botion Lopes USP
Dr. Bolívar Rafael Garcete Barrett MNHNPY

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes
Orientador

LAVRAS – MG

2022

*Aos meus maiores exemplos de amor, força, carinho e humildade: minha família.
A todas as pessoas que sempre estiveram ao meu lado, me ajudaram e acreditaram
em mim, fazendo com que eu não desistisse da vida!*

Dedico

AGRADECIMENTOS

À **Universidade Federal de Lavras (UFLA)**, que foi por longos anos da minha vida, minha “casa principal, meu lar”, lugar onde aprendi muitas lições de vida, boas e ruins, muito aprendizado, onde tive os melhores e piores momentos da minha vida. Lugar onde amadureci muito como ser humano, como mulher e cientista. Local onde conheci o melhor e infelizmente o pior do ser humano. Lugar onde conheci pessoas incríveis, como professores, funcionários da limpeza, técnicos, conheci meus melhores amigxs, desfiz amizades que achava que seriam duradouras. Posso afirmar que a UFLA com certeza, estará no meu coração e terei muito orgulho de quem me tornarei e estou me tornando, e isso em grande parte é devido a UFLA, que agora digo meu adeus, ou até logo mais.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pela concessão da bolsa de doutorado, que foi de extrema importância no desenvolvimento da minha pesquisa e minha permanência na UFLA. Agradeço imensamente a FAPEMIG, pela prorrogação das bolsas durante a pandemia Covid- 19, mesmo que isto tenha desagradado algumas pessoas, nos tenha amparado, valorizando assim os pós-graduandos, nosso trabalho e sensibilizando pelo momento triste que estávamos e estamos passando com tantas perdas, incertezas e o medo devido a pandemia, principalmente no momento inicial. Agradeço ainda a FAPEMIG pelo suporte financeiro fornecido pelo Processo FAPEMIG CRA-APQ-02784-17. Agradeço também ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da UFLA, pela oportunidade de estudo e aprendizado e a Departamento de Biologia e Entomologia, principalmente o centro de coleções da UFLA, o CEUFLA, pela infraestrutura e recursos para a realização do trabalho. Foi um sonho ter o espaço do CEUFLA, e fico feliz ter conseguido fazer parte dele e conviver com pessoas incríveis, a maioria, e pelas discussões construtivas durante o café da tarde.

Ao meu orientador Dr. Marcel Gustavo Hermes pela amizade, orientação, aprendizados, apoio e sem dúvida, paciência e boas risadas. Agradeço principalmente por acreditar em mim e me apoiar, num dos momentos mais difíceis da minha vida, que foi a depressão e as crises de ansiedade e pânico, durante episódios da minha vida. Sem seu apoio e amizade, acredito que não teria finalizado este trabalho e pelos “puxões de orelha”, as conversas sobre a vida, sobre as pessoas. Meu muito obrigado.

Aos Museus e Instituições do Brasil e exterior e seus curadores, pelo empréstimo de material para estudos morfológicos, sem o apoio e confiança de vocês esta pesquisa não teria se realizado. Agradeço aos membros e suplentes, que aceitaram meu convite para compor a banca de defesa. Admiro muito todos vocês. Suas contribuições serão muito importantes na finalização deste trabalho. Meus agradecimentos também ao Laboratório de Microscopia Eletrônica e Análise Ultraestrutural do Departamento de Fitopatologia da UFLA (Dr. Eduardo Alves, professor responsável), onde foram realizadas as eletromicrografias das estruturas de interesse do aparelho bucal. Aos integrantes do Laboratório de Sistemática e Biologia de Insetos (LSBI), que direta ou indiretamente contribuíram com o desenvolvimento deste trabalho e outras contribuições, e vivência em grupo.

Aos meus maiores exemplos de vida meus pais Aparecida e Luiz, meus irmãos Liduína e Willian pelo apoio sem precedentes, paciência, amor, superação e pela luta de todos os dias, a Carol e Adriano, e agora meu primeiro sobrinho, que está a caminho. Agradeço aos meus “filhos” de 4 patas, por sempre me alegrarem e estarem junto: Chico, Lili, Tommy e ao meu “sobrinho Puff”.

Aos profissionais da saúde, que não soltaram minha mão, e me ajudaram, Renata e Kênia, por tudo, por sempre me mostrarem que a vida pode ser mais leve e que tá tudo bem não estar bem sempre. Aos psiquiatras da UFLA, que foram importantes durante esse processo de recuperação, para que eu tentasse ficar melhor a cada dia. Hoje estou muito melhor que ontem, e fico muito feliz por estar terminando essa fase da minha vida.

Ao meu amigo e ex “coorientado” Lucas Leitão, por toda ajuda e confiança depositadas em mim. Pelas longas noites de discussão e correções de artigo, reuniões entre outros acontecimentos, mesmo tendo abandonado as vespas e escolhido as águas-vivas para estudar. Sem você grande parte desse trabalho, com certeza, não teria acontecido. Meu muito obrigada por tudo.

Gostaria de listar todos que me ajudaram e estiveram comigo durante esse tempo, as pessoas que direta ou indiretamente me “ajudaram”, mas não conseguiria aqui. Assim, meu muito obrigada a todos os meus amigos e amigas e a todas as pessoas que durante o meu caminho e sem saber, foram essenciais. De forma especial aqueles amigos que me ajudaram nesse percurso: minha ex companheira de casa Zuds (Paula), por tudo, e por sempre estar comigo, nunca deixar me deixar chorar sozinha em casa e sempre tentar me ajudar seja na vida acadêmica ou pessoal), Bárbara (essa sofreu comigo em

todos os momentos e sorriu também...), Joyce (sofremos, sorrimos, caímos, levantamos, ficamos doentes e passamos por todos esses momentos juntas...), Tiago (companheiro de luta, lágrimas, desesperos acadêmicos...), Tamires (por sempre me apoiar e estar junto e se preocupar comigo...), X, Epifânio (Zudão, que aparece do nada e some do nada também, perguntando como as coisas estão e sempre comigo, sempre acreditou em mim...), Lucas, Laíse, Rafa e tantos outros, sem vocês teria sido muito mais pesado tudo, principalmente os anos que em que adoeci.

Aos professores e professoras da UFLA, que foram importantes para mim e aqueles que indiretamente foram e não sabem. De forma especial os professorxs: Dayse, sem palavras para descrever o quanto foi e é importante na minha vida, obrigada por estar ao meu lado e dedicar tanto amor, luz e nunca ter me abandonado; Brígida, sem palavras também pelo quanto sou grata, por tudo, por nunca me abandonar e sempre estar ali por mim, sempre acreditar em mim, me ligar, mandar mensagem, e-mail, perguntando se eu estava melhor, pelos cafezinhos depois do estágio docência e sem dúvidas por todo conhecimento entomológico, aprendizado em docência e de vida, que aprendi durante todos os anos da Pós; Toninho, que nunca soltou minha mão, e sempre esteve aqui, para o que eu precisasse; Mírian por todo ensinamento e apoio, por sempre perguntar como eu estava, dar contribuições durante o acompanhamento do doutorado e dizer, qualquer coisa tô aqui, fica bem, e me ajudar com os momentos que me perdi no Illustrator, principalmente, e é claro, por me alertar que não daria tempo de trabalhar com a subfamília inteira, juntamente com o prof. Júlio, pois é, realmente não era possível com tempo que eu tinha e a riqueza de informações do grupo; Geraldo, por sempre me ouvir e ajudar nas qualificações e em tudo que eu precisava e a todos que me ajudaram de alguma forma.

Agradeço acima de tudo Deus, por sempre estar comigo e ser minha força.

Sem vocês, posso afirmar com certeza, eu não estaria aqui hoje! Gratidão!

Muito obrigada!

Se cuidem!

“empatia (s.f.)

não é sentir pelo outro, mas sentir com o outro. / é quando a gente lê o roteiro de outra vida. é ser/ ator em outro palco. / é compreender. / é não dizer/ "eu sei como você se sente". é quando a gente/ não diminui a dor do outro. é descer até ao fundo do poço/ e fazer companhia pra quem precisa. / não é ser herói, é ser amigo. / é saber abraçar a alma”.

(João Doederlein, 2017 (O livro dos ressignificados)).

*“Deus me proteja de mim/ E da maldade de gente boa/ Da bondade da pessoa ruim
Deus me governe e guarde, ilumine e zele assim... /Caminho se conhece andando/ Então vez
em quando é bom se perder/ Perdido fica perguntando/ Vai só procurando/ E acha sem saber/
Perigo é se encontrar perdido/ Deixar sem ter sido/ Não olhar, não ver/ Bom mesmo é ter
sexto sentido/ Sair distraído, espalhar bem-querer...”*

(Chico César).

*“Uma árvore não é só luz do Sol. / Ela passou pelo adubo, / Pela chuva, / Pela seca, / Pelo
vento, / Pelo medo de não conseguir crescer. /Talvez alguém a tenha arrancado do chão
quando/ estava no meio do caminho.../ Mas ela conseguiu alcançar a terra com suas raízes de
novo. / Ela é todo o processo que levou para ser o que é./ **Tudo tem seu papel no nosso
amadurecimento.** / p.s. Cada planta cresce no seu tempo.”*

(Pedro Salomão, 2018 (livro: eu tenho sérios poemas mentais)).

“Treine a si mesmo a deixar partir tudo que teme perder”.

(Yoda, Star Wars).

*“Ciência destrói **“mitos”**”.*

*“There is no better high than discovery.”
Edward O. Wilson.*

*“Não é a natureza mais grandioso senão em seus seres mais diminutos.” – Plínio, o Velho 23
– 79 d.C. História Naturalis 11, 1.4.*

RESUMO

Vespidae possui mais de 5000 espécies reconhecidas até o momento, tendo ampla distribuição e alta riqueza de espécies. Devido à riqueza de espécies elevada e a alta diversidade morfológica, pouco explorada, estudos sobre a variabilidade e diversidade morfológica dentro das principais linhagens (subfamílias) de vespídeos se fazem necessários. Dentre estas, a subfamília Eumeninae se destaca com mais de 3.700 espécies descritas até o momento, sendo a maior e mais diversa linhagem dentro de Vespidae, concentrando o grande contingente de diversidade morfológica do grupo. No entanto, estudos morfológicos representativos para as vespas Eumeninae são escassos e necessários. Assim, este estudo surgiu como uma iniciativa para se explorar, em um contexto evolutivo, a morfologia comparada e descritiva de uma das principais linhagens da subfamília Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae). *Minixi* é uma dessas linhagens que vem sendo estudada, com taxonomia e filogenias recentemente propostas e conhecidas, sendo dessa forma um importante modelo para estudos morfológicos na subfamília. Este trabalho tem como um dos focos o conhecimento morfológico sobre as espécies do gênero *Minixi* que poderão ser expandidos a toda subfamília. Foram explorados e descritos caracteres morfológicos até então não usados na sistemática do grupo, como estruturas da cabeça, peças bucais e o aparelho de ferrão. Foram ainda propostos caracteres potenciais para análises filogenéticas para a subfamília, além de dois novos protocolos de clarificação adaptados para grupos morfológicamente similares, para as estruturas da cabeça e aparelho de ferrão, além da proposição de padronização da terminologia para as estruturas morfológicas estudadas. Os espécimes foram clarificados e as estruturas de interesse foram observadas através de estereomicroscópio. Posteriormente, foram realizadas análises mais detalhadas utilizando microscopia eletrônica de varredura (SEM), onde foram obtidas eletromicrografias das partes do aparelho bucal. A pesquisa resultou na produção de dois capítulos, apresentados na forma de artigos, sendo: Artigo I: “Descriptive and comparative morphology of the head and mouthparts of the species of *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)”, já redigido em inglês; e Artigo II: “Morfologia Descritiva e Comparada do aparelho de ferrão de *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)”.

Palavras-chave: Aparelho Bucal. Aparelho de Ferrão. Ovipositor Modificado. Clarificação. Terminologia Morfológica.

ABSTRACT

Vespidae have more than 5000 species recognized so far, with wide distribution and high species richness. Due to the high species richness and the great morphological diversity, poorly explored, studies on the variability and morphological diversity within the main lineages (subfamilies) of vespids are necessary. Among these, the subfamily Eumeninae stands out with more than 3,700 species described so far, being the largest and most diverse lineage within the Vespidae, concentrating the great contingent of morphological diversity of the group. However, representative morphological studies for the wasps Eumeninae are scarce and necessary. Thus, this study arose as an initiative to explore, in an evolutionary context, the comparative and descriptive morphology of one of the main lineages of the subfamily Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae). *Minixi* is one of these lineages that has been studied, with recently proposed and known taxonomy and phylogeny, and is thus an important model for morphological studies in the subfamily. This work has as one of the goals the morphological knowledge about the species of the genus *Minixi* that can be expanded to the entire subfamily. Morphological characters not previously used in the systematics of the group were explored and described, such as structures of the head, mouthparts and the stinging apparatus. Potential characters for phylogenetic analysis were also proposed for the subfamily, as well as two new adapted clarification protocols for morphologically similar groups, for the structures of the head and sting apparatus, and the proposed standardization of terminology for the morphological structures studied. The specimens were clarified and the structures of interest were observed using stereomicroscope. Posteriorly, more detailed analyses were performed using scanning electron microscopy (SEM), where electromicrographs of the parts of the mouthparts were obtained. The research resulted in the production of two chapters, presented in the form of manuscripts, being: Article I: “Descriptive and comparative morphology of the head and mouthparts of the species of *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)”, written in english; and Article II: “Descriptive and comparative morphology of the sting apparatus *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)”.

Keywords: Mouthparts. Sting Apparatus. Modified Ovipositor. Clarification. Morphological Terminology.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	13
1	INTRODUÇÃO GERAL.....	13
2	RERERENCIAL TEÓRICO	14
2.1	Importância de estudos morfológicos abrangentes.....	14
2.2	Uma incursão na História do estudo morfológico dos Hexapoda.....	16
2.3	Hymenoptera como um modelo para morfologia descritiva e comparada.....	18
2.4	Morfologia de vespas Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae)	20
	REFERÊNCIAS	22
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	28
	ARTIGO I – Descriptive and comparative morphology of the head and mouthparts of the species of <i>Minixi</i> Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)	28
	ARTIGO II – Morfologia Descritiva e Comparada do aparelho de Ferrão de <i>Minixi</i> Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae).	106

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

“Science of form is science of transformation”.

Johann Wolfgang von Goethe

A Morfologia é uma área central dentro da Biologia, tendo seus conceitos e técnicas enraizados desde as proposições iniciais de relação entre forma-função para os animais, na perspectiva essencialista aristotélica, até o estabelecimento de homologias por Owen e outros naturalistas do século XIX, na busca pelos chamados arquétipos (WHEELER, 2012). Atualmente, estudos morfológicos estão inseridos no arcabouço da Biologia Evolutiva, fundamentada na Teoria da Evolução por Seleção Natural de Darwin e Wallace. Pensar a forma dos organismos hoje depende diretamente de nossas noções sobre como os organismos se diversificaram. Além disso, a morfologia tem relação intrínseca, tanto historicamente quanto em termos de estudos práticos, com a taxonomia e, mais recentemente, com a sistemática filogenética.

Para os insetos, grupo mais rico em termos de espécies descritas (~ 1 milhão de espécies) um tratamento em análises morfológicas pode ser traçado desde as Revoluções Científicas dos séculos XVII-XVIII, sendo expoentes nesse tema os famosos entomólogos Swammerdam (1637-1680), Malpighi (1628-1694), Fabricius (1745–1808), Latreille (1762-1833), entre outros (GRIMALDI; ENGEL, 2005) até o “renascimento da morfologia” nos últimos anos do século XX (BEUTEL; FRIEDRICH, 2008; FRIEDRICH *et al.*, 2014; WANNINGER, 2015). Mesmo sendo ofuscada pelas recentes técnicas moleculares (por exemplo, a filogenômica (BEUTEL; KRISTENSEN, 2012)), estudos morfológicos ainda encontram seu lugar para entendermos a evolução dos seres vivos. Isso é particularmente verdadeiro para os insetos, em que uma série de estudos vem sendo publicados com tratamentos morfológicos mais abrangentes.

Entretanto, alguns grupos de insetos ainda necessitam de um estudo amplo em termos morfológicos, em um contexto evolutivo, tanto para a descrição dos fenótipos, quanto para a comparação entre variação existente em algumas linhagens. Assim, esse trabalho surge no sentido de expandir os conhecimentos sobre a morfologia evolutiva

de um grupo específico de insetos: as vespas solitárias da subfamília Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae).

2 RERERENCIAL TEÓRICO

2.1 Importância de estudos morfológicos abrangentes

Sendo uma das mais antigas disciplinas das Ciências Naturais, a morfologia destina-se ao estudo da incrível e fascinante diversidade de formas dos organismos (SHOLTZ, 2010; WANNINGER, 2015). Essa diversidade de formas impressionou muitos naturalistas, filósofos e cientistas (e até mesmo poetas), como por exemplo Aristóteles, Belon, Cuvier, Goethe e Owen (WHEELER, 2012). O próprio Charles Darwin, coautor da teoria da evolução por seleção natural, escreveu sobre a diversidade de formas dos organismos em seu famoso livro “A Origem das Espécies”, ao citar que os seres vivos têm “endless forms most beautiful” (DARWIN, 1859).

O conceito de morfologia (*morfologie*) foi cunhado pelo famoso escritor alemão Johann Wolfgang von Goethe (SCHOLTZ, 2010; FRIEDRICH *et al.*, 2014). Posteriormente, em 1800, de modo independente, o naturalista também alemão Karl Friedrich Burdach aplicou o mesmo termo para descrever o “estudo das formas” (FRIEDRICH *et al.*, 2014). Entre os importantes nomes que influenciaram a Ciência da Morfologia em seus passos iniciais podemos destacar os franceses Georges Cuvier (1769-1832) e Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844), o inglês Richard Owen (1804-1892) e o alemão Ernst Haeckel (1834-1919) (SCHOLTZ, 2010).

Para grande parte dos biólogos, a morfologia ainda se encontra limitada a estudos descritivos; no entanto, ela não se restringe somente aos mesmos, sendo uma ciência também comparativa. A partir da emergência da Teoria da Evolução por Seleção Natural como princípio fundante da Biologia, a morfologia passou a ser inevitavelmente incluída no contexto evolutivo (VOGT, 2008; SHOLTZ, 2010; BEUTEL *et al.*, 2011; RICHTER *et al.*, 2014; RICHTER; WITKNER, 2014;). Nesse plano de fundo, as formas são descritas levando em consideração as semelhanças e diferenças, de modo que possamos entender as mudanças morfológicas ao longo da história evolutiva dos organismos (SCHOLTZ, 2010). A morfologia, em um contexto histórico, tem desse modo como objetivo principal buscar explicar as estruturas baseando-se em causas e

condições que se relacionam com a evolução dos organismos (SCHOLTZ, 2008; SHOLTZ, 2010).

Richter e Wirkner (2014) sugerem a utilização do termo Morfologia Evolutiva (como um subcampo da Biologia Evolutiva), que inclui a descrição, comparação e explicação causal das estruturas dos organismos que observamos, ao invés de apenas utilizar o termo genérico morfologia. Uma vez que toda a biologia está fundamentada no paradigma evolutivo, assim também deve ocorrer com a morfologia, e a mudança conceitual deve ser acompanhada por uma alteração teórica e operacional. Desse modo, a partir desse conceito, a morfologia pode ser entendida como uma ciência explicativa e independente que inclui variadas “áreas de pesquisa”, como a morfologia descritiva, funcional, comparativa e causal.

A morfologia descritiva tem como objetivo principal, conforme o próprio nome diz, descrever/definir os organismos e suas partes/estruturas, sem levar em consideração homologias, referências sobre a função ou evolução do grupo (VOGT, 2008, 2009; SCHOLTZ, 2010; RICHTER E WIRKNER, 2014). Tem, portanto, propósito mais operacional e técnico, servindo como uma documentação da forma (SCHOLTZ, 2010; RICHTER E WIRKNER, 2014). A morfologia funcional está relacionada à atribuição de funcionalidade a determinada forma, tangendo, portanto, as adaptações dos seres vivos e suas diferentes necessidades em ambientes diversos. Já a morfologia comparativa está relacionada à comparação entre organismos identificando relações de homologia e a ordem das transformações fenotípicas. Por último, a morfologia causal procura encontrar as explicações potenciais para a história das transformações, ou seja, a evolução das estruturas. Para que seja possível entender os processos e como se deu a história das formas é necessário ter em mente que essas áreas de pesquisa não são dissociadas, mas devem ser estudadas em conjunto e não de forma isolada (RICHTER; WITKNER, 2014).

Mas qual é a importância da morfologia? Por que devemos estudá-la? E quais são suas aplicações? A morfologia desempenha um papel de suma importância, uma vez que para que possamos entender e estudar aspectos biológicos é necessário termos conhecimento da morfologia do grupo de estudo (GUPTA, 1994). Sem o conhecimento das transformações que ocorrem em nível do fenótipo é difícil refletir e pensar em cenários evolutivos complexos e buscar entender sobre a história evolutiva dos seres vivos (BEUTEL et al., 2011). Isso se deve ao fato de que são as características do fenótipo (e não os genes) que interagem com o ambiente e se expõem à seleção natural

(BEUTEL et al., 2011). A morfologia é uma ferramenta relevante para que possamos documentar a história dos organismos e entender como eles estão relacionados, funcionando como fonte de evidência para que possamos procurar explicar a diversidade de seres vivos e suas relações de parentesco (VOGT, 2008; SCHOLTZ, 2010).

No entanto, a morfologia ainda se depara com alguns problemas que precisam ser superados. O “problema linguístico”, resultante de uma falta de padronização e confusão de terminologia morfológica, além da desconexão entre a morfologia comparada e descritiva, por exemplo, tem dificultado a delimitação de traços e a proposição de métodos formais de descrição da forma (VOGT, 2008; VOGT; BARTOLOMAEUS; GIRIBET, 2010; SCHOLTZ, 2010). A consequência desse problema é que a descrição e a terminologia morfológica podem variar de autor para autor e o significado de um determinado termo poderá sofrer alteração ao longo de tempo ou da tradição taxonômica que o utiliza (VOGT; BARTOLOMAEUS; GIRIBET, 2010). Essa diversidade de termos atribuídos a estruturas morfológicas sem um método claro de descrição, pode ter resultados negativos, como por exemplo, ocasionar a descrição de estruturas que não são idênticas ou até mesmo descrições divergentes para uma mesma estrutura morfológica (RAMIREZ *et al.*, 2007; VOGT, 2008; para um bom exemplo consultar Yoder *et al.*, 2010).

2.2 Uma incursão na História do estudo morfológico dos Hexapoda

Estudos morfológicos voltados para os Hexapoda datam do início do século XVII, quando a catalogação e descrição de animais e plantas foram impulsionadas pelo trabalho de vários naturalistas europeus (GUPTA, 1994, FRIEDRICH *et al.*, 2014; KJER *et al.*, 2016). Este período foi dominado por figuras com um “precursor espírito científico”, e que contribuíram significativamente para as Ciências da Morfologia. Como exemplos, podemos citar o naturalista Jan Swammerdam e o pesquisador Marcelo Malpighi, que publicaram obras seminais sobre os insetos naquele século (GUPTA, 1994; KJER *et al.*, 2016).

Swammerdam (1637-1680) tem como *magnum opus* o livro “*Historia Insectorum Generalis*” (A História Geral dos Insetos) que tinha como principal objetivo descrever o desenvolvimento e a metamorfose desses organismos. Este mesmo autor contribuiu significativamente para estudos de anatomia interna dos insetos e foi o primeiro a descrever a glândula de veneno presente no ferrão de abelhas (GUPTA, 1994). As

investigações deste entomólogo pioneiro já eram caracterizadas por cuidadosas disseções de insetos, focando em abordagens comparativas e no uso de microscopia (GUPTA, 1994; FRIEDRICH *et al.*, 2014). Outro naturalista famoso historicamente foi o italiano Marcello Malpighi (1628-1694) que descobriu através de estudos morfológicos, correlatos com análises da fisiologia, os órgãos excretores dos insetos, “os túbulos de Malpighi”, além de outras estruturas como o “coração” e as traqueias dos insetos (GUPTA, 1994).

Durante o século XVIII, destaca-se o entomólogo August Johann Rösel von Rosenhof (1705-1759), o “pai da entomologia” na Alemanha. Este entusiasta pelos insetos era um ilustrador igualmente competente e suas ilustrações de insetos em “*Insecten-Belustigung*” (1740) são tanto um registro científico quanto verdadeiras obras de arte. Todavia, poucos entomólogos pioneiros foram tão ilustres e famosos à sua época quanto o dinamarquês Johann Christian Fabricius (1745–1808) e o francês Pierre Latreille (1762-1833). Mesmo trabalhando com a descrição e classificação de espécies, estes dois naturalistas contribuíram significativamente para as bases da Morfologia Descritiva dos insetos (FRIEDRICH *et al.*, 2014; KJER *et al.*, 2016;). Já no século XIX podemos destacar o paleontólogo e entomólogo Carl Hermann Conrad Burmeister (1807-1892) e o engenheiro e biólogo Charles Janet (1849-1932), ambos com contribuições relevantes para o estudo anatômico dos insetos (FRIEDRICH *et al.*, 2014).

Grandes obras de referência no estudo das estruturas dos insetos foram publicadas na primeira metade do século XX e continuam hoje sendo amplamente apreciadas por jovens entomólogos que pretendem entender um pouco da morfologia desses animais. Entre as obras fundamentais da Entomologia Contemporânea estão, sem sombra de dúvida, o “*General Textbook of Entomology*” (1925), de Augustus Daniel Imms (1880-1949), e “*The Principles of Insect Morphology*” (1935), de Robert Evans Snodgrass (1875-1962). Outros entomólogos importantes do século passado foram Guy Chester Crampton (1881-1951), que realizou estudos morfológicos comparativos sobre os escleritos torácicos de insetos (CRAMPTON, 1909) e Anna Grace Newell, que desvendou aspectos da morfologia da genitália dos insetos (NEWELL, 1916).

Em pleno século XXI, após um período de declínio nas últimas décadas do século XX, a morfologia dos insetos está experimentando um notável e excitante renascimento. A emergência de novos conceitos teóricos e métodos de análise morfológica estão incentivando entomólogos a se interessar e investir novamente nessa área (VOGT, 2008; VOGT; BARTOLOMAEUS; GIRIBET, 2010; SCHOLTZ, 2010; RICHTER;

WIRKNER, 2014; FRIEDRICH *et al.*, 2014). A própria publicação de alguns livros-texto que valorizam e enfatizam aspectos da morfologia dos insetos, como “*Insect Morphology and Phylogeny: a Textbook for Students of Entomology*” (BEUTEL *et al.*, 2014) e “*Evolution of the Insects*” (GRIMALDI; ENGEL, 2005), reforçam que estudos morfológicos estão cada vez mais recuperando seu papel central para entendermos a diversidade dos insetos.

2.3 Hymenoptera como um modelo para morfologia descritiva e comparada

Com origem provável no Triássico (há aproximadamente 309 milhões de anos atrás) Hymenoptera é considerada uma das ordens de insetos com maior riqueza de espécies e uma variedade morfológica e comportamental impressionantes (GRIMALDI; ENGEL, 2005; MASON; HUBER; FERNÁNDEZ, 2006; DAVIS; BALDAUF; MAYHEW, 2010; RONQUIST *et al.*, 2012). Contando com mais de 155 mil espécies descritas e muitas espécies já extintas, a ordem é vulgarmente conhecida por seus principais representantes: as vespas, as formigas e as abelhas (GRIMALDI; ENGEL, 2005; ZHANG, 2013; AGUIAR *et al.*, 2013). Em análises filogenômicas ou de evidência total recentes a ordem vem sendo recuperada como linhagem irmã das demais ordens de insetos holometábolos (= Endopterygota) (SAVARD *et al.*, 2006; DAVIS; BALDAUF; MAYHEW, 2010; BEUTEL *et al.*, 2011; WHEAT; WAHLBERG, 2013; MISOF *et al.*, 2014). Não há dúvidas até então quanto a monofilia de Hymenoptera, visto que diversas fontes de evidência, tais como dados morfológicos e moleculares, já foram testadas e corroboraram que o grupo é realmente monofilético (SHARKEY, 2007; VILHELMSSEN; MIKÓ; KROGMANN, 2010; SHARKEY *et al.*, 2012).

Historicamente as pesquisas sobre as relações de parentesco entre os principais grupos de himenópteros retornam aos tempos pré-cladistas, quando foi estabelecida a divisão tradicional em duas subordens: “Symphyta” e Apocrita. “Symphyta” representava os himenópteros sem a presença da característica “cintura de vespa”, ou seja, o abdômen encontra-se fixado ao tórax formando uma conexão contínua. Já os Apocrita compreendem os himenópteros que possuem uma constrição entre os dois primeiros segmentos do abdômen, ocorrendo a fusão do tórax com o primeiro segmento abdominal, o “propódeo” (SHARKEY, 2007; VILHELMSSEN; MIKÓ; KROGMANN, 2010; SHARKEY *et al.*, 2012; KLOPFSTEIN *et al.*, 2013; BEUTEL *et al.*, 2014;). A parafilia de “Symphyta” em relação aos Apocrita já foi demonstrada por diversos

estudos filogenéticos (GAULD; BOLTON, 1988; SHARKEY, 2007; DAVIS; BALDAUF; MAYHEW, 2010; SHARKEY *et al.*, 2012; RONQUIST *et al.*, 2012). A subdivisão de Apocrita em “Parasitica” e Aculeata (vespas com ovipositor modificado em aparelho de ferrão) foi inicialmente proposta, mas atualmente o primeiro grupo não é mais válido e o nome deve ser evitado, visto que se trata de um grupo não monofilético (GAULD; BOLTON, 1988; MANSON; HUBER; FERNÁNDEZ, 2006).

Estudos iniciais sobre os relacionamentos de parentesco entre os himenópteros se baseavam principalmente em dados morfológicos (SHARKEY *et al.*, 2012). Uma série de caracteres morfológicos e diagnósticos para o grupo foram propostos pelo paleoentomólogo russo Alexandr Rasnitsyn (1988), a partir da análise da morfologia de espécies fósseis e atuais. Desde então, diversos trabalhos, utilizando dados morfológicos ou moleculares, foram realizados na tentativa de entendermos o relacionamento entre as linhagens de Hymenoptera resolvendo algumas relações problemáticas, mas deixando certas lacunas e questões que ainda são controversas, como por exemplo as divisões tradicionais de Hymenoptera (KLOPFSTEIN *et al.*, 2013).

Dentre os trabalhos mais expressivos que utilizaram os Hymenoptera como organismos modelo em análises morfológicas descritivas e comparativas podemos destacar: Vilhelmsen (2011), que investigou a estrutura da cápsula cefálica em Hymenoptera; Vilhelmsen (1999; 1996; 2000 a,b,c) e Beutel e Vilhelmsen (2007), que se preocupam principalmente com a morfologia das linhagens mais antigas de Hymenoptera (“Symphyta”); e Vilhelmsen (1999; 1996) e Vilhelmsen, Mikó e Krogmann (2010), que focam na morfologia de linhagens de Apocrita. Em níveis mais específicos, trabalhos podem ser encontrados para Apoidea (MICHENER, 1881; 1984; MICHENER, 1944; MICHENER; BROOKS, 1984; PACKER, 2003, 2004; CARDINAL; PACKER, 2007; PORTO; VILHELMSSEN; ALMEIDA, 2016) e para grupos de parasitoides (KARLSSON; RONQUIST, 2012). No entanto, poucos esforços foram realizados para que estudos morfológicos evolutivos descritivos e comparados fossem realizados para algumas outras linhagens de himenópteros. Isso ocorreu, inclusive, para os Vespidae, isto é, o grupo que incluiu os marimbondos (Polistinae) e vespas solitárias (Eumeninae). A maioria dos estudos envolvendo morfologia para as conhecidas “vespas” foram realizados por meio de levantamento de caracteres morfológicos em análises filogenéticas (CARPENTER, 1982; PICKETT; CARPENTER, 2010). Muitos fatores podem ter contribuído para a pouca atenção dada aos vespídeos, como por exemplo, a falta de morfologistas para o grupo (quando

comparado às “irmãs” abelhas e formigas), a complexidade morfológica das espécies e a dificuldade de traçar padrões morfológicos gerais. Além disso, como para qualquer grupo de insetos, há o dispêndio de tempo para condução de descrições detalhadas, treinamento de especialistas e estudos comparativos abrangentes. Até a própria tradição de estudos morfológicos encabeçada por pesquisadores como Michener (para abelhas) e Wilson (para formigas) não tenha encontrado um par equiparável para os vespídeos.

2.4 Morfologia de vespas Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae)

Os vespídeos são comumente conhecidos pelos belos ninhos de vespas sociais e pela presença do ovipositor modificado em aparelho de ferrão, o que os torna capaz de ferroar os seres humanos e causar certa aversão ao público leigo como um todo. No entanto a maior riqueza de Vespidae não está concentrada em suas espécies sociais, apesar de grande parte dos estudos serem relacionadas a elas. Os mais diversos vespídeos são, na verdade, aqueles de hábito solitário, como as famosas *potter wasps* (Eumeninae) (PERRARD; GRIMALDI; CARPENTER, 2017).

Devido a essa diversidade comportamental os vespídeos podem ser considerados excelentes fontes de estudos sobre evolução do comportamento social (HINES *et al.*, 2007; PICKETT; CARPENTER, 2010). Vespidae possui mais de 5000 espécies reconhecidas até o momento (CARPENTER, 1982; PICKETT; CARPENTER, 2010; AGUIAR *et al.*, 2013), tendo distribuição cosmopolita e alta riqueza de espécies principalmente na região Neotropical (SARMIENTO; CARPENTER, 2006; MELO; AGUIAR, GARCETE-BARRETT, 2012). Devido à riqueza de espécies elevada e a alta diversidade morfológica, pouco explorada, estudos sobre a variabilidade e diversidade morfológica dentro das principais linhagens (subfamílias) de vespídeos se fazem necessários.

São reconhecidas seis subfamílias com representantes viventes para Vespidae, sendo três com espécies que exibem comportamento solitário: Euparagiinae (10 spp.), Masarinae (370 spp.) e Eumeninae (3746 spp.). As subfamílias restantes, com espécies cujo comportamento é social, são Stenogastrinae (63 spp.), Vespinae (70 spp.) e Polistinae (1003 spp.). Além da diversidade de espécies na fauna atual existem 58 espécies de vespídeos encontradas no registro fóssil, incluindo duas subfamílias atualmente extintas (PERRARD; GRIMALDI; CARPENTER, 2017). Poucos trabalhos têm se concentrado em discutir questões morfológicas dentro de Vespidae e muito

menos ainda dentro das subfamílias. Provavelmente o trabalho mais expressivo para a família seja o atlas de vespídeos, com foco na região Neártica, contendo descrições e diversas ilustrações de caracteres morfológicos importantes para Vespidae (BUCK; MARSHALL; CHEUNG, 2008).

Em relação às subfamílias dentro de Vespidae, o foco principal é dado para as linhagens com comportamento social. No entanto, o grande contingente de diversidade morfológica encontra-se na rica subfamília de vespas solitárias, Eumeninae (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014). Trabalhos importantes que exploraram dados morfológicos para Eumeninae se dedicaram em levantar caracteres diagnósticos para as subfamílias, voltados para um tratamento filogenético (CARPENTER, 1982; HERMES; CARPENTER; MELO, 2014; GRANDINETE; HERMES; NOLL, 2015; HERMES; OLIVEIRA, 2016) ou meramente taxonômico (CARPENTER; GARCETTE-BARRET, 2003). Outros estudos morfológicos em níveis mais específicos são discutidos nos seguintes trabalhos: morfologia comparativa do ferrão de vespas sociais (Polistinae) (MACALINTAL; STARR, 1996), das mandíbulas das fêmeas (SILVEIRA; SANTOS JR, 2011) e das glândulas hipofaringeanas (BRITO; CAETANO, MORAIS, 2004).

Até o momento, não existem tratados ou catálogos que versam especificamente sobre a morfologia dos representantes dessa subfamília. Provavelmente, o único trabalho que se aproxima dessa proposta seja a importante contribuição de Bitsch (2012), que busca estabelecer uma padronização terminológica para a genitália masculina em Eumeninae. Propostas de estudos morfológicos em Eumeninae são escassas e urgentes.

Desse modo, este estudo surgiu como uma iniciativa para se explorar, em um contexto evolutivo, a morfologia comparada e descritiva de uma das principais linhagens da subfamília Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae). *Minixi* é uma dessas linhagens que vem sendo estudada com taxonomia e filogenias recentemente propostas (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2017, OLIVEIRA *et al.*, 2018), sendo dessa forma um importante modelo de estudos morfológicos para a subfamília. Assim este trabalho tem como um dos focos o conhecimento morfológico sobre as espécies do gênero *Minixi* que poderá ser expandido a toda subfamília. Exploramos e descrevemos caracteres morfológicos até então não usados na sistemática do grupo como estruturas da cabeça, peças bucais e o aparelho de ferrão. A pesquisa resultou em dois artigos, sendo: Artigo I: **Descriptive and comparative morphology of the head and mouthparts of the species of *Minixi***

Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), já redigido em inglês e Artigo II: **Morfologia Descritiva e Comparada do aparelho de Ferrão de *Minixi***
Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae).

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. P. *et al.* Order Hymenoptera*. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). **Zootaxa**, Auckland, v. 3703, n. 1, p. 51–62, 2013.
- BEUTEL, R. G. *et al.* Morphological and molecular evidence converge upon a robust phylogeny of the megadiverse Holometabola. **Cladistics**, v. 27, n. 4, p. 341-355, 2011.
- BEUTEL, R. G. *et al.* **Insect morphology and phylogeny: a textbook for students of entomology**. Walter de Gruyter, 2014.
- BEUTEL, R. G.; FRIEDRICH, F. A renaissance of insect morphology— μ -Ct and other innovative techniques. **DgaaE Nachrichten**, v. 22, p. 4-8, 2008.
- BEUTEL, R. G.; KRISTENSEN, N. P. Morphology and insect systematics in the era of phylogenomics. **Arthropod Structure & Development**, v. xxx, p. 1-3, 2012.
- BEUTEL, R.G.; VILHELMSSEN, L. Head anatomy of Xyelidae (Hexapoda: Hymenoptera) and phylogenetic implications. **Organisms, Diversity & Evolution**, v. 7, p. 207–230, 2007.
- BITSCH, J. Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 1. Sous-famille des Eumeninae (Hymenoptera). **Bulletin de la Société entomologique de France**, v. 117, n. 2, p. 199-218, 2012.
- BRITTO, F. B.; CAETANO, F. H.; MORAES, R. L. M. S. Comparative analysis of morphological, structural and morphometric patterns of *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) hypopharyngeal glands. **Neotropical Entomology**, v. 33, n. 3, p. 321-326, 2004.
- BUCK, M.; MARSHALL, S. A.; CHEUNG, D. K. B. Identification Atlas of the Vespidae (Hymenoptera, Aculeata) of the northeastern Nearctic region. **Canadian journal of arthropod identification**, v. 5, n. 1, p. 1-492, 2008.
- CARDINAL, S.; PACKER, L. Phylogenetic analysis of the corbiculate Apinae based on morphology of the sting apparatus (Hymenoptera: Apidae). **Cladistics**, v. 23, n. 2, p. 99-118, 2007.
- CARPENTER, J. M. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology**, v. 7, n. 1, p. 11-38, 1982.

CARPENTER, J. M.; GARCETE-BARRETT, B. R. A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, v. 14, n. 1-2, p. 52-73, 2003.

CRAMPTON, G. C. A contribution to the comparative morphology of the thoracic sclerites of insects. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 3-176, 1909.

DARWIN, C. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection**. Murray, London, 1859.

DAVIS, R. B.; BALDAUF, S. L.; MAYHEW, P. J. Many hexapod groups originated earlier and withstood extinction events better than previously realized: inferences from supertrees. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1687, p. 1597-1606, 2010a.

DAVIS, R. B.; BALDAUF, S. L.; MAYHEW, P. J. The origins of species richness in the Hymenoptera: insights from a family-level supertree. **BMC evolutionary biology**, v. 10, n. 1, p. 109, 2010b.

FERNÁNDEZ, F. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. (Orgs.), Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas. In: **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología, p. 7-35 2006.

FRIEDRICH, F. *et al.* Insect morphology in the age of phylogenomics: innovative techniques and its future role in systematics. **Entomological Science**, v. 17, n. 1, p. 1-24, 2014.

GAULD, I. D.; BOLTON, B. **The Hymenoptera**. New York: Oxford University, 1988. 331 p.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. ____ Hymenoptera: Ants, Bees, and Other Wasps. In: _____. **Evolution of the Insects**. Cambridge: Ed: CAMBRIDGE, 2005. cap. 11, p. 407-467.

GUPTA, A. P. Insect anatomy-morphology: quo vadis?. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 87, n. 2, p. 147-156, 1994.

GRANDINETE, Y. C.; HERMES, M. G.; NOLL, F. B. Systematics and phylogeny of the Neotropical *Pachymenes* de Saussure and *Santamenes* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**. v.40, p. 365-384, 2015.

HERMES, M. G.; MELO, G. A. R. Revision and cladistic analysis of the eumenine wasp genus *Pseudodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**, v. 33, n. 2, p. 361-394, 2008.

- HERMES, M. G.; MELO, G. A. R.; CARPENTER, J. M. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. **Cladistics**, 2014.
- HERMES, M. G.; OLIVEIRA, L. A. de. Morphological cladistic analysis resolves the generic limits of the Neotropical potter wasp genera *Minixi* Giordani Soika and *Pachyminixi* Giordani Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). **Invertebrate Systematics**, v. 30, n. 3, p. 187-200, 2016.
- HINES, H. M. *et al.* Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 9, p. 3295-3299, 2007.
- IMMS, A.D. **A General Textbook of Entomology**. Methuen & Co., Ltd., London, 1925.
- KARLSSON, D.; RONQUIST, F. Skeletal morphology of *Opius dissitus* and *Biosteres carbonarius* (Hymenoptera: Braconidae), with a discussion of terminology. **PLoS One**, v. 7, n. 4, p. e32573, 2012.
- KJER, K. M. *et al.* Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics. **Journal of The Royal Society Interface**, v. 13, n. 121, p. 20160363, 2016.
- KLOPFSTEIN, S. *et al.* The hymenopteran tree of life: evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data. **PLOS one**, v. 8, n. 8, p. e69344, 2013.
- MACALINTAL, E. A.; STARR, C. K. Comparative morphology of the stinger in social wasp genus *Ropalidia* (Hymenoptera: Vespidae). **Memoirs of the Entomological Society of Washington**, v. 17, p. 108-115, 1996.
- MASON, W. R. M.; HUBER, J.T.; FERNÁNDEZ, F. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. (Orgs.), El orden Hymenoptera. In: **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología, 2006. p. 1-6.
- MELO, G. A. R., 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the carbonid wasps. **Sci. P. Univ. Kansas Nat. Hist. Mus.** 14, 1-55, 1999.
- MICHENER, C. D.; BROOKS, R.W. Comparative study of the glossae of bees. **Contributions of the American Entomological Institute**, 22, i-iii+1-73, 1984.
- MICHENER, C.D. A comparative study of the mentum and lorum of bees. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 57, p. 705-7014, 1984.
- MICHENER, C.D. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 82, p. 151-326, 1944.

- MICHENER, C.D. Comparative morphology of the middle coxae of Apoidea. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 54, p. 319–326, 1981.
- MISOFF, B. *et al.* Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science**, v. 346, n. 6210, p. 763-767, 2014.
- NEWELL, A. G. The comparative morphology of the genitalia of insects. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 11, n. 2, p. 109-142, 1916.
- NIEVES-ALDREY, J. L.; FONTAL-CAZALLA, F. M. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera. **Bol. SEA**, v. 26, p. 459-474, 1999.
- NIEVES- ALDREY, J. L.; FONTAL- CAZALLA.; FERNÁNDEZ, F. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY. (Orgs.), M. J. Filogenia y evolución de Hymenoptera. In: **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología, 2006. p. 37-55.
- PACKER, L. Comparative morphology of the skeletal parts of the sting apparatus of bees (Hymenoptera: Apoidea). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 138, n. 1, p. 1-38, 2003.
- PACKER, L. Morphological variation in the gastral sterna of female Apoidea (Insecta: Hymenoptera). **Canadian journal of zoology**, v. 82, n. 1, p. 130-152, 2004.
- PERRARD, A.; GRIMALDI, D.; CARPENTER, J. M. Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. **Systematic Entomology**, v. 42, n. 2, p. 379-386, 2017.
- PICKETT, K. M.; CARPENTER, J. M. Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 68, n. 1, p. 3-33, 2010.
- PORTO, D. S.; VILHELMSSEN, L.; ALMEIDA, E. A. B. Comparative morphology of the mandibles and head structures of corbiculate bees (Hymenoptera: Apidae: Apini). **Systematic Entomology**, v. 41, n. 2, p. 339-368, 2016.
- RAMIREZ, M. J. *et al.* Linking of digital images to phylogenetic data matrices using a morphological ontology. **Systematic Biology**, v. 56, n. 2, p. 283-294, 2007.
- RASNITSYN, A. P. An outline of evolution of the hymenopterous insects (Order Vespidae). **Oriental Insects**, v. 22, p. 115-145, 1988.
- RICHTER, S.; WIRKNER, C. S. A research program for evolutionary morphology. **J. Zool. Syst. Evol. Res.** 52, 338–350, 2014.
- RONQUIST, F. *et al.* A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. **Systematic Biology**, v. 61, n. 6, p. 973-999, 2012.

SARMIENTO, C. E.; CARPENTER. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. (Orgs.), Familia Vespidae. In: Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Bogotá: **Sociedad Colombiana de Entomología**, p. 537-555, 2006.

SAVARD, J. *et al.* Phylogenomic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects. **Genome research**, v. 16, n. 11, p. 1334-1338, 2006.

SCHOLTZ, G. Deconstructing morphology. **Acta Zoologica** 91: 44–63, 2010.

SCHOLTZ, G. On comparisons and causes in evolutionary developmental biology. **Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology**, p. 144-159, 2008.

SHARKEY, M. J. *et al.* Phylogenetic relationships among Superfamilies of Hymenoptera. **Cladistics**, v. 27, p. 1-33, 2012.

SHARKEY, M. J. Phylogeny, and classification of Hymenoptera*. **Zootaxa**, v. 1668, p. 521-548, 2007.

SILVEIRA, O. T.; SANTOS JR, J. N. A. dos. Comparative morphology of the mandibles of female polistine social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 55, n. 4, p. 479–500, 2011.

SNODGRASS, R. E. **Principles of Insect Morphology**. McGraw-Hill Book Co., New York, New York, 1935.

VILHELMSSEN, L. Before the wasp-waist: comparative anatomy and phylogenetic implications of the skeleto-musculature of the thoraco-abdominal boundary region in basal Hymenoptera (Insecta). **Zoomorphology**, 119, 185–221, 2000a.

VILHELMSSEN, L. Cervical and prothoracic skeleto-musculature in the basal Hymenoptera (Insecta): comparative anatomy and phylogenetic implications. **Zoologischer Anzeiger**, 239, 105–138, 2000b.

VILHELMSSEN, L. Head capsule characters in the Hymenoptera and their phylogenetic implications. **ZooKeys**, 130, 343–361, 2011.

VILHELMSSEN, L. The occipital region in the basal Hymenoptera (Insecta): a reappraisal. **Zoologica Scripta**, 28, 75–85, 1999.

VILHELMSSEN, L. The ovipositor apparatus of basal Hymenoptera (Insecta): phylogenetic implications and functional morphology. **Zoologica Scripta**, v. 29, n. 4, p. 319-345, 2000c.

VILHELMSSEN, L. The preoral cavity of lower Hymenoptera (Insecta): comparative morphology and phylogenetic significance. **Zoologica Scripta**, 25, 143–170, 1996.

VILHELMSSEN, L., MIKÓ, I.; KROGMANN, L. Beyond the wasp-waist: structural diversity and phylogenetic significance of the mesosoma in apocritan wasps (Insecta: Hymenoptera). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 159, 22–194, 2010.

VOGT, L. Learning from Linnaeus: towards developing the foundation for a general structure concept. – **Zootaxa** 1950: 123–152, 2008.

VOGT, L. The future role of bio-ontologies for developing a general data standard in biology: chance and challenge for zoo-morphology. **Zoomorphology**, v. 128, n. 3, p. 201–217, 2009.

VOGT, L.; BARTOLOMAEUS, T.; GIRIBET, G. (2010) The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. **Cladistics** 26:301–325, 2010.

WANNINGER, A. Morphology is dead—long live morphology! Integrating MorphoEvoDevo into molecular EvoDevo and phylogenomics. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 54, 2015.

WHEAT, C. W.; WAHLBERG, N. Phylogenomic insights into the Cambrian explosion, the colonization of land and the evolution of flight in Arthropoda. **Systematic biology**, v. 62, n. 1, p. 93-109, 2013.

WHEELER, W. C. History. In: __. (Org.) **Systematics: A course of Lectures**. Chichester: Ed. Wiley- Blackwell, 2012, p. 1-19.

YODER, M. J. *et al.* A gross anatomy ontology for Hymenoptera. **PloS one**, v. 5, n. 12, p. e15991, 2010.

ZHANG, Zhi-Qiang. Phylum Arthropoda. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) **Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness** (Addenda 2013). **Zootaxa**, v. 3703, n. 1, p. 17-26, 2013.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

ARTIGO I – Descriptive and comparative morphology of the head and mouthparts of the species of *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)

Descriptive and comparative morphology of the head and mouthparts of the species of *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)

Letícia A. de Oliveira^{1*}, Lucas F. Leitão², Paulo C. R. Venâncio³ & Marcel G. Hermes¹

¹ *Laboratório de Sistemática e Biologia de Insetos, Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brazil*

² *Laboratório de Biologia e Evolução de Cnidaria, Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil.*

³ *Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brazil.*

* Corresponding author: leticiabiologiaufla@gmail.com

Abstract:

Minixi Giordani Soika, 1978 is a genus of solitary wasps with 12 species described so far, with Neotropical and Nearctic occurrence. Representative morphological studies for these lineages, as well as for Eumeninae wasps, are scarce. Thereby, the present study aimed to describe and compare the head and mouthparts of the species of the genus, proposing potential characters for phylogenetic analyzes for the subfamily and a new clarification protocol adapted for morphologically similar groups. The specimens were clarified and the structures of interest were observed under a stereomicroscope. Subsequently, more detailed analyzes were performed using scanning electron microscopy (SEM), where electromicrographs of the mouthparts were obtained. Descriptions of the morphology of the anterior and posterior regions of the head, mouthparts, as well as the proposition of new morphological terms, are presented as results. In the anterior region of the cephalic capsule, the main characteristics found in the species of *Minixi* are: presence of the epistomal sulcus and its different morphological forms; presence of an impressed "mark", demarcating the position of the dorsal tentorial arms above the antennal foramen; occurrence of another impression that

we call foramen-epistomal impression, and the position of the antennal foramen in relation to the clypeus. In addition, in the posterior region of the head we observed different features referring to the occiput, such as: the presence of different sulci that we denominated as the superior dorsal occipital sulcus and the inferior lateral occipital sulcus, which had not yet been explored in Eumeninae; shape of the occipital carina; position of the occipital foramen on the head and the posterior tentorial pits; presence of a median sulcus on the post-genal bridge and distance between the occipital foramen and the hypostoma, among others that are presented in the character table, providing new sources of data for the group. Also, it was possible also to obtain more detailed descriptions of the structures of interest of the mouthparts, showing a greater interspecific morphological heterogeneity in the labrum and mandibles, while the maxillae and labium were more morphologically conserved among species. The morphological characteristics of the mouthparts observed are related to the labrum apical margin and its setae, the variation on mandible sulcus and the setae distribution, which were not yet explored for the group. The morphological characteristics presented and discussed in this research have potential use in Eumeninae systematics. This study also presents a standardization of morphological terminology for the head and mouthparts structures of eumenine wasps.

Key words - Eumenini, systematics, scanning electron microscopy, clarification, solitary wasps.

1 Introduction

Eumeninae is the most speciose subfamily within the Vespidae (~ 3800 species) (PERRARD et al., 2017), having high behavioral diversity and wide geographical distribution, in addition to great morphological variation. Most species have a solitary behavior, however there are some species that live in aggregations of females, where there is cooperation for the construction of the nest (BOHART; STANGE, 1965), using especially clay as raw material, but without shared care of the offspring (CARPENTER; MARQUES, 2001; GAULD; BOLTON, 1988). The biology of nest building is one of the main characteristics of the group, with species that build the nests, dig or even use pre-existing cavities (HERMES *et al.*, 2013; WEST-EBEHARD *et al.*, 2006).

Studies related to the morphological diversity of the Eumeninae, especially among the higher-level lineages, are scarce (BEUTEL *et al.*, 2014; HERMES; MELO; CARPENTER, 2014), restricted only to the Nearctic fauna (BUCK *et al.*, 2008). Most of the studies that explored morphology of wasps were and still are carried out by surveying morphological characters aimed at phylogenetic analyses (CARPENTER, 1982; HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2019; PICKETT; CARPENTER, 2010).

Vespidae, as well as the other Hymenoptera lineages, except Apidae and their relatives (BEUTEL *et al.*, 2014) have chewing mouthparts, with morphological variations among their different lineages. This morphological structuring of the mouthparts is composed of a labrum, two mandibles and the labiomaxillary complex (Hymenoptera autapomorphy) formed by the connection between two maxillae and the labium (BEUTEL *et al.*, 2014; SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973). Still, little is known about the morphological variations present in the mouthparts and head of Vespidae lineages, especially in Eumeninae wasps.

There are few available taxonomic literature for these structures, which has generated a lot of terminological confusion for many groups, not only in Eumeninae, but also for other groups of Hymenoptera (HARRIS, 1979; KARLSSON; RONQUIST, 2012; MAUSS *et al.*, 2019; PORTO *et al.*, 2016).

Thus, a more in-depth study on the descriptive and comparative morphology of Eumeninae, initially involving the head and mouthparts, important in the nesting process of Eumeninae (MAUSS *et al.*, 2019; SPRADBERRY, 1973) and structures poorly studied in the wasps are needed. Therefore, the genus *Minixi* Giordani Soika, 1978, composed of 12 species of solitary wasps distributed from the southern region of the United States to northern Argentina, is a good model for studies of descriptive and comparative morphology, since it has a taxonomic revision and a phylogenetic hypothesis recently published (HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2019).

This study presents (1) a descriptive and comparative analysis of the head and mouthparts of the wasps of the genus *Minixi*, (2) a standardization of the terminology used for head structures and mouthparts and (3) a modified protocol (PORTO *et al.*, 2016) for the clarification of the head and mouthparts for Eumeninae. Hence, this study aims to contribute to the morphological knowledge of the group, so that new inferences regarding their biology, evolution and phylogeny can be made on a more robust framework and can be used as a potential source of characters in future studies.

2 Materials and methods

In this study 107 female specimens (TABLE 1 and Appendix II) of the genus *Minixi* Giordani Soika, 1978, from the following institutions and collections were observed: AMNH - American Museum of Natural History, New York, USA (Dr. James M. Carpenter); UFMG – Coleções taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil (Dr. Fernando A. Silveira); CEUFLA – Coleção Entomológica da Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil (Dr. Marcel G. Hermes); HYMSJRP – Coleção de Hymenoptera, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista ‘Júlio de Mesquita Filho’, São José do Rio Preto, Brasil (Dr. Fernando B. Noll); MNHNPY – Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo, Paraguay (Dr. Bolívar R. Garcete-Barrett). New terms and definitions proposed in the text will be highlighted in bold.

Table 1 –Analyzed specimens. (Continued)

Species	Number of individuals observed	Collections	Clarified individuals	Prepared individuals for SEM
<i>M. brasilianum</i> (de Saussure, 1875)	21	AMNH; CEUFLA; HYMSJRP.	2	1
<i>M. suffusum</i> (Fox, 1899)	20	AMNH; HYMSJRP; CEUFLA.	2	1
<i>M. sumichrasti</i> (de Saussure, 1875)	20	AMNH; MNHNPY.	2	1
<i>M. arechavaletae</i> (Brèthes, 1903)	14	AMNH; CEUFLA	1	1
<i>M. joergenseni</i> (Schrottky, 1909)	11	MNHNPY; AMNH; HY MSJRP	1	1

<i>M. mariachii</i> Hermes & Oliveira 2016	7	AMNH	1	1
<i>M. tricoloratum</i> (Zavattari, 1911)	5	AMNH; UFMG	1	1
<i>M. brethesi</i> (Bertoni, 1927)	5	MNHPY	0	0
<i>M. mexicanum</i> (de Saussure, 1857)	2	AMNH	0	0
<i>M. bifasciatum</i> (von Schulthess, 1904)	1	AMNH	0	0
<i>M. uruguayense</i> (de Saussure, 1855)	1	AMNH	0	0
Total	107			

Fonte: Do autor (2022)

The observation and analysis of the external morphology of the head and mouthparts of the specimens was performed using a LEICA S8APO stereoscopic microscope. For analysis of the head, mandibles and other mouthparts, an individual of each species was clarified (see section 2.1 for more details). Images of interest were obtained with a Canon EOS Rebel T6 camera coupled to the stereoscopic microscope, using the Canon EOS Utility software, with subsequent assembly of the multiple layers being performed in the Helicon Focus software.

More detailed observations of the mouthparts were obtained by means of electromicrography using the Scanning Electron Microscope Leo Evo 40 (SEM), with the specimens already clarified. The standard SEM sample preparation protocol followed Alves and Perina (2012). Electromicrographs of the structures of interest were performed at the Laboratory of Electron Microscopy and Ultrastructural Analysis of the

Department of Phytopathology at UFLA (Dr. Eduardo Alves). The identification at the level of genus and species followed the identification keys proposed by Carpenter and Garcete-Barrett (2003) and Hermes and Oliveira (2016) respectively.

In the absence of morphological studies for the group, the terminology used for the description of the head structures is adapted from Snodgrass (1935), Duncan (1939), Spradbery (1973), Lanes *et al.* (2020), Vilhelmsen (1999) and Ronquist and Nordlander (1989). For the mouthparts, we adapted terminology from Michener and Fraser (1978); Snodgrass (1935); Garcete-Barret (unpublished results); Duncan (1939) and Mauss *et al.* (2019), and also the online platform HAO-Hymenoptera Anatomy Ontology in Yoder *et al.* (2010) and The Hymenoptera Glossary (see discussion of terminology). New terms and proposed definitions, due to controversial nomenclatures among the existing terms, are highlighted in the text.

3 Results and Discussion

3.1 Clarification protocol for the head and mouthparts of Eumeninae

The protocol proposed here was adapted from Porto *et al.* (2016), aiming to optimize the removal and analysis of the mouthparts of the specimen, minimizing the risk of damage during removal and separation, facilitating their observation. This protocol was tested in the laboratory at different times at each step, first with other wasp specimens (e.g. *Polistes* (Polistinae)) and later with Eumeninae. Thus, this clarification protocol was proposed, suggesting the best times and a step-by-step guide for morphological studies of these structures.

Before starting the clarification process, it is necessary to remove the wings of the specimen, since the chemical reactions that follow can lead to their deterioration. Dry-stored specimens must be placed in a humid chamber, to soften the integument and remove the structures of interest. Variations in the time of each stage of the protocol may occur according to the size and sclerotization of the specimens, since specimens with sizes ranging from 0.9 cm to 1.4 cm were used. The steps of the proposed protocol are described below.

STEP 1- With the aid of tweezers, immerse the entire specimen in a 10% NaOH (Sodium Hydroxide) solution, starting the process of heating the solution with the specimen to a temperature of 100°C in a heating plate to accelerate the process of

softening and depigmentation of the integument. Leave the specimen immersed in this temperature for 5 minutes. Afterwards, remove the specimen from the solution and proceed to step 2.

STEP 2- Immerse the specimen in a solution of H₂O₂ (Hydrogen Peroxide 3%) for 3 minutes at 100°C. The hydrogen peroxide provides additional clarification of the integument without excessive softening of it, therefore, it is necessary to pay attention to the stipulated time for specimen removal, so that there is no over-clarification and consequent loss of information about the specimen.

STEP 3- To remove any possible bubbles that may appear inside the structure and interrupt the reaction of the previous solutions, immerse the specimen in 70% alcohol at 80°C for 10 minutes.

STEP 4- After removing the specimen from the alcohol solution, wait for it to cool, thus avoiding thermal shock and consequently the damage of more fragile parts.

STEP 5- Place the specimen in a solution of C₂H₄O₂ (glacial acetic acid) for 5 minutes at room temperature to reinforce the interruption of reactions by the previous solutions and interrupt the clarification process, preventing the structures from becoming transparent in the future and loss of information. Finally, immerse the specimen in water to wash the rest of the previous solutions and store it in glycerin for later observation.

3.2 Discussion of General Terminology

To define a standardized terminology for the morphological characters presented here, several studies were analyzed, with various groups of Hymenoptera (consult Material and Methods), in addition to consulting morphological glossaries (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; SNODGRASS, 1935), mainly the HAO (Hymenoptera Anatomy Ontology (YODER et al., 2010)), in an attempt to resolve this confusion caused by the use of different terms for the same structure (synonyms) or different structures with the same name (homonyms). Therefore, we decided to maintain the proposed term of older usage, or use the term that best represents the characteristics of that particular structure, renaming them only when their use was considered inadequate and does not represent such morphological structure faithfully.

Some important general morphological terms highlighted throughout the text are: sclerites (=plates) which are less flexible areas (HAO; CHAPMAN, 2013) of the cuticle

(the outer layer of the exoskeleton, or according to Snodgrass (1935), Gibson, Read and Fairchild (1998) and Ronquist and Nordlander (1989): any sclerotized part of the exoskeleton that is separated from others by membranous regions (Conjunctiva). Another important term is the definition of what would be a foramen. Foramen is an anatomical space, an orifice present in a sclerite and surrounded by sclerites that allows the passage of internal organs, hemolymph, to the neighboring body region (HAO; SPRADBERY, 1973; RONQUIST; NORDLANDER, 1989).

Some important terminologies for describing internal structures are apodeme, apophysis and ridge. Apodeme is the term used for a process that is internal, in other words, any invaginated internal part of a sclerite that is elevated. The term apophysis is an apodeme similar to a tubercle or spine. Ridge terminology as well as sulci, suture and carina can cause confusion and ambiguity, many concepts in ontology are related to this term. Ridge can be defined as an apodeme that is extended, elongated (Fig. 1) (RONQUIST; NORDLANDER, 1989; CHAPMAN, 2013) or used as a synonym for carina (DUNCAN, 1939; MICHENER, 1944; RONQUIST; HAO; SPRADBERY, 1973; PORTO *et al.*, 2016; RONQUIST; NORDLANDER, 1989). For standardization purposes the first definition by Ronquist and Nordlanderr (1989) is the one that will be used, because carina has a different meaning in our approach. A term that is widely used for lines that may be located in the sclerite and are impressed on it, which do not correspond to a ridge, is groove (DUNCAN, 1939; GOULET; HUBER, 1993; HAO; KARLSSON; RONQUIST, 2012; MICHENER; FRASER, 1978), synonymous with impression (HAO; RONQUIST; NORDLANDER, 1989) (Fig. 1).

The use of terms for external structures such as carinas, sulcus and sutures has caused a lot of confusion and raises several questions about what is the best definition, which lead to divergences as to which term would be the most appropriate (GAULD; BOLTON, 1988; LANES *et al.*, 2020; RONQUIST; NORDLANDER, 1989). Therefore, when mentioned throughout the text: carina (kell), we are referring to an area of the sclerite that is elevated, elongated and external, that is, projected (Fig. 1) (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; HAO), which has as synonyms, ledge, ridge, crest and lamella (HAO); suture is a line that marks the fusion of ancestral sclerites (HAO; RONQUIST;NORDLANDER, 1989; CHAPMAN, 2013), that is, a line that marks the fusion of segments, then represents an “external groove”, like the post-occipital suture of insects, which is probably the only “true suture” in the head (KARLSSON; RONQUIST, 2012; PORTO *et al.*, 2016;

SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973); and sulcus, which is a line located in the sclerite that is impressed (=groove), corresponding to a process that is internal (=apodeme) and elongated (HAO) (=ridge), thus it represents a fold, depression of the tegument, an “external scar” (Fig.1) (CHAPMAN, 2013; KARLSSON; RONQUIST, 2012; LANES *et al.*, 2020; PORTO *et al.*, 2016; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; SNODGRASS, 1935). Some terms that can be found in Hymenoptera literature as synonyms for sulcus are suture and furrow.

Longitudinal Structures

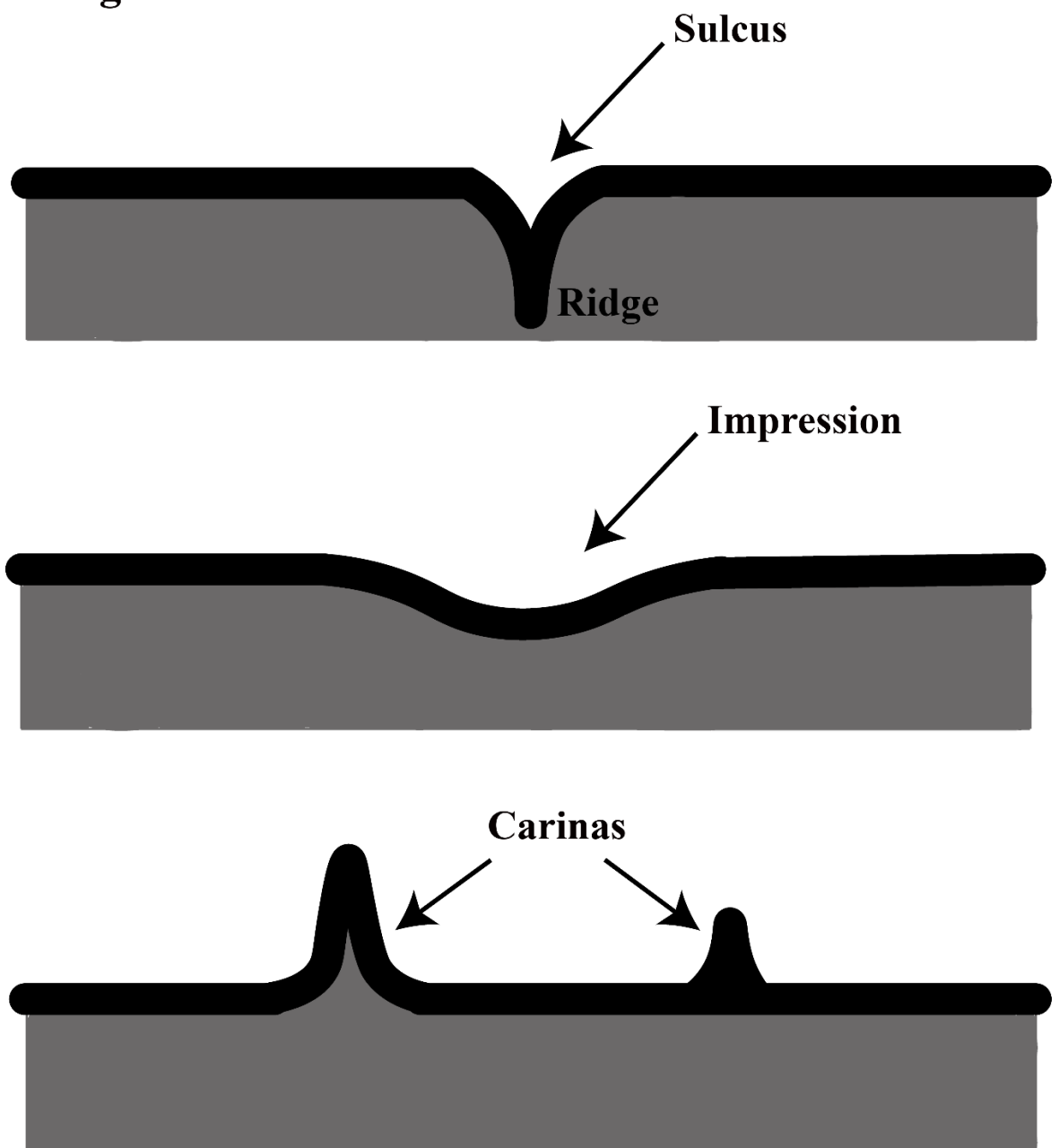


Figure 1. Terminology for general terms in use here for the head and mouthparts of Eumeninae. Morphological representations modified from Lanes *et al.*, (2020) and Ronquist and Nordlander (1989). Note: Impression= groove.

Fonte: Do autor (2022).

3.3 Description and discussion of the Head of species of *Minixi* Giordani Soika, 1978 (*Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae*)

Head

The head of the Eumeninae wasps, like other wasps, consists of a rigid, strong, sclerotized cephalic capsule, formed by fused sclerites, attached to the mesothorax by a flexible membrane (neck membrane). In addition, they have hypognathous head with mouthparts directed downward (DUNCAN, 1939; GAULD; BOLTON, 1988; RICHARDS, 1977; SPRADBERRY, 1973). The lines indicating that sclerite fusion has occurred are here called sutures (post-occipital suture), the rest are called sulcus and carinas. (BEUTEL *et al.*, 2014; DUNCAN, 1939; GAULD; BOLTON, 1988; SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973). Many carinas and sulcus were observed on the posterior region of the head, however there are no studies that presently attempt to define these in Eumeninae, and less still use them as a source of characters for phylogenetic analysis.

Many terms used in the literature, not only in Eumeninae, but in most part of the Hymenoptera, besides the sulci, carina and suture, cause confusion in morphological descriptions. Changes in terminology or the introduction of new terms that correspond to more frequent and broader terms in use for other Hymenoptera are of extreme importance (BUCK, 2008; DUNCAN, 1939; KARLSSON; RONQUIST, 2012; LANES *et al.*, 2020; MICHENER, 1944; PORTO *et al.*, 2016; ROIG-ALSINA; MICHENNER, 1993; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973;).

The structures of the cephalic capsule of Eumeninae are similar to those of other groups of Hymenoptera (for general and detailed treatments of morphology see DUNCAN, 1939; SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973). In this study we have decided to present some structures of the head in two regions, anterior (front) and posterior, thus facilitating the localization of the structures and the understanding of the morphological variations of the group of interest, the *Minixi* and the implications in Eumeninae. Descriptions of structures of the cephalic capsule, either external or internal

features, described so far are still neglected. Detailed morphological structures that may become a source of information for morphological and phylogenetic studies for the group are described below.

Anterior (Front) Region of the Head

The regions that form the cephalic capsule in the anterior region of the head are: vertex, gena, frons, antennal rim (=antennal sclerite), and the clypeus. The vertex (Fig. 2a) is located on the top of the head dorsally, between the frons and occiput (posterior region of the head), bounded anteriorly by the ocelli, laterally by the posterior margin of the compound eye, and posteriorly by the occipital carina (CHAPMAN, 2013; LANES *et al.*, 2020; MICHENER, 1944; MIKÓ *et al.*, 2007). The vertex bears the median or anterior ocelli (Fig. 2b) and the lateral or posterior ocelli (Fig. 2c) and in some species of Eumeninae the cephalic foveae, morphological structures unique within Eumeninae (CARPENTER; CUMMING, 1985), located behind this sclerite (BUCK, 2008; Fig. 4.2; HERMES; CARPENTER, 2012) in both males and females (CARPENTER; CUMMING 1985; BUCK, 2008) (e.g., *Odynerus*, *Parancistrocerus*, *Stenodynerus* and *Montezumia*). *Minixi* species, however, do not have such structures on the vertex, but may show morphological variations in the ocelli, such as indentations on their sides, as in *M. suffusum* (Fig. 13).

The gena is the lateral area of the head, below or behind the compound eyes and lateral to the vertex (CHAPMAN, 2013; LANES *et al.*, 2020; SNODGRASS, 1935), with no marked morphological differences among species of *Minixi*. Both the gena and the vertex are not delimited by sutures, sulcus or carinas (BEUTEL *et al.*, 2014). However, on a broader level, such as superfamily, the gena has important morphological features to distinguish the Eumeninae from the Polistinae and Vespinae. In *Minixi* and in Eumeninae as a whole the gena narrows near a point ventrally, whereas in the others it is broad throughout, not narrowing ventrally (BUCK, 2008, Figs.1.9 and 1.10). Some differences in the gena of some groups of Eumeninae, e.g. the *Alphamenes*, have been used in taxonomic studies, such as the differences in "temples" whether they are broad or narrow (GARCETE-BARRETT, 2001). Some authors consider the temple as a continuity of the gena, until the limit of the posterior region of the head (TOWNES; GUPTA, 1962; RICHARDS,1977; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998). However, other authors consider the gena and the "temple" as encompassing a single area, called

only the gena (GOULET; HUBER, 1993; PRENTICE, 1998; HAO; KARLSSON; RONQUIST, 2012; LANES *et al.*, 2020). Thus following these authors and as there is no perceptible delimitation between gena and temple in *Minixi*, coupled with the lack of arguments to distinguish these regions as different (LANES *et al.*, 2020), we consider the term gena as the most appropriate terminology for Eumeninae. Thus, temple is considered synonymous with gena (HAO). This sclerite in the *Minixi* has variably distributed but well-defined punctations.

In the frontal region of the head there are two main plates, the frons (Fig. 2d) and the clypeus (Fig. 2e), which are separated from each other transversely by the epistomal sulcus (Figs. 2f, 8-13) (discussed below) (SNODGRASS, 1935). The frons is located above the clypeus, between the epistomal sulcus and the ventral margin of the anterior ocelli (=median ocelli), bounded laterally by the inner margin of the compound eye (HAO; SNODGRASS, 1935; DUNCAN, 1939; SPRADBERY, 1973; GAULD; BOLTON, 1988; MIKÓ *et al.*, 2007; LANES *et al.*, 2020). Other terms have been assigned to the frons, and even divided it into different parts such as: upper face (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998), Lower face, for the region between the clypeus and the antennal foramen and above it, front (GAULD; BOLTON, 1988), and frons being the central part between the antennal foramen and the median ocelli (KARLSSON; RONQUIST, 2012; RICHARDS, 1977). In the taxonomic literature of wasps, especially Eumeninae wasps, the most common term in use is frons for the entire region, without the need for subdivisions (DUNCAN, 1935; HERMES; MELO, 2008; GARCETE-BARRET, 2009; HERMES *et al.*, 2014; GRANDINETE *et al.*, 2015; HERMES; OLIVEIRA, 2016; FERREIRA *et al.*, 2017; HERMES; OLIVEIRA *et al.*, 2019).

The frons in *Minixi* has several punctations (Figs. 8-13), which can be variable between and among species, in addition to the presence of pilosity. The area between the antenna, also known as the interantennal region (CARPENTER; CUMMING, 1985; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2019), may have a sulcus, narrow and short, as mentioned by Hermes and Oliveira (2016, Figs. 2 and 5; Fig.4 and 8) for most species of the genus, except in *M. mariachi*. The interantennal region in all species is elevated laterally, and may have a rounded elevation in *M. brasilianum*, *M. mexicanum*, *M. suffusum*, *M. brethesi* and *M. mariachi* or longitudinally cariniform in *M. tricoloratum*, *M. arechavaletae*, *M. bifasciatum*, *M. joergenseni*, *M. sumichrasti* and *M. uruguayense* (HERMES; OLIVEIRA, 2016). In

general, the frons may also contain a longitudinal median line, which can be represented by a sulcus or a carina, which when complete, appears in the median region of the posterior margin of the clypeus and reaches the median ocelli (LANES et al., 2020). This line has received several names, such as median frontal carina (SPRADBERY, 1973), frontal carina ((linear impression on the frons by AZEVEDO, 1999) GAULD; BOLTON, 1988)), frontal line (HAO; LANES *et al.*, 2020) and frontal suture (DUNCAN, 1935; MICHENER, 1944, 2000,) for example. Here the terminology we apply is the term frontal line, due to its wide use in Hymenoptera. The widely discussed frontal line is supposed to result from the fusion of the frontal carina (called by Snodgrass (1935) frontal sutures, a subdivision of the epicranial suture) conspicuous in most Hymenoptera, and that it probably does not correspond to a true carina in wasps and bees, since there is little indication, i.e., traces of its presence at less comprehensive taxonomic levels (DUNCAN, 1939; MICHENER, 1944). However, in *Minixi* we can see indications of its presence (Figs. 2i, 4i, 10, 12, 13,18-19, 21-22). The frontal line extends to the median ocelli in *M. mexicanum* and *M. sufussum*, and in other *Minixi* species it has varied dimensions, but does not reach the median ocelli.

The clypeus (Fig. 2e) is fused dorsally to the frons along the epistomal sulcus (Fig. 2f) that defines its upper limit (DUNCAN, 1939; MICHENER, 2000; SPRADBERY, 1998). Some structures in this region are known for many groups, however some variations and forms are not much discussed in the literature of Eumeninae. Most works on Eumeninae focusing on morphological structures of the anterior region of the head are often related to shape, size and presence or absence of lamellae at the apex of the clypeus, density of punctuations and emargination of the clypeal teeth, mainly in phylogenetic treatments (CARPENTER; CUMMING, 1985; FERREIRA; OLIVEIRA; HERMES, 2018; HERMES; MELO, 2008; HERMES; CARPENTER, 2012; GRANDINET *et al.*, 2015; HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2017; OLIVEIRA et al., 2019). Hermes and Oliveira (2016) comment on these variations in *Minixi* species, which have a markedly convex clypeus. Among these structures little discussed in the Eumeninae literature, an internal one called epistomal ridge (SNODGRASS, 1935; VILHELMSSEN, 2011) draws attention in *Minixi*. This externally corresponds to the epistomal sulcus (Figs. 2f, 4f; 6-7; 14-19), mentioned previously that delimits the clypeus above and laterally, i.e., a sulcus that marks the boundary between the clypeus and the frons (MICHENER, 1944; SPRADBERY, 1973; RONQUIST; NORDLANDEER, 1989; CHAPMAN, 2013; LANES *et al.*, 2020).

In *Minixi*, as in Hymenoptera in general, the epistomal sulcus is often arched upward, and this change in the position of the sulcus extends the clypeus upward, almost near the base of the antennae, and thus reduces the area of the frons (DUNCAN, 1939; SNODGRASS, 1935). It was observed in the examined material that the epistomal sulcus presents different forms, and may be continuous as in *M. joergenseni* (Figs. 4f, 8, 14), *M. brasilianum*, *M. sumichrasti* (Figs. 11, 15), *M. tricoloratum* (Figs. 2f, 9, 16), *M. arechavaletae* (Figs. 10, 17, 21), *M. bifasciatum*, *M. brethesi* and *M. mariachi* (Figs. 7, 12, 18, 22) or interrupted in the median region of the base of the clypeus in *M. suffusum* (Figs. 6, 13, 19), or forming an elongated U-shape in *M. uruguayense*. In species that present a continuous sulcus this can be slightly emarginate in the middle as in *M. mariachi* (Figs. 7, 18, 22) and *M. brasilianum* or deeply emarginate, forming a lying “S” in the median region of the sulcus in *M. arechavaletae* (Fig. 17), *M. joergenseni* (Figs. 4f, 18), *M. sumichrasti* (Fig. 15), *M. uruguayense*, *M. brethesi*, *M. bifasciatum* and *M. tricoloratum* (Figs. 2f, 16). It is interesting to note that in some species of Zethini, such as *Raphiglossa* Saunders, 1850 (HERMES; MELO, CARPENTER, 2014; Fig. 2), the epistomal sulcus is located between the antennae, almost above them and in a continuous inverted U shape, with sinuosity on the sides, unlike most Eumeninae, in which the sulcus is located below the antennae, with a short or long distance between the antennae and the epistomal sulcus (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014, Figs. 3 and 5 for example) as in the *Minixi* species analyzed. In addition, between the compound eyes and the clypeus, *Minixi* species present laterally rounded and well delimited lobes (Figs. 2g, 10-11).

The epistomal sulcus transversely separates the frons and clypeus by connecting pairs of anterior tentorial pits (Figs. 2h, 4h, 6-7, 14-19), which lie at the end of this sulcus, marking the position of a deep internal invagination for formation of the anterior tentorial arms (CHAPMAN, 2013; GAULD; BOLTON, 1988; SNODGRASS, 1935). In *Minixi* just above the epistomal sulcus are positioned the anterior tentorial pits that are separated in these groups by a short distance from the antennal foramen and are situated at the dorso-lateral angles of the clypeus, as in some groups of corbiculate bees (DUNCAN, 1939; MICHENER, 1944; PORTO *et al.*, 2016). In other groups of Hymenoptera such as Bethyridae, the epistomal sulcus is located above or between the antennae, while the anterior tentorial pit is located below the antennal foramen and on its lateral side (LANES *et al.*, 2020). In the posterior region of the head (see section below), posterior tentorial pits can be found at the posterior end of the postoccipital

suture (Figs. 3, 5, 24-29) (DUNCAN, 1939). However, it was not possible with the clarified material to observe details. The anterior and posterior tentorial pits indicate the location where the arms of the tentorium are invaginated (BEUTEL *et al.*, 2014; PORTO *et al.*, 2016; SPRADBERRY, 1973).

Anterior tentorial pits are located and are well visible extending apically as a deep sulcus laterally along the epistomal sulcus and just above it in *Minixi* (Figs. 2h, 4h, 6-7, 8-19). Its position relative to the antennal rim (Figs. 2k, 14-19) (discussed below) and above the epistomal sulcus, in addition to morphological shape, may vary among species. In *M. suffusum* (Figs. 6, 19) the anterior tentorial pit is not "abutting" the epistomal sulcus as in other *Minixi* species, thus being closer to the antennal rim than to the epistomal sulcus above the clypeus. In other groups of Hymenoptera these may be located between the antennal rim, well below them and above the epistomal sulcus, on the lateral side (RONQUIST; NORDLANDER, 1989). In addition the anterior tentorial pits may be located lateral to the antennal rim, as in *M. joergenseni* (Fig. 14) and *M. suffusum* (Figs. 6, 19) or beyond the lateral of it as in *M. brasilianum*, *M. uruguayense*, *M. sumichrasti* (Fig. 15), *M. tricoloratum* (Figs. 2h, 9, 16), *M. arechavaletae* (Figs. 10, 17, 21) and *M. mariachi* (Figs. 7, 12, 18). Regarding the shape of the anterior tentorial pit it can be triangular shaped as in *M. mariachi* (Figs. 18, 22), slit-shaped, narrow in *M. arechavaletae*, *M. suffusum*, *M. tricoloratum* (Figs. 17, 19, 16 respectively) or rounded as in *M. joergenseni* (Fig. 14), *M. uruguayense* and *M. sumichrasti* (Fig. 15).

It may occur that a pair of dorsal tentorial arms arises from the anterior tentorial arms and these arms attach to the dorsal wall of the head, laterally to the antennal foramen, by shortened muscles (CHAPMAN, 2013; SNODGRASS, 1935; RONQUIST; NORDLANDER, 1989). In comparison to the attachment of the other tentorial arms, this one does not leave external traces on the head, in some Hymenoptera, like the Braconidae, for example (KARLSSON; RONQUIST, 2012). However, in some groups of Hymenoptera, such as the Cynipoidea, although the attachment point is not marked on the external surface, this region of the head has an impressed "mark" marking the localization of the dorsal tentorial arms (RONQUIST; NORDLANDER, 1989; BEUTEL *et al.*, 2014). In the *Minixi* it is possible to observe this impression with a certain clarity in the clarified material, which appears in the form of a point above the antennae on the frons, on its side (Figs. 2j, 4j, 6-7, 8-9, 14-16). Below the antennal foramen at the apex in the opposite direction and dorsolateral to the dorsal tentorial arms, in the *Minixi*, there is also another prominent rounded point-shaped impression,

apparently not yet described in the literature. This structure is well visible in the clarified material, however, we did not find a name to define it in any studied group, so we defined the term **foramen-epistomal impression** (Figs. 2m, 4m, 6-7; 9, 14, 16), relating its position below the foramen and between it and the epistomal sulcus.

Above the clypeus posteriorly to the epistomal sulcus, is localized the antennal foramen (PORTO *et al.*, 2016; VILHELMSSEN, 2011; HAO) from where the antennae arise (MICHENER, 2000; MIKÓ *et al.*, 2007). The terminology for this sclerite is confusing, because some authors use other terms for this same structure such as antennal socket (ROIG-ALSINA; MICHENER, 1993; MICHENER, 1944, 2000; SNODGRASS, 1910, 1942), torulus (YODER, 2004; KIRBY; SPENCER, 1828; GAULD; BOLTON, 1988) toruli (GAULD; BOLTON, 1988; BEUTEL *et al.*, 2014; SHARKEY *et al.*, 2012) and antennal alveolus (MICHENER, 2000). Another problematic nomenclature is the term "antennal sclerite" for the region surrounding the antenna, for example, because it is related to several concepts in ontology and its terms antennal socket and antennal rim were considered to be synonyms (MIKÓ; DEANS, 2009; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; MICHENER, 1944). Considering this scenario and the interest of standardization of the nomenclature for the study group, the terminology that we consider more appropriate for the region surrounding the antenna is the use of the term antennal rim (Figs. 2k, 10) instead of antennal sclerite, because the rim is defined as a carina extending along the margin, ridge or edge of a sclerite that in this case is externally involving the antennal foramen (Fig. 2l) (MIKÓ *et al.*, 2007; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; KARLSSON; RONQUIST, 2012; MIKO, 2009; PORTO *et al.*, 2016; BALHOFF *et al.*, 2013).

The antennal rim in *Minixi* (Figs. 2k, 4, 10) are well delimited and developed, with a rounded shape. In addition there is the presence of sparse and well pronounced punctations along the extension of the antennal foramen (Figs. 11-19). In all *Minixi* species observed and likely in most lineages of Eumeninae (e.g. *Brachymenes*, *Zeta*, *Delta*, *Pachymenes*, *Eumenes* among others) as observed by Hermes *et al.* (2014), the antennal foramen is positioned above the ventral margin of compound eyes, unlike other groups of Hymenoptera such as some species of Chrysidoidea (VILHELMSSEN, 2011). In addition, the position of the antennal foramen in relation to the clypeus is diverse and variable within Hymenoptera and within many of their superfamilies (VILHELMSSEN, 2011). Usually the antennae are articulated and more or less situated in the median region of the front, but the precise position of the antennal rim on them varies among

different groups of Hymenoptera, and may be located far below, close to the mandibles (RICHARDS, 1977) or far apart as in *Minixi*.

The antennae are inserted in the antennal foramen, between or above the compound eyes (SNODGRASS, 1935; HAO) and in *Minixi*, as in the Vespidae in general, they have 12 articles in the flagellum in the females and 13 in the males, with a well-known morphology for insects in general: scape, which in general is more elongated, pedicel and the flagellum divided into flagellomeres. The males of most genera of Eumeninae have a striking morphological modification of the last antennal segment, where it curves backwards in the shape of a hook or curl at the apex towards the basal segments, which helps the males during copulation to retain the female by the antennae (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; CARPENTER, 1982; CARPENTER; CUMMING, 1988; BUCK, 2008; SPRADBERRY, 1973). Hook shape is a unique morphological feature within the Vespidae (CARPENTER; CUMMING, 1981). The last male flagellomere can have numerous morphological modifications in Eumeninae, such as reduction in size of the last segments, as in many species of *Pachodynerus* and *Pterocheilus*. (CARPENTER; CUMMING, 1981; BUCK, 2008). In the *Minixi*, these have pilosity and punctations, and the differences are mainly in the shape: in *M. bifasciatum* the flagellomere 11 is rounded, while in the other *Minixi* with known males they are extremely pointed (male unknown for *M. uruguayense*), another examples of Eumeninae with this feature are *Alphamenes* (HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2019) and *Stenosigma* (FERREIRA *et al.*, 2018). Other examples of structure variation is the shape of the last flagellomere in males of *Pirhosigma transfluvium* Ferreira & Oliveira, which has a triangular shape, folded and short (FERREIRA *et al.*, 2017). The flagellomere 11 can also be very short, when it does not reach the apex of flagellomere 9 as in *M. tricoloratum*, or long, when it reaches or exceeds the apex of flagellomere 9, as in other *Minixi* species.

A morphological structure localized on the flagellomeres in males of Eumeninae, are called tyloids, which are elevations of the cuticle, in other words, longitudinal prominences or keels (RICHARDS, 1977) that can be narrow or wide depending on the group (HERMES; OLIVEIRA, 2016; FERREIRA *et al.*, 2017; OLIVEIRA *et al.*, 2017; OLIVEIRA, *et al.*, 2019; CARPENTER; CUMMING, 1981; STEINER *et al.*, 2010). Most males of *Minixi* have the tyloids broad and rounded, with the exception of *M. brasilianum* and *M. sumichrasti* that have these narrow ones, as well as *Alphamenes*

(HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2019). However, such structures are more common in Vespinae (CARPENTER; CUMMING, 1985).

Laterally to the clypeus and between the inferior margin of the compound eyes and the base of the mandibles lies the malar space (HAO, SPRADBERY, 1973; HERMES *et al.*, 2014; PORTO *et al.*, 2016; LANES *et al.*, 2020; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; SPRADBERY, 1973; BALHOFF *et al.*, 2013; GAULD; BOLTON, 1988). Some authors use the terms oculo-malar space (DUNCAN, 1939), malar area (MICHENER, 1944, 2000; SARMIENTO; CARPENTER, 2006) or malar region (MIKÓ *et al.*, 2007) to designate the same part of the head, or the more general term gena (SNODGRASS, 1935, GAULD; BOLTON, 1988). So in an attempt to correspond with the more general terminology used in Hymenoptera the most appropriate term in use is malar space. In *Minixi*, this space is very narrow, almost imperceptible, because the distance between the inferior margin of the eye and the base of the mandible are extremely short (Figs. 2n, 8-12). It is notable that in the most expressive work known for Eumeninae, employing morphological characters (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014), all specimens used for the group, as well as *Minixi* have a very narrow malar space, e.g. *Alphamenes*, *Eumenes* (Eumenini), *Monobia*, *Montezumia*, *Hypodynerus* (Odynerini). Other Vespidae groups like the Masarinae *Gayella eumenoides* (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014, Fig. 8) *Paramasaris richardsi* (HERMES; GARCETE-BARRETT, 2009, Fig. 9; GARCETE-BARRETT, 2001) and the Polistinae *Polistes versicolor* (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014) for instance have a very wide malar space. This morphological difference may indicate the importance of this region for more broad phylogenetic studies, which can be expanded to other lineages of Hymenoptera.

Posterior Region of the Head

The posterior region of the head consists of the postgena, occiput, post-occiput and hypostoma sclerites that constitute the cephalic capsule in this region (SPRADBERY, 1973; GOULET; HUBER, 1993). The regions of the head are often difficult to delimit, thus the indications of their limits come mainly from the sutures, sulcus and carinas (SNODGRASS, 1935). The impressions or grooves on the head are post-occipital suture (Fig. 3b), the unique line present on the head of all Ectognatha corresponding to an intersegmental limit, which forms a ring around the occipital foramen (Figs. 3c, 5)

where the "neck" of the insect passes, and the occipital carina (Fig. 3d) which usually originates from a defined carina, marking the posterior part of the cephalic capsule (SPRADBERY, 1973; SNODGRASS, 1935; CHAPMAN, 2013).

The occiput is positioned dorsally in the posterior region of the head, between the occipital carina and the post-occipital suture, and is thus a concave area surrounding the occipital foramen (Figs. 3a, 5, 29-35) (SNODGRASS, 1935; GOULET; HUBER, 1993; SPRADBERY, 1973; KARLSSON; RONQUIST, 2012; HAO; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; DUNCAN, 1939; LANES *et al.*, 2020). In many insect lineages it forms a horseshoe-shaped band also called the occipital arch (SNODGRASS, 1935) or this term is applied to the occiput area in combination with the postgena (DUNCAN, 1939). The term is considered obsolete (HAO) and no longer used, especially in Hymenoptera. Further nomenclatural terms have been attributed to this region as synonyms, such as postgena (YODER, 2004), alavertex, postcranium and protocranium (ZAMBORI; STEINMANN, 1999). Dorsolaterally encircling the occiput is the occipital carina (Figs. 3d, 5, 25, 26, 28, 31, 33, 35) (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; HAO; SHARKEY, 1997; SPRADBERY, 1973; KARLSSON; RONQUIST, 2012; PORTO *et al.*, 2016; VILHELSEN, 2011; SHARKEY *et al.*, 2012). This carina, according to Snodgrass (1935) and Duncan (1939), is generally not perfect or not present, which causes difficulties in delimiting the areas of occiput and postgena, as for example in some lineages of Apidae (MICHENER, 1944) and parasitic wasps (GOULET; HUBER, 1993). A lot of terms have been used for this carina that are now considered synonyms like preoccipital ridge (MICHENER, 1944; MICHENER, 2000) and nuchal carina (BROWN, 1974), a term that was widely used for Formicidae.

However, when looking at species of *Minixi*, a general pattern can be observed: a complete and well delimited occipital carina is present in this region, and the horseshoe shape does not apply to this group. The occiput in *Minixi* has well developed bristles and sparse punctations on the lateral surfaces, which become less numerous in the middle region, as well as the presence of another morphological structure in the shape of carinae or sulcus, which apparently have not yet been described in the literature in Hymenoptera. In *Minixi* species, the occipital carina extends and encircles completely the occiput dorsolaterally (Figs. 3d, 4, 25, 26, 28, 31, 33, 35). In certain species, this carina appears well developed and elevated in the dorsal median region of the occiput, as in *M. suffusum* (Fig. 20), *M. mexicanum*, *M. tricoloratum*, *M. brasilianum* (Fig. 35) and *M. mariachi*, while in the other species it is apparently not elevated. It is interesting

to note that in some lineages of Apidae and parasitic wasps such as Braconidae, this carina does not extend over the occiput region (MICHENER, 1944; KARLSSON; RONQUIST, 2012; GOULET; HUBER, 1993), as observed for *Minixi*. Garcete-Barret (2014), studying the occipital carinae in certain lineages of Eumeninae, has interpreted the occipital carina as an almost unique and continuous structure in most species of Eumeninae, in consonance with what has been observed in *Minixi*. In the majority of hymenopterans with an occipital carina, the carina reaches the posterior ventral margin of the head (VILHELMSSEN, 2011), as in the *Minixi*. However, in some taxa there is a variation in the ventral extremities of this carina, as in Aculeata and Apocrita (VILHELMSSEN, 2011), indicating an important source of phylogenetic information for several taxa.

In the occipital region of the *Minixi* it is also possible to recognize the existence of downwards arched impressions, apparently internal, which can only be determined due to the clarification of the exoskeleton. Thus, we denominate them as sulcus (Figs. 3ef, 5ef, 24-35). It is especially complicated to delimit them, due to the gap of knowledge in the Hymenoptera literature and the divergent and confusing terminology (VILHELMSSEN, 1999; MICHENER, 1944). *Minixi* show two sulci in this region, one sulcus on the dorsal surfaces of occiput, above the occipital foramen and below the occipital carina, designated here as the **superior dorsal occipital sulcus** (Figs. 3e, 5) and another on the laterals of occiput beside the occipital foramen, nominated here as the **inferior lateral occipital sulcus** (Figs. 3f, 5). Morphological variations in these sulci were observed in the species of *Minixi*. It is important to discuss the validation of some names for this sulcus, because the sulcus delimited here is not the same as the one observed by Vilhelmsen (1999) in older hymenopterans and are not homologues, because the sulcus is transversal and extended from the occipital foramen, diverging from many researchers, who have used this term to designate a different structure. In this way the terminology occipital sulcus corresponds to the region and position that was observed in *Minixi* and other hymenopterans by several researchers, like Michener (1944, 2000), Roig-Alsina and Michener (1993). Duncan (1939) previously referred to this sulcus as the lateral postgena sulcus. Suggesting a terminology change and entering a new term Porto *et al.* (2016) suggested the use of arched sulcus of occiput not only for corbiculate bees, but also for Hymenoptera. The term occiput sulcus, however, is self-informative already. In some species of *Minixi* the occipital sulcus are very near, or interrupted in different positions of occiput. However, despite this difficulty we have

delimited these arched sulci as follows in an attempt to standardize them: **superior dorsal occipital sulcus** and **inferior lateral occipital sulcus** (Figs. 3ef, 5ef, 24-35).

The superior lateral occipital sulcus is short and visibly interrupted in the median region and continues on the other lateral in all clarified species, but in *M. joergenseni* (Figs. 5f, 26-27), *M. brasilianum* (Fig. 35), *M. arechavaletae* (Figs. 24- 25) and *M. mariachi* (Figs, 28-29), the sulcus does not extend beyond the posterior tentorial pits on the occipital foramen. In the species *M. suffussum* (Figs. 32-33), *M. sumichrasti* (Figs. 30-31) and *M. tricoloratum* (Figs. 3f, 34) the sulcus is lengthy, extending beyond the position of the posterior tentorial pits. The **superior dorsal occipital sulcus** is variable and difficult to delimitate, and in most species it is interrupted in the superior dorsal median region of the sulcus, or it may be interrupted at any position before the middle region and then continued, except in *M. brasilianum* (Fig. 35), which is continuous. This sulcus does not extended beyond the inferior lateral occipital sulcus. The superior dorsal occipital sulcus, however, can be relatively longer or shorter. In *M. joergenseni* it is shorter, because it is no longer than the beginning of the inferior lateral occipital sulcus (Figs. 5f, 26-27), unlike the remaining species, which extends further. In some species both occipital sulcus may be very close to one another, almost fused like in *M. arechavaletae* and *M. brasilianum*. Morphological variations in this sulcus, may indicate a new source of unexplored morphological characters in the systematic history of Eumeninae. These modifications that appears in the occiput region not only in Eumeninae, but Hymenoptera as a whole, are considered to be of paramount importance to reinforce the cephalic capsule and stabilize the tension that is imposed when the mandibles muscles are active (VILHELSEM, 1999).

The occipital foramen is the center orifice of the posterior region of the head, surrounded dorsally by the occiput and ventrally by the postocciput (KARLSSON; RONQUIST, 2012; SNODGRASS, 1935; VILHELMSSEN, 2011; HAO; LANES *et al.*, 2020). This is the opening from the head to the cervix, which can be narrow or wide (VILHELSEM; 1999; SNODGRASS, 1935). Through this opening occurs the passage between the head and the mesosoma of internal structures of the cervix. A term that has widely been used for this foramen was foramen magnum (DUNCAN, 1939; ROIG-ALSINA; MICHENER, 1993; GOULET; HUBER, 1993), making an analogy with vertebrate anatomy, but this term is not applied in entomology and the appropriate nomenclature in use is occipital foramen (HAO; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; LANES *et al.*, 2020; VILHELMSSEN, 2011; PORTO *et al.*, 2016; KARLSSON;

RONQUIST, 2012; SPRADBERY, 1973; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998). In *Minixi* the occipital foramen is relatively wide and located in the center of the cephalic capsule and has a rectangular shape (Figs. 3c, 4, 24-29). Another foramen found in the cephalic capsule and in the posterior region of the head is the oral foramen. This is an opening situated anteroventrally to the head, where the mouthparts are placed (HAO; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; KARLSSON; RONQUIST, 2012; GOULET; HUBER, 1993). Many terms have been applied to this internal space, including oral cavity (DUNCAN, 1939), preoral cavity (BEUTEL *et al.*, 2014; DUNCAN, 1939), oral fossa and buccal cavity (GAUD; BOLTON, 1988), oral cavity (KARLSSON *et al.*, 2012) among several other terms, which has caused confusion in many morphological studies.

The postocciput sclerite is positioned between the postoccipital suture (Figs. 25, 27, 30, 32, 34) and the occipital foramen (KARLSSON; RONQUIST, 2012; SNODGRASS, 1935). This suture separates the postocciput from the occiput (LANES *et al.*, 2020; SNODGRASS, 1935; RONQUIST; NORDLANDER, 1989). *Minixi* post-occiput is ring-shaped and narrow (Figs. 25, 27, 30, 32, 34), however it was not possible to observe it more internally, because in this region there is a lot of musculature and the clarification did not allow to describe with confidence the morphology of this sclerite and the occipital foramen. Most probably the clarification may have damaged some structures, because these regions are very delicate. Dorsally located at the inferior margin of the postoccipital suture are a pair of posterior tentorial pits that correspond to the posterior tentorial arms (MICHENER, 1944; SNODGRASS, 1935; KARLSSON; RONQUIST, 2012; DUNCAN, 1939). This apophysis can be observed in the *Minixi* as an impressed mark on the lateral sinuosity of the postoccipital suture, unlike the rounded point shape found in the tentorial pits of other taxa (Figs. 3g, 5g; 25, 27, 28, 30).

The sclerite present in the posterior and lateral region of the posterior surface of the cephalic capsule and below the occipital foramen is termed postgena (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; MICHENER, 1944; DUNCAN, 1939; SNODGRASS, 1935; GOULET; HUBER, 1993; KARLSSON; RONQUIST, 2012). When the occipital carina is absent, the gena and postgena are continuous sclerites and are collectively designated gena (GOULET; HUBER, 1993; MICHENER, 1944). The terminology used for this sclerite causes a lot of confusion. For instance Spradbery (1973) calls the region anterior to the occipital carina postgena, but clearly this region delimited by the occipital carina is the gena, since the lateral area, situated below and behind the compound eyes and

anterior to the occipital carina, when present, is called by several authors as gena, being the postgena the lateral and posterior area of the gena (SNODGRASS, 1935; LANES *et al.*, 2020; GOULET; HUBER, 1993). In the *Minixi*, the postgena as a whole presents well defined and sparse punctations, which decrease towards the base of the occipital foramen (Figs. 3k, 4, 25, 27, 31, 34).

Posteriorly the postgena forms the post-genal bridge (internally) (Fig. 3h), which provides support for the mouthparts (SPRADBERY, 1973; GOULET; HUBER, 1993; HAO; KARLSSON *et al.*, 2012; SNODGRASS, 1935; BELTEL *et al.*, 2014). Post-genal bridge is a term used for the posteromedian region of the head, which lies between the occipital foramen and the oral cavity, indicated by a median line between them (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; KARLSSON; RONQUIST, 2012; VILHELSEN, 1999, 2011; MIKÓ *et al.*, 2007). The post-genal bridge formation happened when the postgena was expanded medially between the occipital and oral foramen to fuse or narrow, as indicated by the formation of a median longitudinal sulcus. It happened in the lineages of Siricoidea and in the common ancestor of the Orussoidea and Apocrita (RASNITSYN, 1988). This sister-group relationship is still supported by several authors (SHARKEY *et al.*, 2012; VILHELMSSEN *et al.*, 2010; HERATY *et al.*, 2011). In addition to the formation of this sulcus, the presence of the postgenal bridge can be inferred due to the separation of the posterior tentorial pits from the oral foramen by a relatively significant distance (VILHELMSSEN, 1999, 2011; DUNCAN, 1939; VILHELMSSEN, 2011). Certain terms have been used also for this sclerotized region between the occipital and oral foramen in Hymenoptera, such as hypostomal bridge, because of its position related to the hypostoma (SNODGRASS, 1935; GAULD; BOLTON, 1998; ROSS, 1937) and to the postoccipital bridge (MICHENER, 1944). Nonetheless, the most appropriate term we consider in consonance with various authors is the post-genal bridge, because this region is composed mainly of postgenal structures (DUNCAN, 1939; GAULD; BOLTON, 1993; PORTO *et al.*, 2016; VILHELSEM, 1999; MIKÓ *et al.*, 2007).

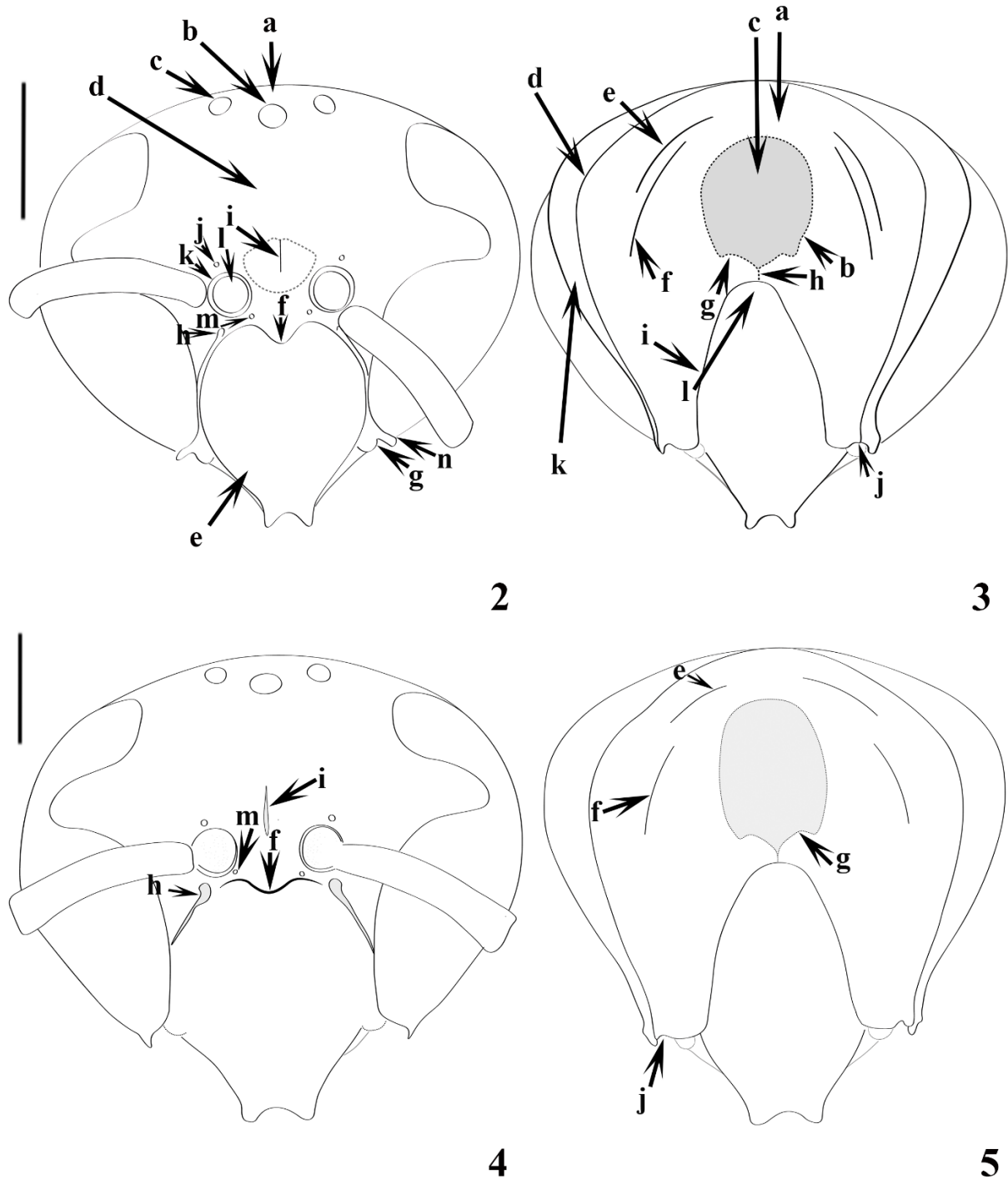
Divergent terminologies were also attributed to the median line, formed in the region of the postgena, as median sulcus of the postgenal bridge (MIKÓ *et al.*, 2007), medioccipito-genal suture (LANES *et al.*, 2020), median longitudinal sulcus (VILHELSEM, 1999), longitudinal sulci on ventral head sclerotization (VILHELMSSEN, 2011) and postgenal suture (HAO). The nomenclature followed by us is the one proposed by Mikó *et al.* (2007) **median sulcus of the postgenal bridge** (Figs.

3h, 5h), for standardization purposes. This sulcus has been observed in some Hymenoptera lineages, such as parasitoid wasps in Scelionidae, Ichneumonidae (MIKÓ *et al.*, 2007; VILHELMESEN, 2011), flat wasps Bethyridae (LANES *et al.*, 2020), Vespinae (DUNCAN, 1939) and others. In Symphyta, in most Apoidea and some lineages of parasitoid wasps, the presence of this sulcus has not been noticed (VILHELMESEN, 2009, 2011; MICHENER, 2000, 1944; SNODGRASS, 1935; RONQUIST; NORDLANDER, 1989), likely due to the approximation and nearly union of the basal region of the occipital foramen and the superior margin of the hypostoma. This morphological characteristic is, however, highly variable in all Hymenoptera (VILHELMESEN, 2011). In *Minixi* the postgenal-bridge is a well defined region, with the median sulcus of the postgenal bridge connecting the hypostomal carina to the postoccipital suture in the median region of the occipital foramen (Figs. 3h, 5h, 29-35). Moreover the distance from the median sulcus at the postgenal bridge and the posterior tentorial pits is considerable, because these are located at the laterals of the post-occipital suture, while the hypostomal carina ends at the median region of the suture.

Immediately below the postgena region, posterior to the median sulcus of the postgenal bridge and adjacent posteriorly to the oral foramen is the hypostoma (Fig. 3l), which is a narrow sclerite in most insects, behind the mandibles, separate from the gena and postgena and delimited by the hypostomal carina (Fig. 3i) (HAO; GOULET; HUBER, 1993; SNODGRASS, 1935; VILHELMESEN, 1999). The smoother region on the lateral side of the head, in the posterior region, above the mandible base that extends from the anterior ventral margin of the head and connects the mandible to the cephalic capsule is called pleurostoma (DUNCAN, 1939; SNODGRASS, 1935; KARLSSON; RONQUIST, 2012; GOULET; HUBER, 1993). Both hypostoma and pleurostoma are subgenal regions (SNODGRASS, 1935; DUNCAN, 1939). Some remarkable differences in the hypostoma are interesting to note in various groups of Hymenoptera, such as the distance between this sclerite and the occipital foramen. The hypostoma and the occipital foramen are often very near to each other, almost fused in taxa such as parasitic wasps (GOULET; HUBER, 1993; VILHELMESEN, 2011; KARLSSON; RONQUIST, 2012; GAULD; BOLTON, 1988) and Apoidea (MICHENER, 2000, 1944; RICHARDS, 1977; SNODGRASS, 1935), or distant from one another, which can be evidenced by the formation of the median sulcus of the postgenal bridge in many taxa such as Vespinae (DUNCAN, 1939), all observed *Minixi* species (Eumeninae), parasitoid taxa (VILHELMESEN, 2011, RONQUIST; NORDLANDER, 1989),

Symphyta (RICHARDS, 1977) and others. Also in *Minixi* the hypostoma narrows in the median region, unlike many parasitoid groups, and has a membranous middle portion (Figs. 3l, 4, 24, 26, 28, 35). This might have been damaged in the clarification process in other species analyzed, but clearly due to the residual membranes in this positions it is possible to make this observation.

Extending from the hypostomal carina to the anterior mandibular articulation is the subgenal carina (Figs. 3j, 5j, 24, 26, 28) (HAO; GOULET; HUBER, 1993). All *Minixi* species analyzed exhibit an abrupt elevation almost on the lateral side of the subgenal carina (Figs. 3j, 5j), with the exception of only *M. suffusum* (Fig. 33), which does not have this elevation or it is very slight. Moreover, in all *Minixi* species the occipital carina finishes ventrally on the subgenal carina (Figs. 3j, 5j, 24, 26, 28), unlike many parasitic taxa such as Braconidae (GOULET; HUBER, 1993). Also in the hypostoma region, it was not possible to identify with certainty and precision some structures and carinas, due to the difficulty in delimiting this region. Thus in *Minixi* species the hypostomal carina is well developed and extends continuously throughout the hypostoma, closing the ventral extremity of the occipital foramen, behind and above the base of the labium (SNODGRASS, 1935, RICHARDS, 1977).



Figures 2-5. Anterior and posterior region of the head. Figs. 2-3: *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); Figs. 4-5: *M. joergenseni* (Schrottky, 1909). **Figs. 2 and 4, anterior region:** a. vertex; b. median or anterior ocelli; c. lateral or posterior ocelli; d. frons; e. clypeus; f. epistomal sulcus; g. lobes of clypeus; h. anterior tentorial pits; i. frontal line; j. dorsal tentorial arms impression; k. antennal rim; l. antennal foramen; m. foramen-epistomal impression (new term); n. malar space. **Figs. 3 and 5, posterior region:** a. occiput; b. postoccipital suture; c. occipital foramen; d. occipital carina; e. superior dorsal occipital sulcus (new term); f. inferior lateral occipital sulcus (new term); g. posterior tentorial pits; h. postgenal bridge; i. hypostomal carina; j. subgenal carina; k. postgena. Scale bar for Figs. 2-5= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).

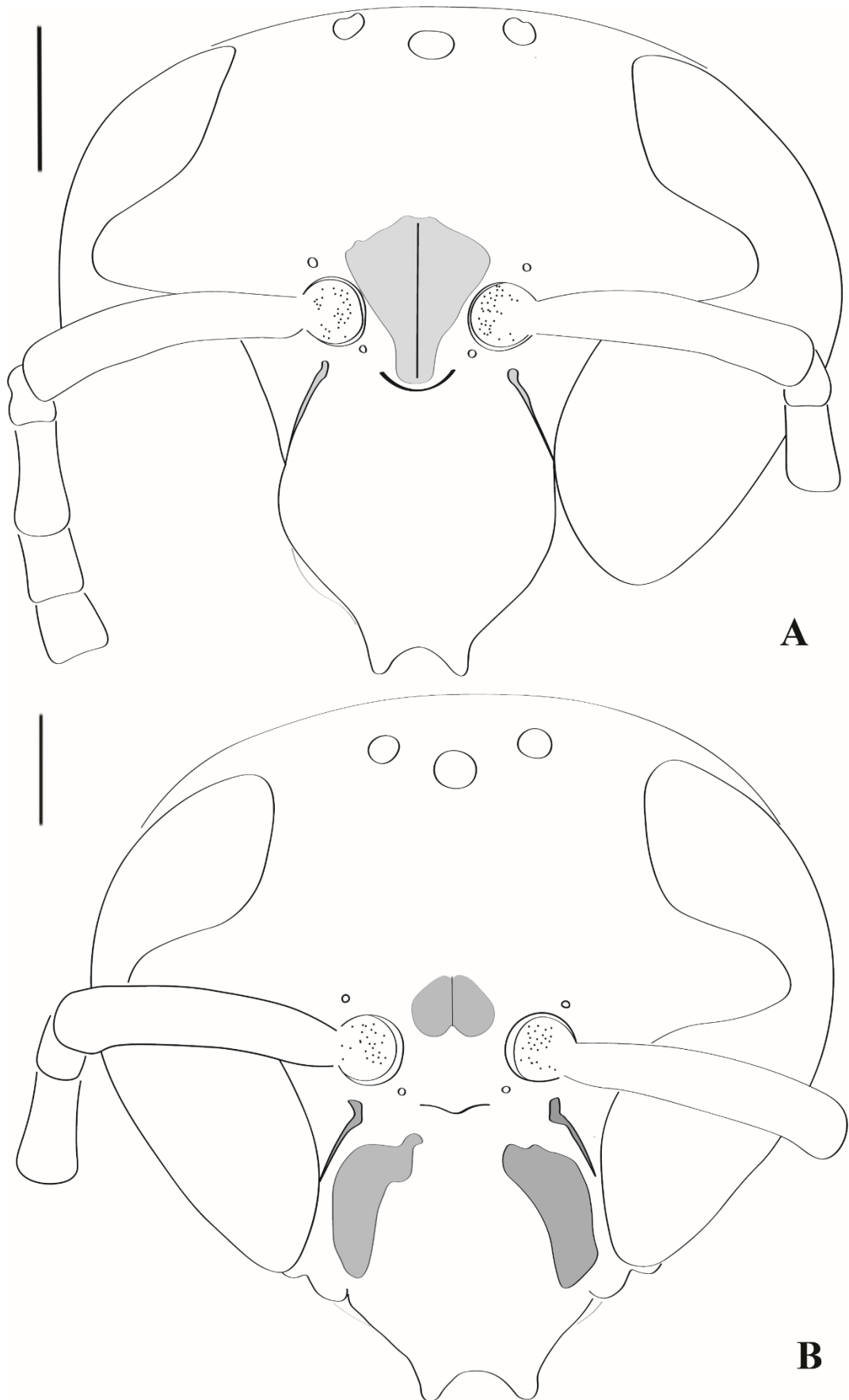


Figure 6. Anterior region of the head. A. *Minixi suffusum* Fox, 1899; B. *M. mariachi* Hermes & Oliveira, 2016. Scale bar for Fig. 6 = 1mm.

Fonte: Do autor (2022).

3.4 Eumeninae Mouthparts

This biting and chewing mouthparts characteristic also present in solitary wasps (Eumeninae), such as species of the genus *Minixi*, is an important tool during the process of building nests, hunting, capturing, transporting prey, as well as helping to feed on nectar and honey dew and water collection (SPRADBERY, 1973; MAUSS, 2019). The mouthparts are also used to feed fluids with the labiomaxillary complex (DUNCAN, 1939; HAO; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; MAUSS *et al.*, 2019; SPRADBERY, 1973;), which was also called the maxillolabial complex (SNODGRASS, 1935; MIKÓ; DEANS, 2009). These appendages are of paramount importance for the survival of these insects. Below are discussed in detail and descriptively the morphological variations that occur in these appendices in *Minixi*, and new terminologies and new character sources are proposed for structures currently little explored for Eumeninae.

3.4 Description of the mouthpart's structures of the species of *Minixi Giordani Soika*, 1978

Labrum (Figs. 36-43)

The labrum, unpaired sclerite, also often known as the upper lip, is a singular piece that is generally mobile, articulated to the clypeus forming an anterior closure of the oral foramen (SNODGRASS, 1935; CHAPMAN, 2013; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; BEUTEL *et al.*, 2014; LANES *et al.*, 2020). In most cases the labrum is a structure that shows strong sclerotization and can be fully or partially exposed and may be hidden below the clypeus (GAULD; BOLTON, 1888; RONQUIST; NORDLANDER, 1988; HUBER, 1993; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; GOULET; HUBER, 1993; HAO). For a more detailed description of the structure, it is necessary to divide it into three regions: **basal** (Fig. 36a), **medial** (Fig. 36b) and **apical** (Fig. 36c).

The **basal region** (Fig. 8a) is the most proximal, usually hidden by the clypeus, structurally membranous and may have setae or not. The insertion of the musculature that allows the movement of the lip is found in this region. The **medial region** (Fig. 36b) of the labrum shows greater sclerotization close to the midline. The sides of this region maintain a membranous pattern as seen in the basal region (Fig. 36a). There is

almost always a reduced number of setae on the external surface, usually located under the sclerotized region. Also under this region are some small punctation, as highlighted by Hermes, Melo and Carpenter (2014) for other Eumeninae lineages. The **apical region** (Fig. 36c) is completely flat and sclerotized. It presents deep punctation, varying in distribution and quantity among individuals, with no defined pattern for each species. There are also thin setae on the external surface and thick setae on the apical margin (Figs. 38b) which are conspicuous in all species of the genus (Figs. 36-43). The amount of setae and their arrangement on the external surface of this region varies in each individual. The labrum usually narrows from the basal region towards the apical region, making the lateral margins sinuous. It is worth noting the presence of small setae in all species of the genus on this margin.

Several morphological variations can be observed in the apical region of the labrum in various Hymenoptera taxa, such as variation in its dimension, widening or narrowing at the base for articulation with the clypeus, and there may also be the presence of impressions or projections, as occurs in some Apoidea (GOULET; HUBER, 1993; MICHENER, 1944, 2000; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998). Another morphological difference that can be found is the general form of the apical process of the labrum, located distomedially on the labrum, and projecting from it (HAO; MICHENER, 2000; GARCETE-BARRET, 2014 unpublished), which are different in the genus *Minixi*. It may have developed marginal bristles (GARCETE-BARRET, 2014 unpublished), that are variable in the *Minixi*. In Masarinae for example, the apical process is short and transversely elongated, in Polistinae the process is elongated and thin to the apex, assuming a digitiform shape, and in Eumeninae the apical process is elongated and broad (GARCETE-BARRETE, 2014 unpublished) with variation in the apical margin of the labrum among the species of *Minixi*.

Among the species analyzed, the **apical margin** presents five different forms: truncated margin (Fig 37a), rounded margin (Fig 38a) and sinuous margin, with the latter varying among species as may be seen in Figs 41-43 (sinuous margin 1 [sn1] as in Fig. 41a, sinuous margin 2 [sn2] as in Fig. 42a, and sinuous margin 3 [sn3] as in Fig. 43a). The character states of the labrum apical margin commonly used in Eumeninae taxonomy and systematics refer to two main forms: truncated and rounded (HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; HERMES; OLIVEIRA, 2016; GRANDINETE *et al.*, 2015). However, these forms can vary intraspecifically as it occurs among some species of *Minixi*.

In *Minixi joergenseni* the lateral margins are slightly rounded (Fig. 37). The margins start close to the insertion of the musculature and diverge until the passage from the basal region to the medial region, where they smoothly begin to converge, forming a rounded edge. They follow the convergence to the apical region, becoming parallel. At the end of the apical margin, the edge is slightly rounded, continuing a completely truncated apical margin (Fig. 37a).

The same rounded morphological pattern of the labrum occurs in *Minixi suffusum* and *Minixi tricoloratum* (Figs. 38 and 42, respectively) with some differences in relation to the apical margin. The overall lateral margin in *M. suffusum* (Fig. 38) is more rounded than that observed in *M. joergenseni* (Fig. 42) as well as the transition from the medial region to the apical region. *Minixi suffusum* also presents the greatest variation regarding apical margins among species of the genus, presenting four of the five different forms listed above. All have strongly rounded edges at the end. The most recurrent form is the rounded apical margin (Fig. 38a). However, a truncated margin is also observed in some individuals, as well as the sn2 and sn3 margins, which have a depression in the center of the margin, dividing it into lateral lobes. This invagination is less deep in the sn2. In *M. tricoloratum*, the apical sn2 (Fig. 42a) prevails, and the truncated and rounded margins may also occur, in addition to a more elongated lip than in *M. suffusum* (Fig. 38a).

All specimens of *Minixi mariachii* have a sn3, and are also characterized by a labrum with the lateral margins starting straight, converging in the medial region towards the apical region, forming the sides of the labial apical margin strongly rounded (Fig. 43a).

Minixi arechavaletae presents a lateral margin similar to that found in *M. mariachii*, differing mainly in that it presents the sn1 apical margin, which is an exclusive feature for the species (Fig. 41a). The pointed shape is variable within the species. Although the apical margin has an exclusive shape, the species also has truncated or slightly rounded margins.

Among the species of the genus, *M. sumichrasti* has the smallest and narrowest dimensions. This starts with the lateral margins of the base completely straight, forming a rounded margin at the limit of the basal region with the medial region (Fig. 40). The margins start to converge abruptly following a straight pattern where they slightly diverge. The apical region has rounded ends as well as the apical margin (Fig. 40a). Unlike other species, *M. brasilianum* has a relatively elongated apical region, with a sn2

apical margin. The lateral margins are completely straight and smoothly converging with each other (Fig. 39a).

The analysis of the labrum of *M. mexicanum*, *M. brethesi* and *M. bifasciatum* is related only to the apical margin of the labrum, since only this region is visible in pinned dry specimens. *Minixi brethesi* and *M. bifasciatum* have a truncated apical margin, while *M. mexicanum* may have the same rounded margin (also found in *M. uruguayense*) or the sn2. A species of the genus recently described, *Minixi atrum* (Selis, 2017) morphologically related to *M. mariachii* Hermes & Oliveira, 2016, was not included in the analysis, since the description was based upon only one male specimen, and the species comparisons and descriptions of *Minixi* in this work were based on females.

The presence of a narrower labrum occurs in most Vespidae, while in Scoliidae the labrum is wider and is partially hidden by the clypeus, and in Masarinae it is more enlarged and exposed. A narrow labrum represents the ground-plan state of the Vespidae and its enlargement, which is similar to the plesiomorphic state of the Aculeata, is apomorphic for these insects (CARPENTER, 1982).

Mandibles (Fig. 8, 44-49)

Mandibles (Fig. 8) are even appendages located in the fourth cephalic segment, positioned laterally on the head and heavily sclerotized (BEUTEL *et al.*, 2014; GOULET; HUBER, 1993; MAUSS *et al.*, 2019; MICHENER, 1944, 2000; MICHENER; FRASER, 1978; SNODGRASS, 1935). Among the mouthparts, the mandibles are the most studied when compared to the other parts, due to readily visualization (MICHENER; FRASER, 1978). In general, the mandibles of Eumeninae wasps are elongated, narrow and crossed (decussate) and were used for a long time as a distinctive character of the Eumenini and Odynerini, differing them from the representatives of the former Zethini sensu Hermes, Melo and Carpenter (2014), currently treated as Zethinae and Raphiglossinae following Bank *et al.* (2017) and Zethinae following Piekarski *et al.* (2018). However, if we compare it with other lineages of Vespidae, the mandibles are indeed, at least at some level, crossed/decussate (ANDRÉ, 1881; CARPENTER, 1982; CARPENTER; CUMMING, 1985). In Vespidae the mandibles are generally very strong and powerful (ANDRE, 1881; CARPENTER, 1982; SNODGRASS, 1935; BUCK, 2008).

The mandibles of the genus *Minixi* follow the Dicondylia's groundplan, divided into a broader base with a series of "teeth" that tend to curve into the oral foramen (Figs. 44b-49b). Morphological differences regarding the length, curvature of the basal teeth, number and arrangement of the teeth in the mandibles, were indicated by Parker (1966) and Carpenter and Cumming (1985) as other characteristics of the mandible not yet explored for the group. These "teeth" are also used to define the incisor lobe (Figs. 44a-49a.) and the molar lobe (Figs 44b- 49b).

The number of teeth in the mandible received little attention (e.g. ANDRE, 1881; PARKER, 1966; VAN DER VECHT, 1977). The mandibles are generally composed of 4 or 5 teeth in Eumeninae, Zethinae, Vespinae and Polistinae (CARPENTER, 1982). Parker (1966) proposes that the mandible with the presence of 5 robust and uniformly spaced teeth is present in more generalized forms of Eumeninae (e.g. in *Leptochilus* de Saussure, 1853 females) while the reduction in the number of teeth would be a derived condition. However, it is not always clear what a "tooth" is in some groups where the number has been reduced (CARPENTER; CUMMING, 1985). *Montezumia* de Saussure, 1852 and *Microdynerus* Thomson, 1874 for example have 5 teeth in the mandible, a modification of the ground-plan state of the Eumeninae since Carpenter and Cumming (1985) considered the presence of 4 teeth in the mandibles plesiomorphic to all subfamily. In species of *Minixi*, the molar lobe is composed of three "teeth" (of different sizes) facing the apical region, as well as the single tooth of the incisor lobe (Figs. 44-49).

Minixi tricoloratum presents sinuous molars, with a thicker base and a tapered end (Fig. 53b). The other species of *Minixi* do not have sinuous molars; however, in *M. mariachii* (Fig. 46c) and *M. sumichrasti* (Fig. 45c) there are two sulci on the lateral margins of the external surface of molars two and three, being more evident in *M. mariachii* (Fig. 46c). In *M. joergenseni*, the molars are strongly directed towards the oral foramen (Fig. 47b).

These appendices within the genus follow a general morphological pattern. When observed from the external surface, they present the margin originating from the mandibular acetabulum slightly sinuous until reaching the region close to the beginning of the first molar tooth, with greater intensity in *M. arechavaletae* (Fig. 55) and less intensity in *M. suffusum* (Fig. 59), converging strongly with the margin from the mandibular condyle until they meet. These external margins are straight in *M. mariachii* (Fig. 58) or sinuous in *M. arechavaletae* (Fig. 55) and slightly converge to the margin

of the mandibular acetabulum, becoming straight until reaching the final portion of the apex.

There are setae in the mandibles of all species of the genus (Figs. 55-60), concentrated in the inner region close to the joint (Figs. 52a and 53a), just below the molar teeth (Fig. 53a) and associated with the external sulcus (Fig. 58). In *M. tricoloratum*, there is a sulcus on the inner surface of the appendix, where short and thin setae are associated, mainly near the apical region (Fig. 51a). The amount of setae may vary from individual to individual, which may be associated with the use of the mandibles by the insect throughout its life. As they are used, some setae may inevitably be lost, due to the movement and use of these pieces in the handling of prey and construction of nests (Figs. 49 and 50), making it possible to identify the place where the lost setae was inserted by means of SEM (Fig. 50a). The sulcus on the surfaces of the mandibles usually bears setae in Hymenoptera (MICHENER; FRASER, 1978; PORTO *et al.*, 2016).

Another striking feature of the mandibles of this group are five sulci located on the surface of the appendix, which have their origins close to the base and almost always run towards the apex. Two sulci start near the acetabulum, these being the upper and lower acetabular sulci (Figs. 55c, d– 60c, d). There is a brief interruption of the lower acetabular sulcus in *M. joergenseni*, subsequently remaining continuous until the apex (Fig. 57d) as well as in *M. arechavaletae* (Fig. 55d) and *M. mariachii* (Fig. 58d).

In *M. tricoloratum*, the lower acetabular sulcus extends only to the middle region of the mandible (Fig 60d). The other species have the sulcus extending near to the apex (Figs 55c, d, e, f – 59c, d, f). Below the lower acetabular sulcus, there are two more sulci denominated as upper and lower external sulci (MICHENER; FRASER, 1978) (Figs 55e- 60e), which converge and fuse in the medial region of the mandible, except in *M. mariachii* (Fig. 58e), *M. brasilianum* (Fig. 56e) and *M. arechavaletae* (Fig. 60e) that have the lower external sulcus extending near to the apex of the mandible. Finally, the condylar sulcus has the condyle as its origin (Fig. 55f -60f). Among the species examined, *M. mariachii* has the longest setae associated with all the sulci close to the apex, with emphasis on the acetabular (Fig. 58c) and condylar (Fig. 58f) sulci.

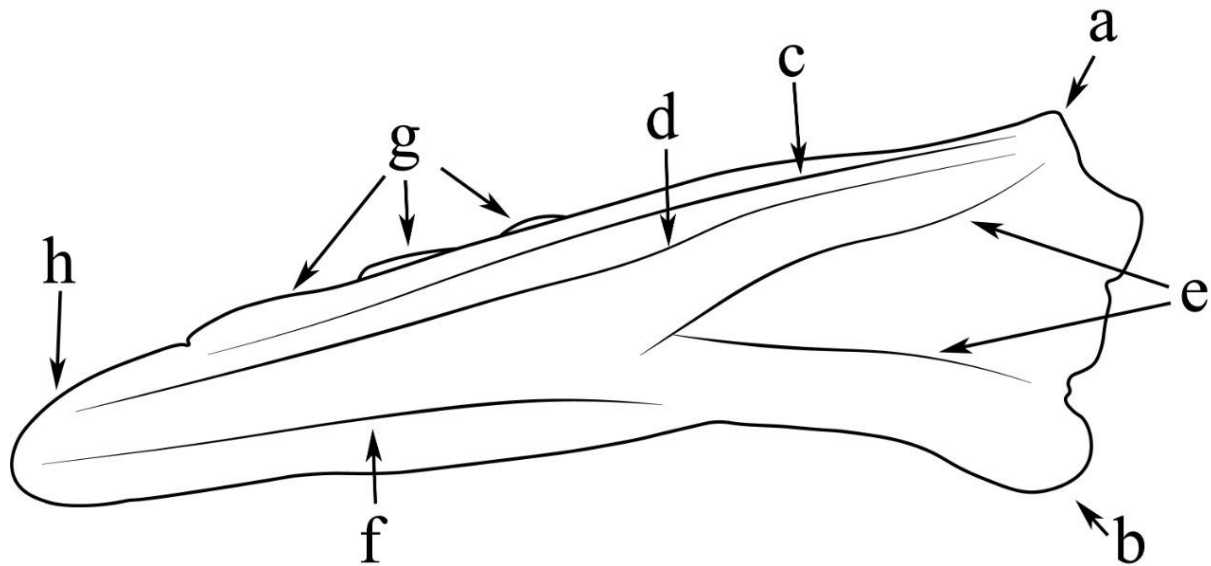


Figure 7. General schematic representation of the external surface of the *Minixi Giordani Soika*, 1978 mandibles. a-b. mandibular base (following Michener and Fraser (1978)); a. mandibular acetabulum; b. mandibular condyle; c. upper acetabular sulcus; d. lower acetabular sulcus; e. upper and lower external sulci; f. condylar sulcus; g. molar lobes; h. incisor lobe. Scale bar for Fig.7= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).

Maxillae (Figs. 61-72)

The maxillae are located posteriorly to the mandibles, delimiting and closing the pre-oral cavity of these insects laterally (BEUTEL *et al.*, 2014; CHAPMAN, 2013; DUNCAN, 1939; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; MAUSS *et al.*, 2019; SNODGRASS, 1935). The maxillae remained morphologically conserved throughout the Vespoidea lineages, being basically composed of cardo, stipes, reduced lacinia and the galea with six-segmented palpi (ANDRÉ, 1881; SPRADBERRY, 1973). *Minixi* does not show great variations in the general pattern of the maxillae, compared to the labrum and mandibles.

The cardo, the first maxillary sclerite, responsible for articulating the maxilla in the head, presents itself as a thin structure (Figs. 62a, 64a and 65a) in all species, being approximately half the size of the stipe (Figs. 61a, 62b, 63a, 64b, 65b, 66a and 71a), a structure that is slightly concave and in the median external region presents a rough texture (Fig. 71a) becoming smooth when approaching the inner surface (Fig. 63a). There is a distribution of short, thin setae all over the external surface, in a heterogeneous fashion. The inner surface of the stipe may or may not have setae.

The number of segments present on the palps has been of great importance in the taxonomy of Eumeninae since the works of de Saussure and may even be variable within genera such as *Zethus* Fabricius, 1804 or very small (CARPENTER; CUMMING, 1985). Species of *Minixi* have six palpomeres that together form the maxillary palp (Figs. 61b, 62c, 63b, 64c, 65c and 6b), and this palpal formula may be different in other Eumeninae lineages, such as *Montezumia* and *Monobia* de Saussure 1852, which have five palpomeres (ANDRÉ, 1881; CARPENTER; CUMMING, 1985; HERMES; CARPENTER 2012;). *Raphiglossa* Saunders, 1850 is another example of variation in the number of maxillary palps, as well as related taxa to Eumeninae such as Zethinae, with three palpomeres in the maxillary palpus (ANDRÉ, 1881). These structures have a scaly texture (Fig. 67b) on their surface, most evident from the last palpomeres (Fig. 70). Only the first palpomere is completely smooth (Fig. 67a). There are few setae in palpomeres 2 and 3 and these are thin and short. An exception occurs in *M. arechavaletae*, where there is a concentration of long setae on the second palpomere (Fig. 61b). In the remaining species, there is an accumulation of thick setae at the apex of the palpomeres 4, 5 and 6 (Fig. 70).

At the ventral end of the stipe is the lacinia (Figs. 63c a 68a), a digitiform structure. Covering the lacinia dorsally, there is the galea (Figs. 62d, 63d, 64d, 65d, 67c, 68b, 69 and 72), which in all species of the genus is a long and thin structure, little sclerotized, with an accentuated number of long setae at its apex (Fig. 69). The external surface of both structures is covered with setae.

Labium (Figs. 73-89)

Delimiting the posterior region of the pre-oral cavity is the labium, a single piece that together with the maxillae form the labiomaxillary complex of the hymenopterans (DUNCAN, 1939; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998 BEUTEL *et al.*, 2014; MAUSS *et al.*, 2019; SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973). Like the maxillae, the labium does not show evident morphological variation among species of *Minixi*. The largest structural variations of the labium among species are related to their dimensions. The labium is composed by the postmentum, prementum, glossa, paraglossa and the four-segmented labial palps.

The proximal sclerites of the labium called postmentum are strongly sclerotized, in addition to having a scaly texture on the external surface close to the midline, and as it

approaches the inner surface it becomes completely smooth (Figs. 88a, b and 89a, b). In lateral view, it is possible to notice a triangular shape of the structure, very evident in *M. joergenseni*, *M. sumichrasti* and *M. tricoloratum* (Figs. 75a, 77a and 78a respectively). Small setae on the external surface are agglomerated in the scaly part of the structure, varying in quantity and density among species. Still on the external surface of the postmentum, it is possible to notice a thinning in the distal region of the sclerite, and on its surface five to ten setae, long and thick, randomly distributed (Figs. 73b, 74b, 83 and 87a).

Laterally to the prementum, two labial palps (Figs. 73c, 74c, 75b, 76a, 77b, 78b, 82 and 87b) are articulated, consisting of four palpomeres. Just like the maxillary palpi, the formula of labial palpi is also different in *Montezumia* and *Monobia*, presenting only three palpomeres (ANDRÉ, 1881; HERMES; CARPENTER 2012). A morphological modification of the three labial palps, which is interesting, occurs in *Pterocheilus* Klug, 1905, in which the palpomeres have a plume-like form (ANDRÉ, 1881; BOHARD, 1940; CARPENTER; CUMMING, 1985).

Like the maxillary palps, the labial palps have a scaly texture, increasing their intensity in the last palpomeres (Figs. 82 and 84). The number of setae present in the palpomeres and their thickness vary among species. *Minixi arechavaletae*, *M. suffusum*, *M. joergenseni* and *M. tricoloratum* have fewer setae along the palp (Figs. 73c, 74c, 75b and 78b respectively) when compared to *M. brasilianum*, *M. sumichrasti* and *M. mariachii* (Figs. 76a, 77b and 86 respectively). A gradient ranging from smaller and thinner to larger and thicker setae along the palp from base to apex, as well as their density, was observed in all species.

The glossa (Figs. 73e, 74e, 78d and 79c), located in the center, is divided into two lobes, being flanked by the two lobes of the paraglossa (Figs. 73d, 74d and 78c). The inner surface of the paraglossa and glossa (ANDRÉ, 1881; MAUSS *et al.*, 2019; SNODGRASS, 1935;) is completely covered by long microtrichia that become larger in the apical region (Figs. 75c, 76b, 77c and 80). At the apex of each lobe of the glossa, there is a rounded region, called acroglossal button (CARPENTER, 1982; DUNCAN, 1939; MAUSS *et al.*, 2019) (Figs. 79b, d and 81a) also found in Vespinae by Duncan (1939). These structures are exclusive to Vespidae and are present in the entire group, with the exception of Euparagiinae, Stenogastrinae and some groups of Eumeninae such as *Synagris cornuta* (Linnaeus, 1758) (CARPENTER, 1982). In vespids, the paraglossa is part of the licking functional apparatus; however, in Eumeninae, they are elongated

and more palpable and are probably related specifically to more sensory functions (DUNCAN, 1939; MAUSS *et al.*, 2019; SPRADBERRY, 1973).

3.5 Proposition of new sources of characters for Eumeninae

From the observations, descriptions and comparisons among the morphological structures of the head and mouthparts, it was possible to propose characters that may contribute to the understanding of the phylogenetic relationships among species of *Minixi* (Table 2), which will be tested in a subsequent study and may prove their usefulness for further phylogenetic studies even with other Eumeninae lineages.

The characters are mainly concentrated in the anterior and posterior regions of the head, mouthpart structures such as the labrum, labium and in the mandibles, which that presented a greater morphological diversity within the genus. It is believed that there are also potential characters in the labiomaxillary complex, but these were not observed in the present study, possibly due to the taxonomic homogeneity of our sampling.

Table 2 – Morphological characters with potential use in the Eumeninae systematics (Continued).

MORFOLOGICAL CARACTERES EUMENINAE	
HEAD	
ANTERIOR REGION	
Characters	Character states
Extension of the frontal line of the Frons	Extending to the median ocelli or not extending
Epistomal sulcus	Absent or present
Epistomal sulcus variation	Continuous or discontinuous in the median region of the clypeus
	Strongly, weakly or not emarginate

Emargination of the epistomal sulcus in the median region of the clypeus	
Epistomal sulcus position	On the laterals of the clypeus, above the antennae or between the antennae
Position of the anterior tentorial pits	Below the antennal foramen laterally, or at the dorsolateral angles of the clypeus
Position of the anterior tentorial pits relative to the antennal rim	Touching the epistomal sulcus, more distant from the antennal rim; not touching the epistomal sulcus, closer to the antennal rim or between antennal rims
Shape of anterior tentorial pits	Narrower, slit-shaped; rounded; triangular shaped; other shapes
Foramepistomal impression	Absent or present
Punctuation antennal foramen	Absent or present
Position of the antennal foramen in comparison to the mandibles	Below the mandibles or distant from it
Malar space	Wide or narrow

POSTERIOR REGION HEAD

Character	Character states
Occiput pattern punctations	Observe for each specific group
Occipital carina on Occiput	Absent or present
Extension of the occipital carina along the occiput	Continuous or interrupted

Ventral extremities of the occipital carina	Observe for each specific group
Occipital carina	Elevated or not elevated dorsally, in the median region of the occiput
Occurrence of sulcus in the region of the occiput	With or without sulcus
Presence of upper dorsal occipital sulcus, dorsal surface of the occiput, above the occipital foramen and below the occipital carina	With or without sulcus
Presence of inferior lateral occiput sulcus, laterals of the occiput, next to the occipital foramen	With or without sulcus
Superior dorsal occipital sulcus	Long, extending over the beginning of the inferior lateral occipital sulcus, or shorter
Diversity of shapes of the occipital sulcus	Observe for each specific group
Occipital foramen	Look at the shape as a whole
Post-occiput	Narrow or wide
Posterior tentorial pits	Impressed trace on the lateral sinuosity of the postoccipital suture; rounded shape or other forms.
Postgena	

	Note the pattern of punctuation in different regions of the sclerite
Postgenal bridge	Absent or present median sulcus of the postgenal bridge
Hypostoma	Narrow or wide
Hypostome to occipital foramen distance	Near to each other or distant from each other
Subgenal carina, elevation	Elevation near the carina end, abrupt or slight
Subgenal carina ending at the occipital carina	Occipital carina finishing ventrally in the subgenal carina or otherwise

MOUTHPARTS

LABRUM

Character	Character states
Apical margin	Truncated; rounded or sinuous
Long setae at the apex	Absent or present

MANDIBLES

Character	Character states
External sulcus	Fusioned or not fusioned
Continuity of lower acetabular sulcus	Descontinuous or continuous

Sulcus in the molar teeth	Absent (Fig 48b) or present (Fig. 45)
Molar teeth form	Rectilinear or sinuous
Number of teeth in the mandible	Observe for each specific group
Shape of each tooth in the mandible	Observe for each specific group
Setae associated with external sulcus.	Absent or present
LABIUM	
Character	Character states
Morphological modification in the labial palps	potential modification in the shape, observe for each group.

Final Remarks

The current work broadens our knowledge on the understanding of the general morphology, not only of the species of the genus *Minixi*, but of the subfamily Eumeninae as a whole, thus providing a more comprehensive view on the morphology of the anterior and posterior regions of the head, in addition to the understanding of the mouthparts of the studied taxa. There is an interspecific morphological diversity in the labrum and in the mandibles of the studied species, mainly in the apex of the labrum and in the sulci and teeth of the mandibles. The morphology of the other mouthparts (maxillae and labium) showed a high interspecific homogeneity. However, in an analysis among individuals of the same species, the oral parts vary mainly in size, thickness and density of setae.

Characters with potential use for phylogenetic analysis were found and presented in the table above, aiming to provide a broader view for future taxonomic and cladistic studies in Eumeninae, employing characters that were previously unexplored for the group. The morphological terminologies reviewed, discussed and adopted in this study,

will provide support for standardized nomenclature, not only in Eumeninae, but in Hymenoptera as a whole. In addition to the contributions presented in this study, there is still much to be explored regarding the morphology of solitary wasps.

Conflicts of interest

The authors declare no conflicts of interest.

Acknowledgments

We thank CNPq and FAPEMIG for their scientific initiation and PhD scholarships, respectively. MGH is a CNPq fellow (304102/2018-0). Financial support was provided by FAPEMIG Process CRA-APQ-02784-17. We would also like to thank all the curators of the institutions mentioned in the “Material and Methods” section, as well as the Laboratory of Electron Microscopy and Ultrastructural Analysis of the Department of Phytopathology at UFLA, which made it possible to perform SEM electromicrographs. We thank Tiago Morales and Matheus Pereira for comments on an earlier draft of the manuscript.

REFERENCES

- ALVES, E.; PERINA, F. J. Apostila do curso introdutório à microscopia eletrônica de varredura e microanálise de raios-X. **UFLA/FAEPE, Lavras**, v. 63, 2012.
- ANDRÉ, E.; ANDRÉ, E. Spécies des hyménoptères d'Europe & d'Algérie: Enrichi de planches coloriées donnant, d'après nature, outre un ou plusieurs spécimens des insectes de chaque genre, de nombreux dessins au trait des caractères utiles à l'intelligence du texte; rédigé d'après les principales collections, les mémoires les plus récents des auteurs et les communications des entomologistes spécialistes. **Chez l'auteur**, 1881.
- AZEVEDO, C. O. Revision of the Neotropical *Dissomphalus* Ashmead, 1893 (Hymenoptera, Bethylidae) with median tergal processes. **Arquivos de Zoologia**, v. 35, n. 4, p. 301-394, 1999.
- BALHOFF, J. P. *et al.* A semantic model for species description applied to the ensign wasps (Hymenoptera: Evaniidae) of New Caledonia. **Systematic Biology**, v. 62, n. 5, p. 639-659, 2013.

BERTONI, A. de W. Nuevos caracteres para la clasificación de los himenópteros vespóideos. **Anales de la Sociedad Científica del Paraguay**, v.2, 127–128, 1927.

BEUTEL, R. G. *et al.* The orders of Hexapoda. In: **Insect Morphology and Phylogeny**: a textbook for students of entomology. Walter de Gruyter, p. 364- 376, 2014.

BOHART, R. M.; STANGE, L. A. A revision of the genus *Zethus* Fabricius in the Western Hemisphere (Hymenoptera: Eumenidae). **University of California Press**, v. 40, p. 12-29, 1965.

BRÈTHES, J. Los Euménidos de Las Repúblicas Del Plata. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, **Biodiversity Library**, v. 3, 256–258, 1903.

BROWN JR, W. L. A remarkable new island isolate in the ant genus *Proceratium* (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 81, n. 1, p. 70-83, 1974.

BUCK, M.; MARSHALL, S. A.; CHEUNG, D. K. B. Identification Atlas of the Vespidae (Hymenoptera, Aculeata) of the northeastern Nearctic region. **Canadian journal of arthropod identification**, v. 5, n. 1, p. 1-492, 2008.

CARPENTER, J. M. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology**, v. 7, n. 1, p. 11-38, 1982.

CARPENTER, J. M.; CUMMING, J. M. A character analysis of the North American potter wasps (Hymenoptera: Vespidae; Eumeninae). **Journal of Natural History**, v. 19, n. 5, p. 877-916, 1985.

CARPENTER, J. M.; MARQUES, O. M. Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Cruz das Almas, Universidade Federal da Bahia, Salvador, **Publicações Digitais**, v. 2, 2001.

CARPENTER, J. M.; GARCETE-BARRETT, BOLÍVAR R. A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, v. 14, n. 1-2, p. 52-73, 2003.

CHAPMAN, R. F. **The insects: structure and function**. Cambridge University Press. 5. ed., 2013.

DE SAUSSURE, H. Etudes sur la Famille des Vespides 3. La Monographie des Masariens et un supplement a la Monographie des Eumeniens. V. Masson, **Paris & J. Cherbuliez**, Geneva, Switzerland, 1854-1856.

DE SAUSSURE, H. F. Nouveaux Vespides du Mexique et de l'Amérique septentrionale. **Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée**, v. 2, p. 269-280, 1857.

DE SAUSSURE, H. F. Synopsis of American wasps. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, v. 254, p. 1-392, 1875.

DE SAUSSURE, H. Monographie des gruepes solitaires, ou de la tribu des Eumeniens. **Etudes sur la famille des vespides**, v. 1, p. 1-286, 1852-1853.

DUNCAN, C. D. Contribution to the biology of North American vespine wasps. **Stanford University Publications Biological Sciences**, v. 8, n. 1, p. 1-272, 1939.

FABRICIUS, J. C., 1804. Systema Piezatorum, secundum ordines, genera, species; adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. Reichard.

FERREIRA, W. D. *et al.* A new species of *Pirhosigma* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae), with additional notes and a key to the species in the genus. **Zootaxa**, v. 4300, n. 2, p. 269-278, 2017.

FERREIRA, W. D.; OLIVEIRA, L. A.; HERMES, M. G. A revision of the Neotropical eumenine wasp genus *Stenosigma* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae). **Zootaxa**, v. 4455, n. 3, p. 499-512, 2018.

FOX, W. J. Contributions to a Knowledge of the Hymenoptera of Brazil, No. 7: Eumenidae (Genera *Zethus*, *Labus*, *Zethoides*, *Eumenes*, *Montezumia* and *Nortonia*). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 407-463, 1899.

GARCETE-BARRETT, B. R. Notes on Neotropical Eumeninae I (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, v. 13, p. 38-40, 2001.

GARCETE-BARRETT, B. R. **A filogenia dos Odynerini (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) da Região Neotropical**. 2014. Tese de Doutorado. Tese de doutorado. Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia do Departamento de Entomologia. Universidade Federal do Paraná, 2014.

GAULD, I. D.; BOLTON, B. **The Hymenoptera**. New York: Oxford University, p. 1-331, 1988.

GIBSON, G. A. B.; READ, J. D.; FAIRCHILD, R. Glossary of positional and morphological terms (Chalcidoidea-Chalcid Wasps). **Agriculture Canada ECORC/BRP**, 1998.

GIORDANI SOIKA, A. Revisione degli Eumenidi neotropical appartenenti ai generi *Eumenes* Latr. *Omicron* (Sauss.), *Pararhaphidoglossa* Schulth. ed affini. **Bolletino della Museo Civico di Storia Naturale di Venezia**, v. 29, p. 1-420, 1978.

GOULET, H.; HUBER, J. T. Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families. **Research Branch, Agriculture Canada Publication 1894/E.**, Ottawa, ON 668 pp, 1993.

GRANDINETE, Y. C.; HERMES, M. G.; NOLL, F. B. Systematics and phylogeny of the Neotropical *Pachymenes* de Saussure and *Santamenes* Giordani Soika

(Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**, v. 40, n. 2, p. 365-384, 2015.

HARRIS, R. A. A glossary of surface sculpturing. **Occasional papers in Entomology**, v. 28, p. 1-31, 1979.

HERATY, J. *et al.* Evolution of the hymenopteran megaradiation. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 60, n. 1, p. 73-88, 2011.

HERMES, M. G.; CARPENTER, J. M. Are *Monobia* and *Montezumia* monophyletic? A cladistic analysis of their species groups based on morphological data (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **American Museum Novitates**, v. 2012, n. 3733, p. 1-23, 2012.

HERMES, M. G.; GARCETE-BARRETT, B.R. Revisiting the Brazilian fauna of masarine wasps: new records, an illustrated key to species and a description of the male of *Trimeria rubra* Hermes & Melo (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). **Zootaxa**, v. 2162, n. 1, p. 24-36, 2009.

HERMES, M. G.; MELO, G. A. R. Revision and cladistic analysis of the eumenine wasp genus *Pseudodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**, v. 33, n. 2, p. 361-394, 2008.

HERMES, M. G.; MELO, G. A. R.; CARPENTER, J. M. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on Eumenes sensu lato. **Cladistics**, v. 30, n. 5, p. 453-484, 2014.

HERMES, M. G.; MELO, G. A. R.; CARPENTER, J. M. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on Eumenes sensu lato. **Cladistics**, v. 30, n. 5, p. 453-484, 2014.

HERMES, M. G.; OLIVEIRA, L. A. de. Morphological cladistic analysis resolves the generic limits of the Neotropical potter wasp genera *Minixi* Giordani Soika and *Pachyminixi* Giordani Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). **Invertebrate Systematics**, v. 30, n. 3, p. 187-200, 2016.

HERMES, M. G.; OLIVEIRA, L. A. de. Morphological cladistic analysis resolves the generic limits of the Neotropical potter wasp genera *Minixi* Giordani Soika and *Pachyminixi* Giordani Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). **Invertebrate Systematics**, v. 30, n. 3, p. 187-200, 2016.

HERMES, M. G.; SOMAVILLA, A.; GARCETE-BARRETT, B. R. On the Nesting biology of *Pirhosigma* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with special reference to the use of vegetable matter. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n.4, p. 433-436, 2013.

HERMES, M. G.; SOMAVILLA, A.; GARCETE-BARRETT, B. R. On the nesting biology of *Pirhosigma* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with special reference to the use of vegetable matter. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 57, p. 433-436, 2013.

KARLSSON, D.; RONQUIST, F. Skeletal morphology of *Opius dissitus* and *Biosteres carbonarius* (Hymenoptera: Braconidae), with a discussion of terminology. **PLoS One**, v. 7, n. 4, p. e32573, 2012.

KIRBY, W.; SPENCER, W. 1828. An introduction to Entomology: or elements of the natural history of insects. **Longman, Rees, Orme, Brown & Green**, London, 732 pp.

LANES, G. O. *et al.* Revisited morphology applied for systematics of flat wasps (Hymenoptera, Bethyridae). **Zootaxa**, v. 4752, n. 1, p. 1-127, 2020.

LINNAEUS, C. von. Systema Naturae per regna tria naturae. Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. **Editio**, v. 1, n. 10, p. 823, 1758.

MAUSS, V.; KUBA, K.; KRENN, H. W. Evolution of the multifunctional mouthparts of adult Vespidae. In: **Insect Mouthparts**. Springer, Cham, 2019. p. 443-478.

MICHENER, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 82, p.151-326, 1944.

MICHENER, C. D. **The Bees of the World**. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA, 913 pp, 2000.

MICHENER, C. D.; FRASER, A. A comparative anatomical study of mandibular structure in bees. **The University of Kansas Science Bulletin**, v. 51, n. 14, p. 463, 1978.

MIKO, I. *et al.* Skeletomusculature of Scelionidae (Hymenoptera: Platygastroidea): head and mesosoma. **Zootaxa**, v. 1571, n. 1, p. 1-78, 2007.

MIKÓ, I.; DEANS, A. R. Masner, a new genus of Ceraphronidae (Hymenoptera, Ceraphronoidea) described. **Advances in the Systematics of Hymenoptera: Festschrift in honour of Lubomír Masner**. **ZooKeys**, v. 20, p. 127-153, 2009.

OLIVEIRA, L. A. de. *et al.* A phylogenetic investigation of the Neotropical genus *Alphamenes* van der Vecht, 1977 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Revista Brasileira de entomologia**, v. 63, p. 73-79, 2019.

OLIVEIRA, L.A. de *et al.* Contributions to the taxonomy of *Minixi* Giordani Soika and *Alphamenes* Van der Vecht (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with an identification key to the species of the latter. **Zootaxa**, v. 4317, n. 3, p. 530-540, 2017.

PARKER, F. D. A revision of the North American species in the genus *Leptochilus* (Hymenoptera: Eumenidae). **Miscellaneous Publications**, v. 5, n. 4, p. 151, 1966.

PERRARD, A.; GRIMALDI, D.; CARPENTER, J. M. Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. **Systematic Entomology**, v. 42, n. 2, p. 379-386, 2017.

PICKETT, K. M.; CARPENTER, J. M. Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 68, n. 1, p.3-33, 2010.

PORTO, D. S.; MELO, G. A.; ALMEIDA, E. A. Clearing and dissecting insects for internal skeletal morphological research with particular reference to bees. **Revista Brasileira de entomologia**, v. 60, n. 1, p. 109-113, 2016.

PRENTICE, M. A. **The comparative morphology and phylogeny of apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea)**. University of California, Berkeley, 1998.

RASNITSYN, A. P. An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). **Oriental Insects**, v. 22, n. 1, p. 115-145, 1988.

RICHARDS, O. W. Hymenoptera, introduction and key to families. Handbooks for the identification of British insects. **Royal Entomological Society of London**, London, v. 6, 2 ed., 100 pp, 1977.

ROIG-ALSINA, A.; MICHENER, C. D. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin**, v. 55, p. 123–160, 1993.

RONQUIST, F.; NORDLANDER, G. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera: Ibaliidae). **Entomologica Scandinavica**, Supplement, v.33, p.1-60, 1989.

SARMIENTO, C. E.; CARPENTER, J. M. Familia Vespidae. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, p. 539-556, 2006.

SCHROTTKY, C. Himenopteros de Catamarca. **Anales de la Sociedad Científica Argentina**, v. 68, p. 233–272, 1909.

SELIS, M. A new species of *Minixi* Giordani Soika, 1978 from Argentina (Hymenoptera Vespidae, Eumeninae). **Linzer Biol. Beitr.**, v. 49, n. 1, p. 687–690, 2017.

SHARKEY, M. J. *et al.* Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. **Cladistics**, v. 28, n. 1, p. 80-112, 2012.

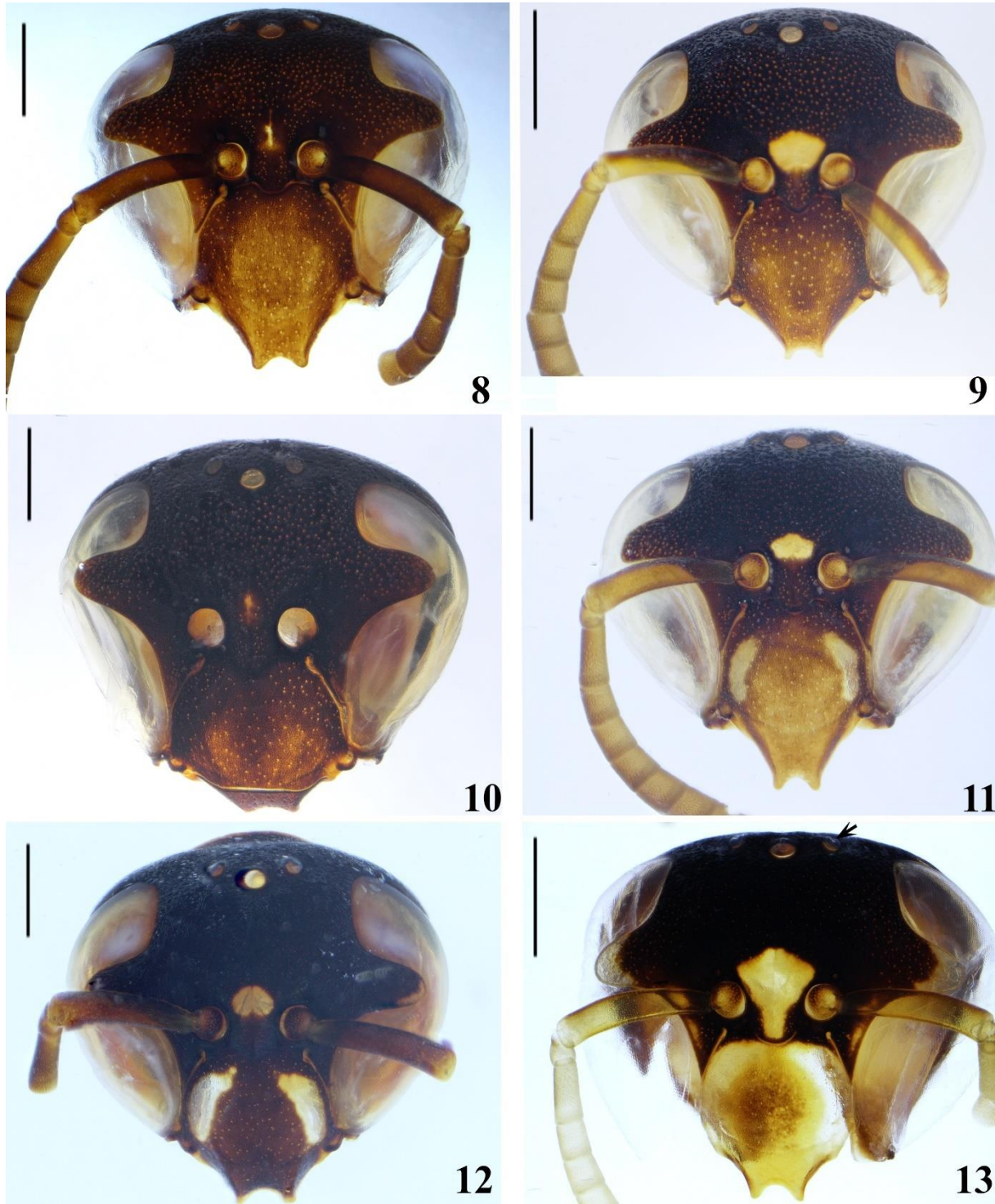
SHARKEY, M. J. Morphology and terminology. **Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**, p. 19-37, 1997.

SNODGRASS, R. E. 1935. **Principles of insect morphology**. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York & London 667 pp.

SPRADBERRY, J. P. Wasps. **An account of the biology and natural history of social and solitary wasps**, 1973.

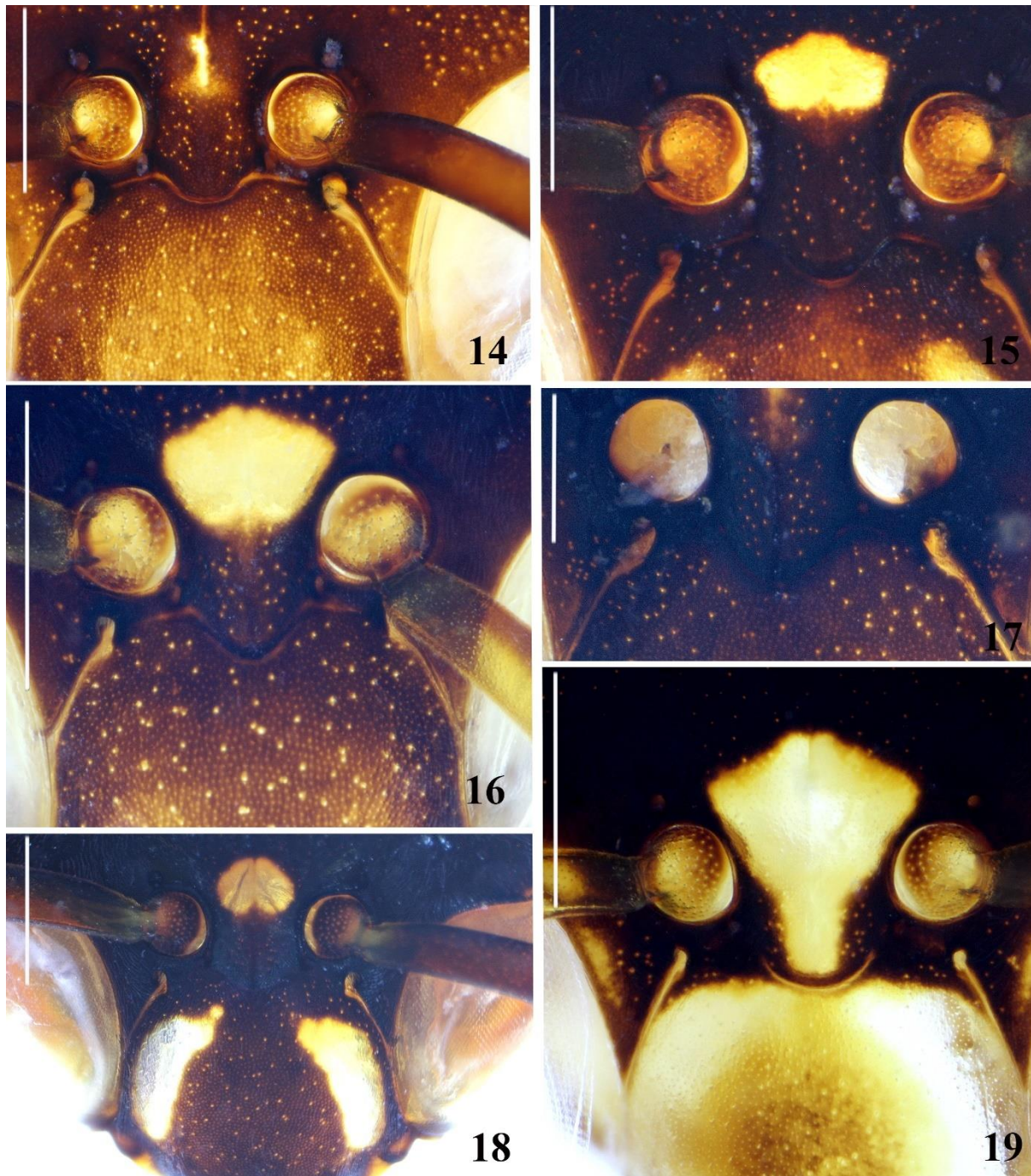
- STEINER, S. M. *et al.* Antennal courtship and functional morphology of tyloids in the parasitoid wasp *Syrphoctonus tarsatorius* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Diplazontinae). **Arthropod Structure & Development**, v. 39, n. 1, p. 33-40, 2010.
- THOMSON, C. G. Hymenoptera scandinaviae. **Typis Expressit Fr. Berling**, v. 3 (*Vespa*, *Sphex* et *Mutilla* Lin.), p. 1-295, 1874.
- TOWNES, H.; GUPTA, V. Ichneumon-flies of America North of Mexico: 4 subfamily Gelinae, tribe Hemigasterini. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 2, p.1-305, 1962.
- VAN DER VECHT, J. Notes on American Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea). **Proceedings. Series C. Biological and medical sciences**, 1977.
- VILHELMSSEN, L. B. The occipital region in the basal Hymenoptera (Insecta): a reappraisal. **Zoologica Scripta**, v. 28, p. 75–85, 1999.
- VILHELMSSEN, L. Head capsule characters in the Hymenoptera and their phylogenetic implications. **ZooKeys**, v. 130, p. 343-361, 2011.
- VILHELMSSEN, L.; MIKO, I.; KROGMANN, L. Beyond the wasp-waist: structural diversity and phylogenetic significance of the mesosoma in apocritan wasps (Insecta: Hymenoptera). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 159, n. 1, p. 22-194, 2010.
- VON SCHULTHESS, A. Beiträge zur Kenntnis der Nortonia-Arten (Hym. Vesp.). **Zeitschrift für Systematische Hymenopterologie und Dipterologie**, 4, 270–283, 1904.
- WEST-EBERHARD, M. J.; CARPENTER, J. M.; HANSON, P. E. Familia Vespidae. Hanson P, Gauld L. Hymenoptera de la región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute**, p. 617-644, 2006.
- YODER, M. J. *et al.* A gross anatomy ontology for Hymenoptera. **PloS one**, v. 5, n. 12, p. e15991, 2010.
- YODER, M. J. Revision of the North American species of the genus *Entomacis* (Hymenoptera: Diapriidae). **The Canadian Entomologist**, v. 136, n. 3, p. 323-405, 2004.
- ZAVATTARI, E. Beiträge zur Kenntnis der Hymenopterenfauna von Paraguay. **Zoologische Jahrbucher**, v. 31, p. 39–58, 1911.
- ZOMBORI, L.; STEINMANN, H. **Dictionary of insect morphology**. W. de Gruyter, 1999.

Appendix I: Figure captions



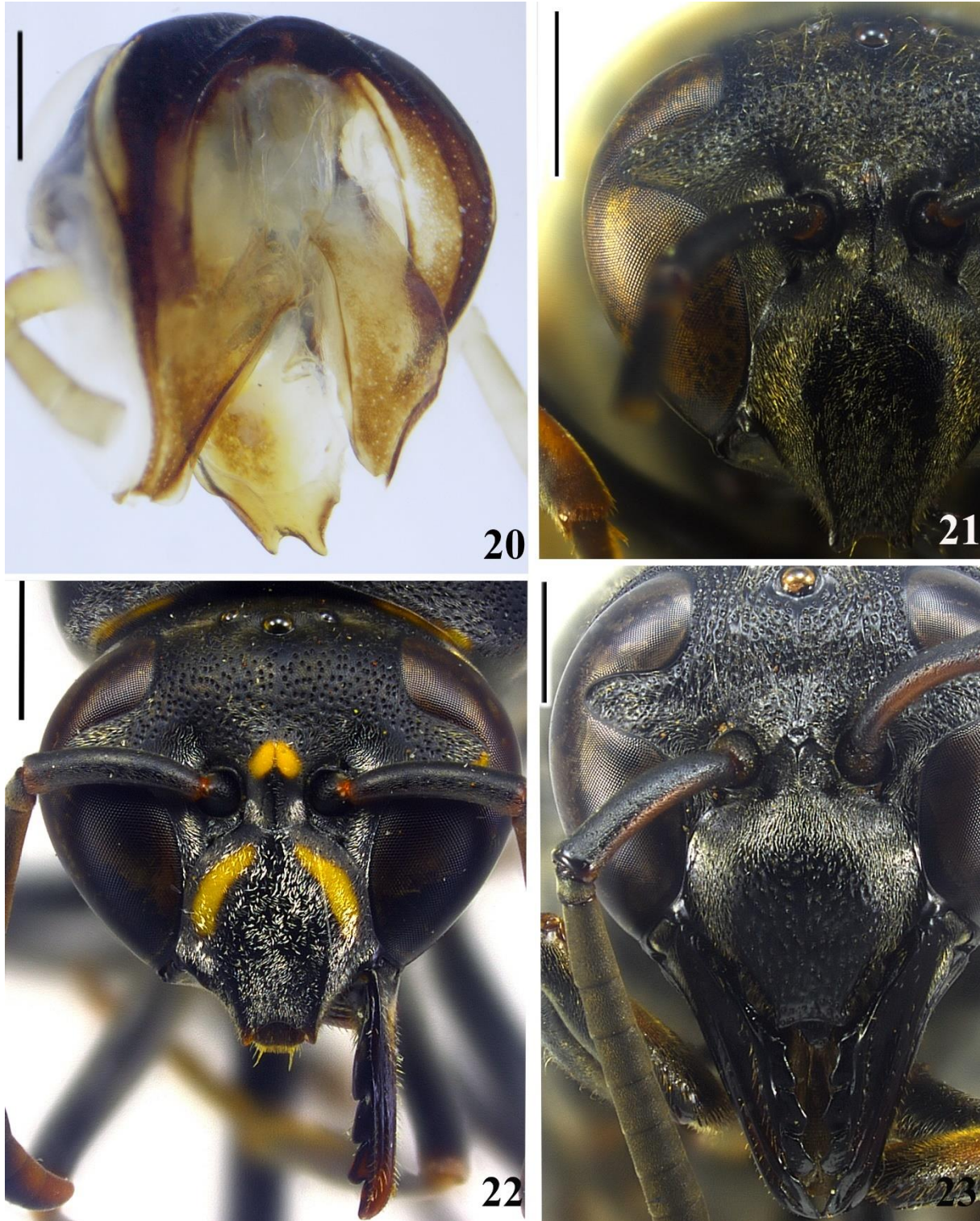
Figures 8–13: Anterior region of head. 8. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); 9. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); 10. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); 11. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); 12. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; 13. *Minixi suffusum* (Fox, 1899). Scale bar for Figs. 8-13= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



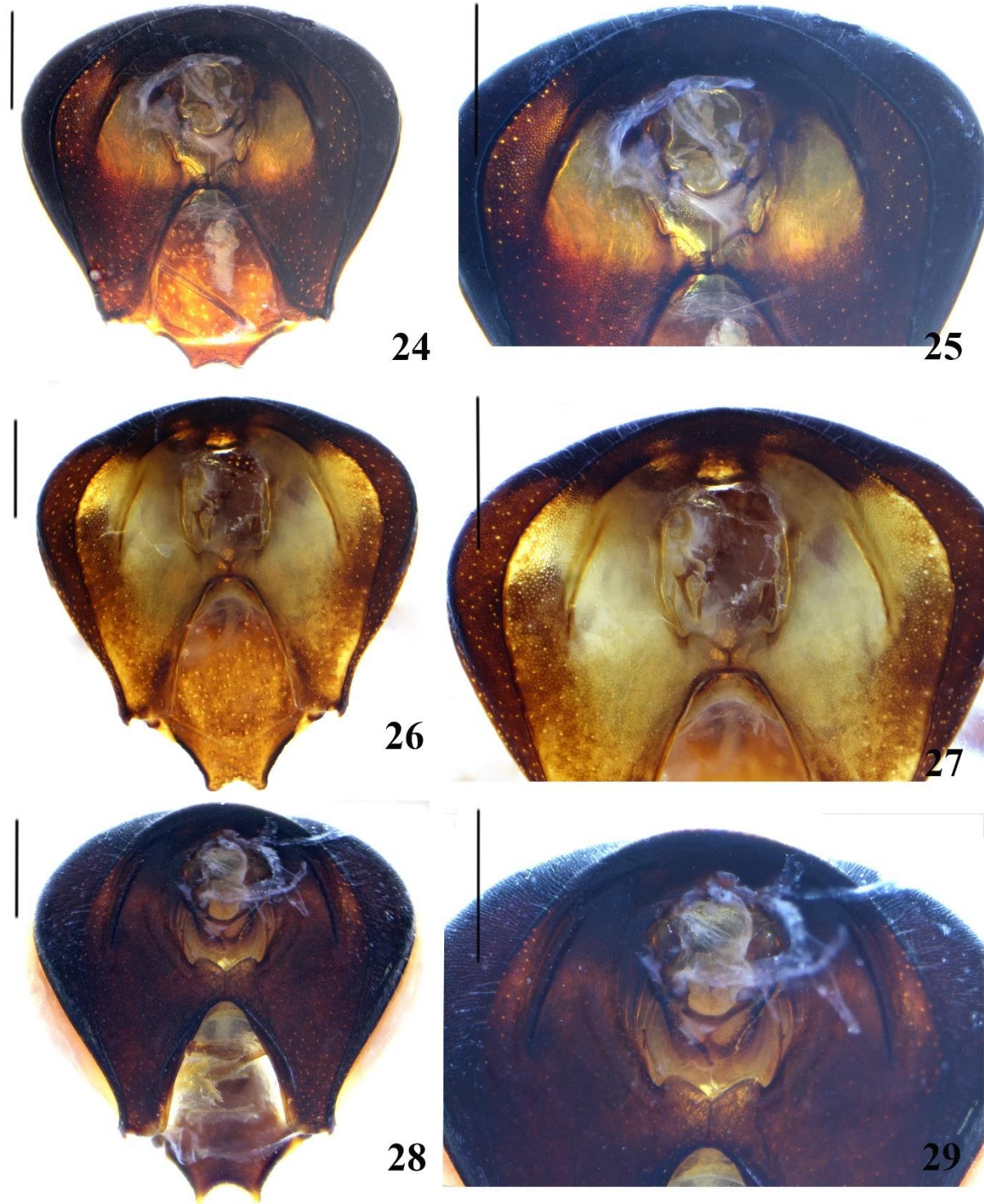
Figures 14–19: Anterior region of head. 14. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); 15. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); 16. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); 17. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); 18. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; 19. *Minixi suffusum* (Fox, 1899). Scale bar for Figs. 14-19= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



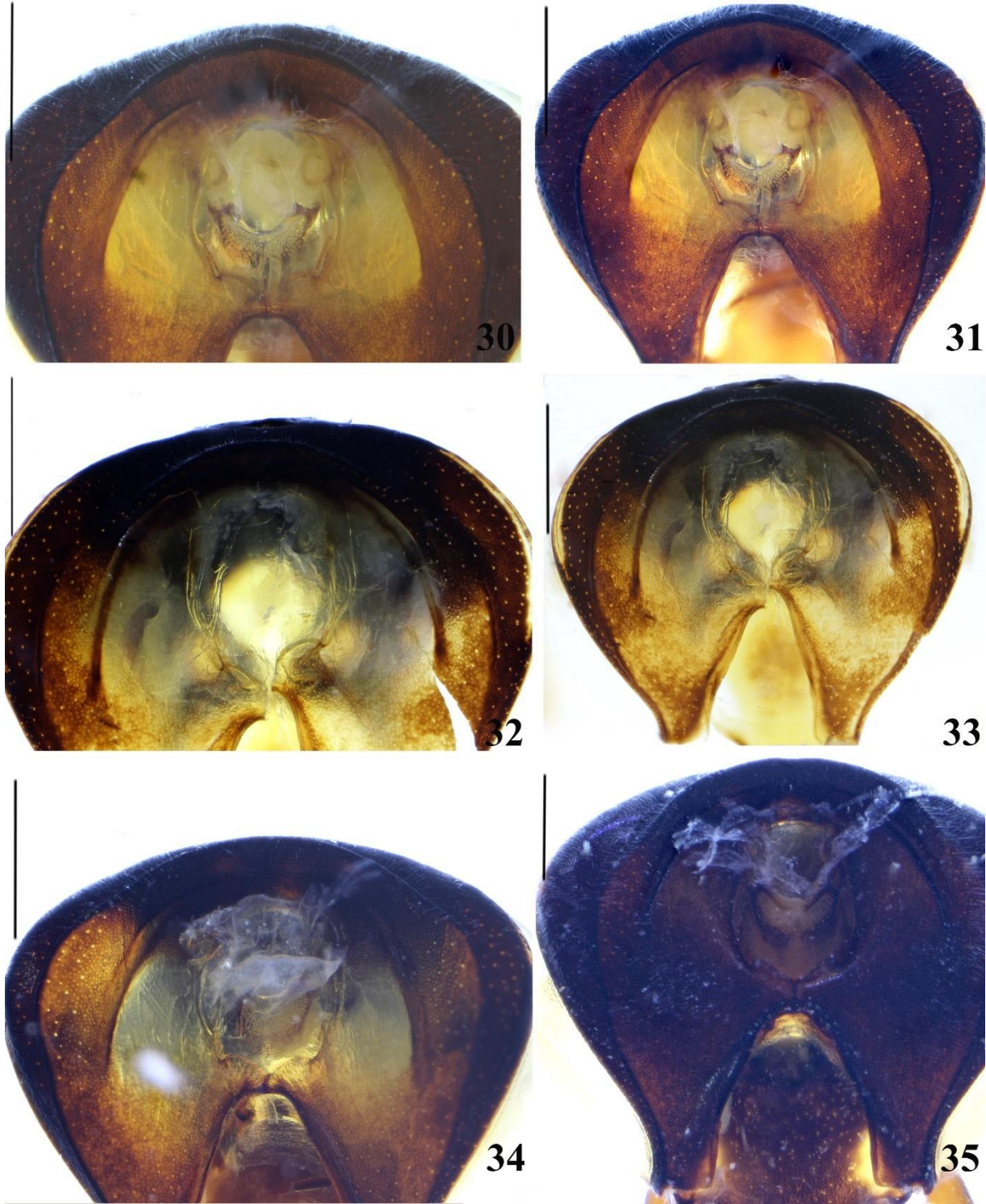
Figures 20–23: 20. *Minixi suffusum* (Fox, 1899), occipital carina elevation; Figs. 21-23: anterior region of head. 21. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); 22. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; 23. *Monobia angulosa*. Scale bar for Figs. 20, 21 and 23= 1mm; Fig. 22= 0,5mm.

Fonte: Do autor (2022).



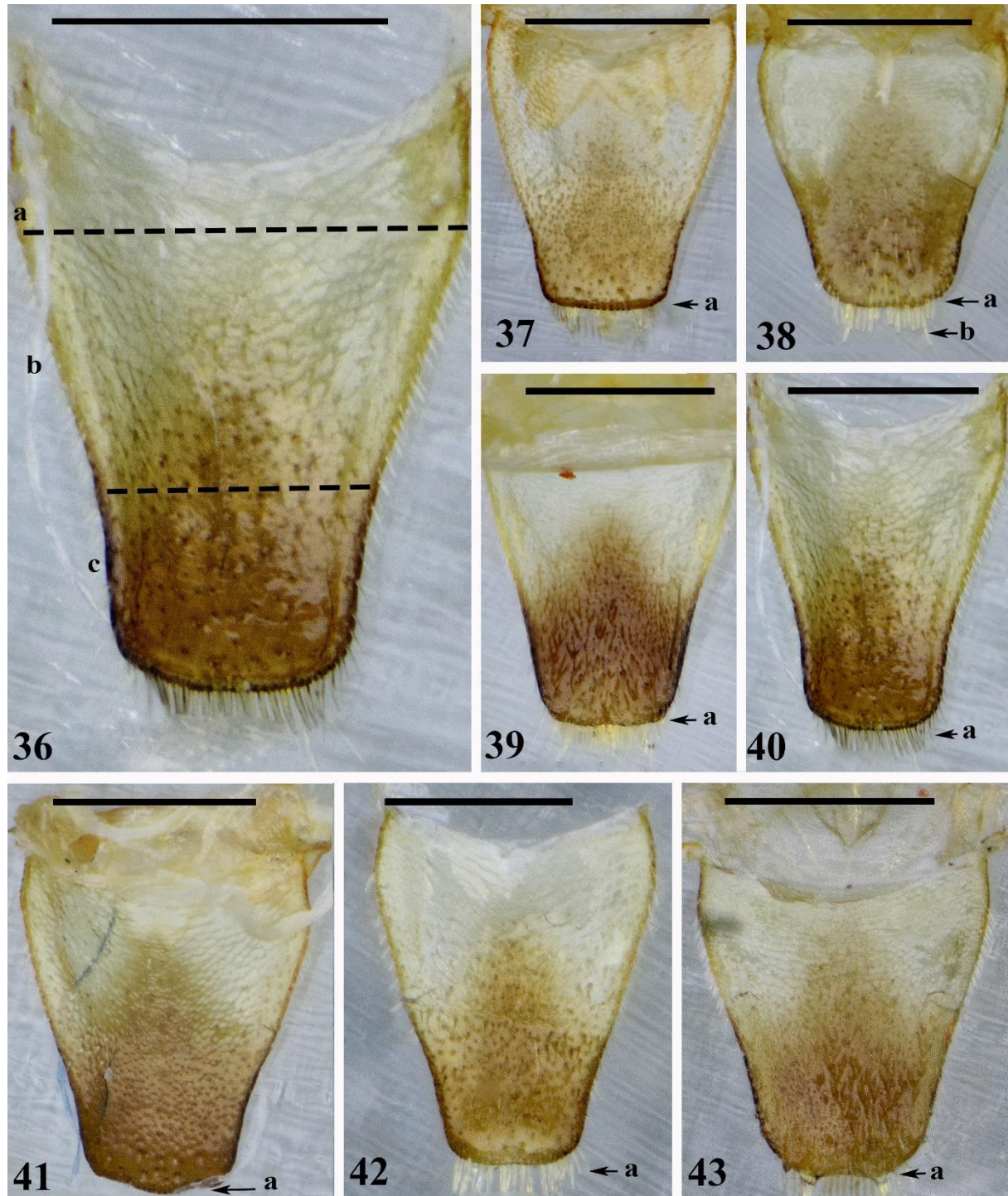
Figures 24–29: Posterior region of head: 24-25: *Minixi archavaletae* (Brèthes, 1903); 26-27: *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); 28-29: *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016. Scale bar for Figs. 24-29= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



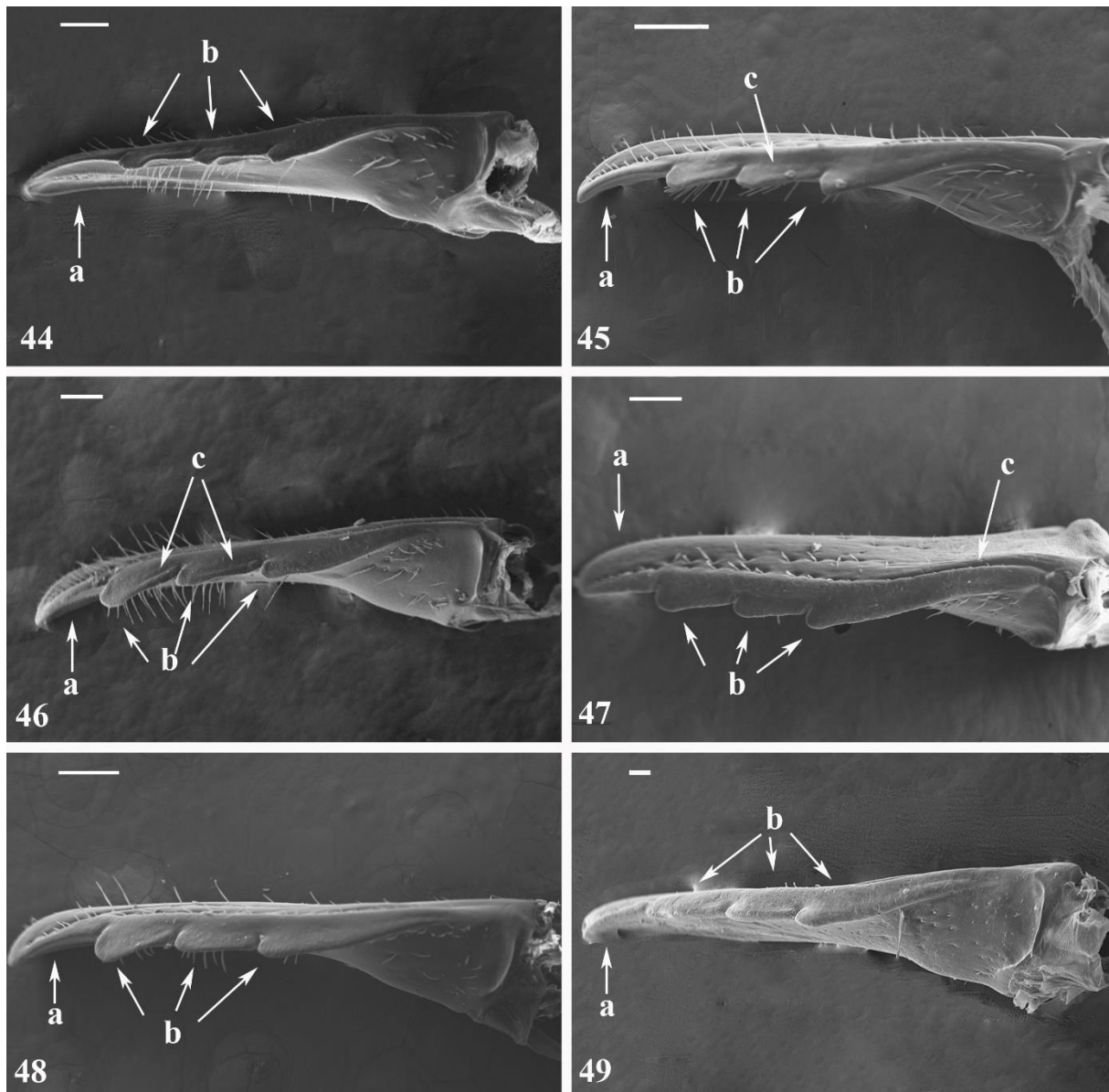
Figures 30–35: Posterior region of head: 30-31. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); 32-33. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; 34. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); 35. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875). Scale bar for Figs. 30-35= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



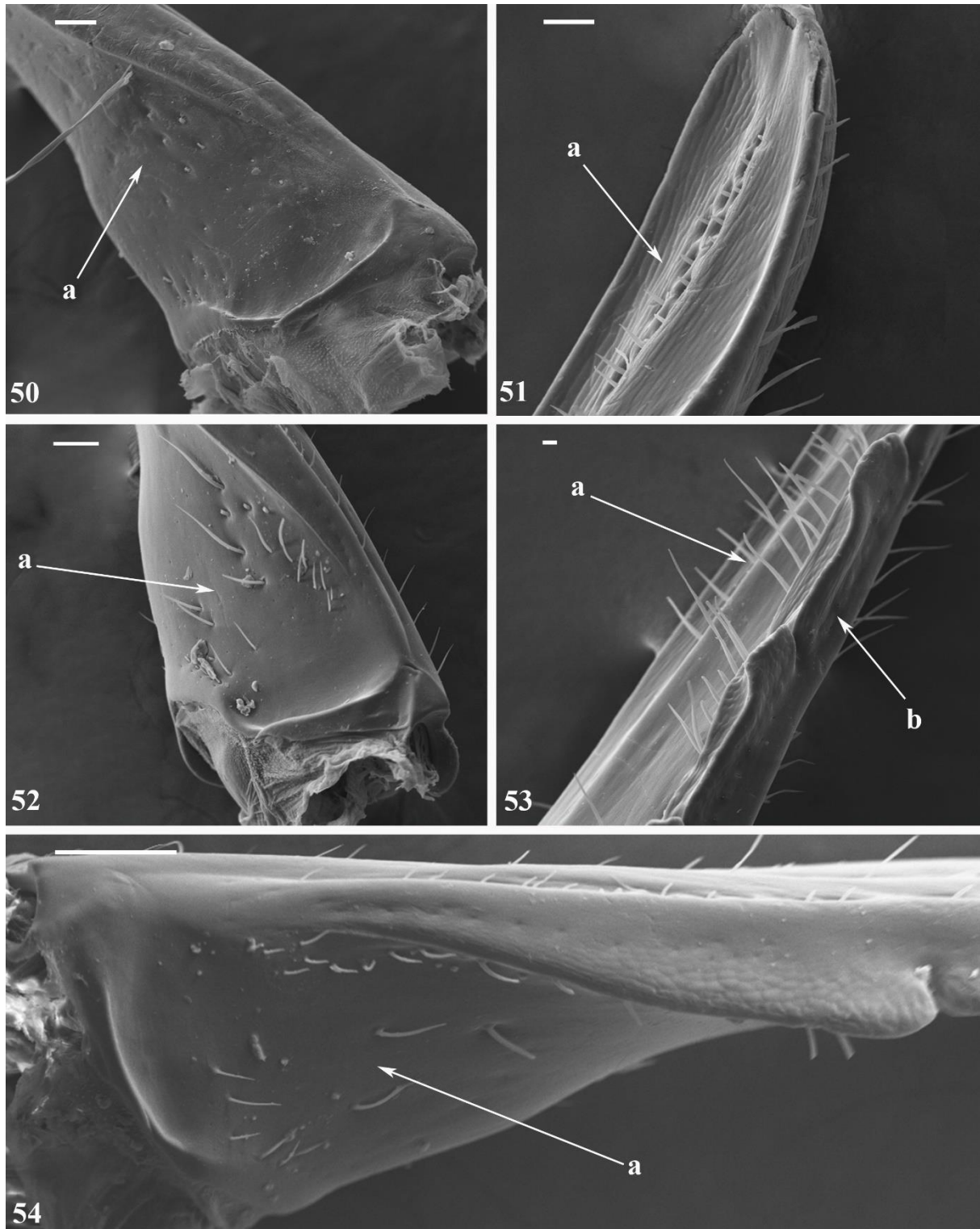
Figures 36–43. Labrum. Fig. 36: *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875) labrum in dorsal view, showing the basal region (a), middle region (b) and apical region (c) and thin setae on the external surface and thick setae on the apical margin where they are striking in all species of the genus; Fig. 37: *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909) labrum in dorsal view with a truncated apical margin (a); Fig. 38: *Minixi suffusum* (Fox, 1899) labrum in dorsal view with a rounded apical margin (a) and the two differentiated long setae (b); Fig. 39: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) labrum in dorsal view with a sinuous type 2 apical margin (a); Fig. 40: *M. sumichrasti* labrum in dorsal view with a rounded apical margin (a); Fig. 41: *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903) labrum in dorsal view with a sinuous type 1 apical margin (a); Fig. 42: *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911) labrum in dorsal view with a sinuous type 2 apical margin (a); Fig. 43: *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016 labrum in dorsal view with a sinuous type 3 apical margin (a); Scale bar for Figs. 36–43=0,5 mm.

Fonte: Do autor (2022).



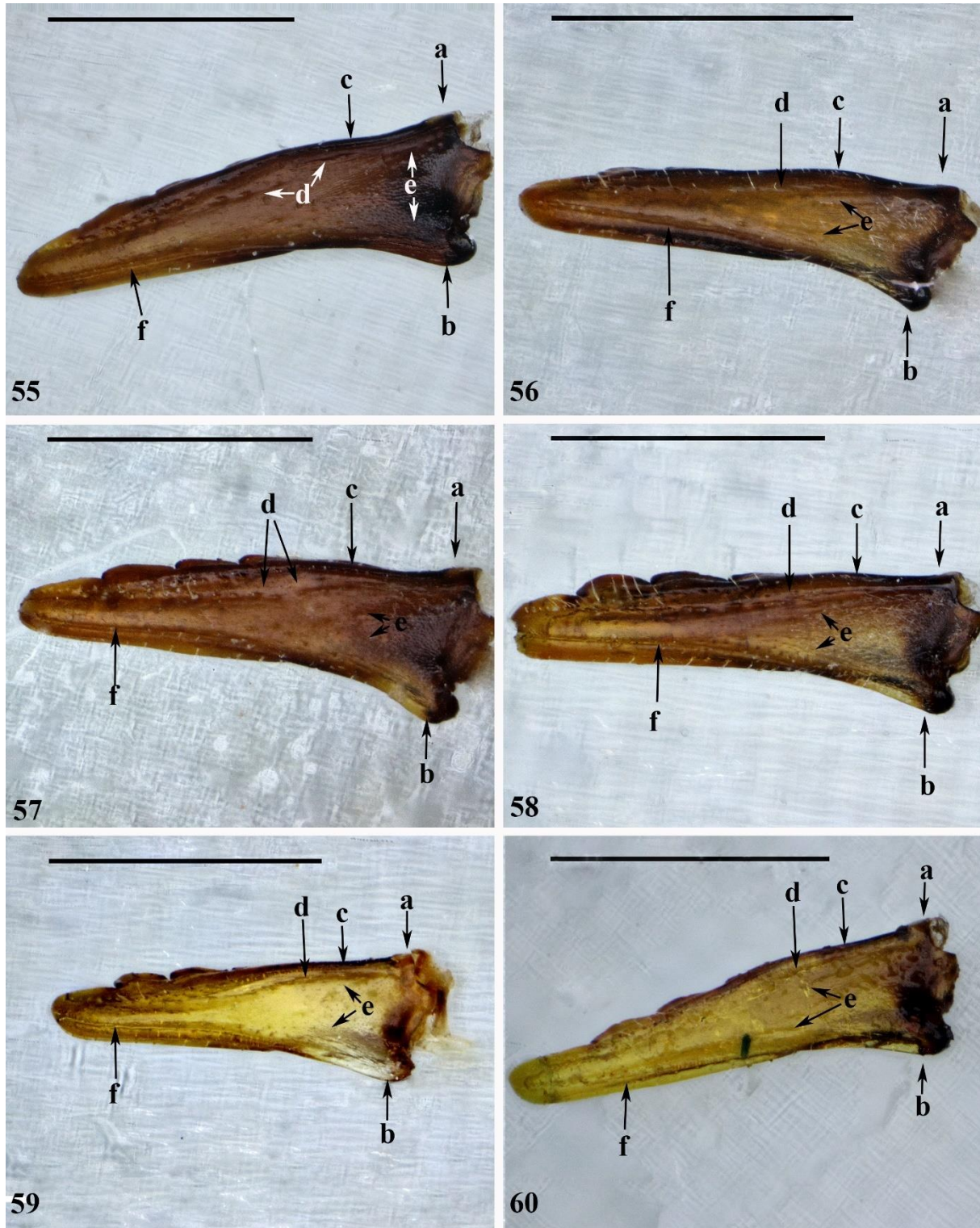
Figures 44–49. Electromicrographs of the mandibles. Fig. 44: *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911) mandible in dorsal view, (a) incisor lobe and (b) the molar lobe with sinuous molar teeth; Fig. 45: *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875) mandible in dorsal view, (a) incisor lobe and (b) the molar lobe, (c) sulcus on the lateral margins of the external face of molars two and three; Fig. 46: *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016 mandible in dorsal view, (a) incisor lobe and (b) the molar lobe, (c) carinas on the lateral margins of the external face of molars two and three; Fig. 47: *Minixi joergenseni* (Schrottky, 1909) mandible in dorsal view, (a) incisor lobe and (b) the molar lobe, (c) upper acetabular sulcus; Fig. 48: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) mandibles in dorsal view, (a) insisor lobe and (b) the molar lobe; Fig. 49: *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903) mandibles in dorsal view, (a) insisor lobe and (b) the molar lobe; Scale bar for Figs. 44-48= 200 μ m; Fig. 49=100 μ m.

Fonte: Do autor (2022).



Figures. 50–54. Electromicrographs in detail of the mandibles. Fig. 50: *Minixi arechavaletae* (Brèthes 1903) mandible, (a) in detail the place where the lost setae was inserted near to the mandible joint; Fig. 51: *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911) (a) sulcus on the internal surface of the mandible with short and thin setae associated; Fig. 52: *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016 mandible (a) in detail the setae on the joint region; Fig. 53: *M. tricoloratum* mandible (a) in detail the setae near to the (b) sinuous molar teeth on the internal surface; Fig. 54: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) mandible, (a) in detail the place where the lost setae was inserted near to the mandible joint; Scale bar for Figs. 50, 52 and 54= 100 μm ; Figs. 51 and 53= 20 μm .

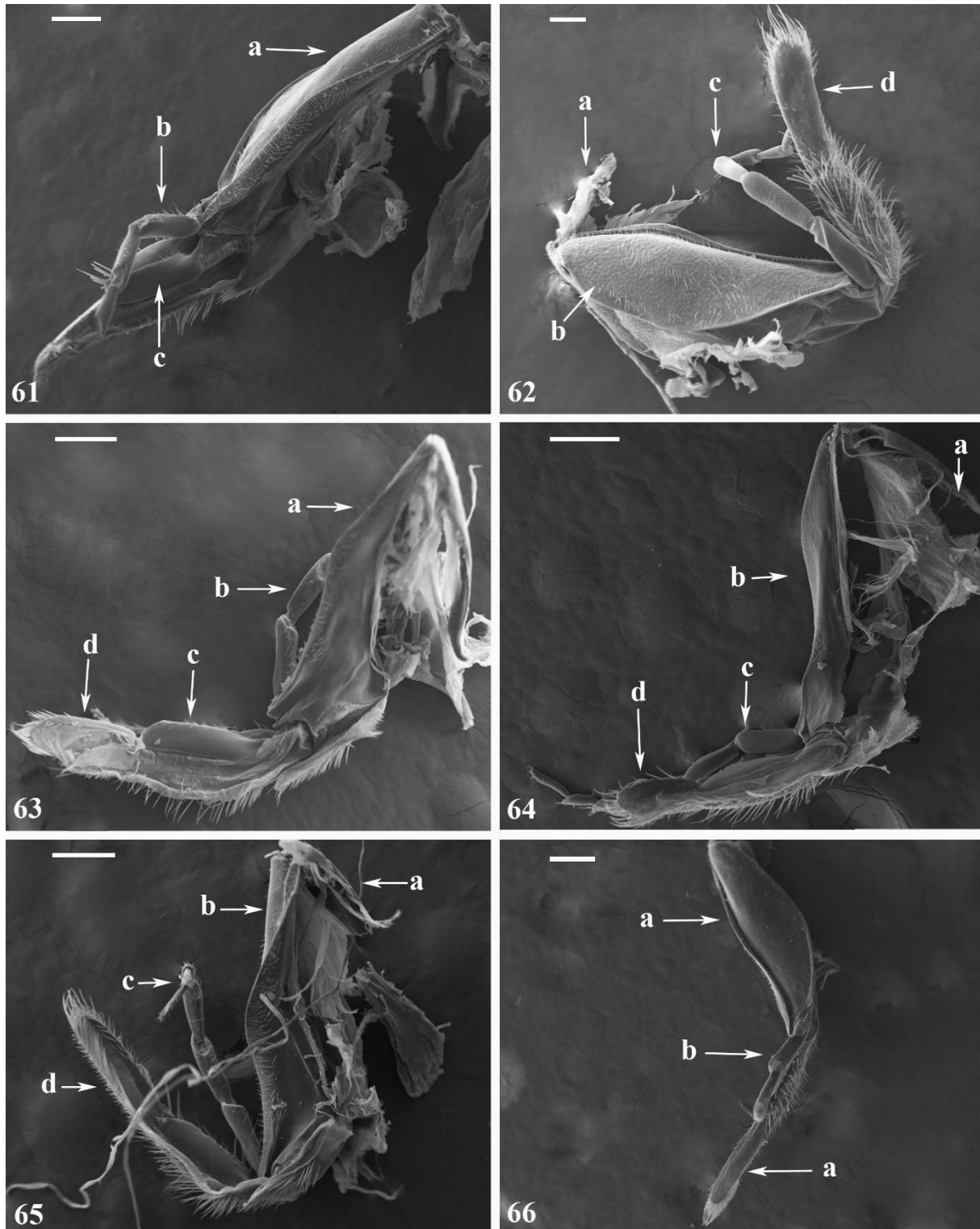
Fonte: Do autor (2022).



Figures. 55 – 60. External surface of the mandibles with its five sulcus. Fig. 55: *Minixi archavaletae* (Brèthes, 1903) mandible, (a) mandible acetabulum, (b) mandible condile, (c) upper acetabular sulcus, (d) lower (discontinuous) acetabular sulcus, (e) fused external sulcus, (f) condylar sulcus; Fig. 56: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) mandible, (a) mandible condile, (b) mandible acetabulum, (c) upper acetabular sulcus, (d) lower (continuous) acetabular sulcus, (e) not fused external sulcus, (f) condylar sulcus; Fig. 57: *Minixi joergenseni* (Schrottjy, 1909) mandible, (a) mandible condile, (b) mandible acetabulum, (c) upper acetabular

sulcus, (d) lower (discontinuos) acetabular sulcus, (e) fusioned external sulcus, (f) condylar sulcus; Fig. 58: *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016 Mandibles, (a) mandible condile, (b) mandible acetabulum, (c) upper acetabular sulcus, (d) lower (discontinuos) acetabular sulcus, (e) not fusioned external sulcus, (f) condylar sulcus; Fig. 59: *Minixi suffusum* (Fox, 1899) mandible, (a) mandible condile, (b) mandible acetabulum, (c) upper acetabular sulcus, (d) lower (continuos) acetabular sulcus, (e) fusioned external sulcus, (f) condylar sulcus; Fig. 60: *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911) mandible, (a) mandible condile, (b) mandible acetabulum, (c) upper acetabular sulcus, (d) lower (continuos) acetabular sulcus extending only to the middle region of the mandible, (e) not fusioned external sulcus, (f) condylar sulcus. Scale bar for Figs. 55 – 60= 0,5 mm.

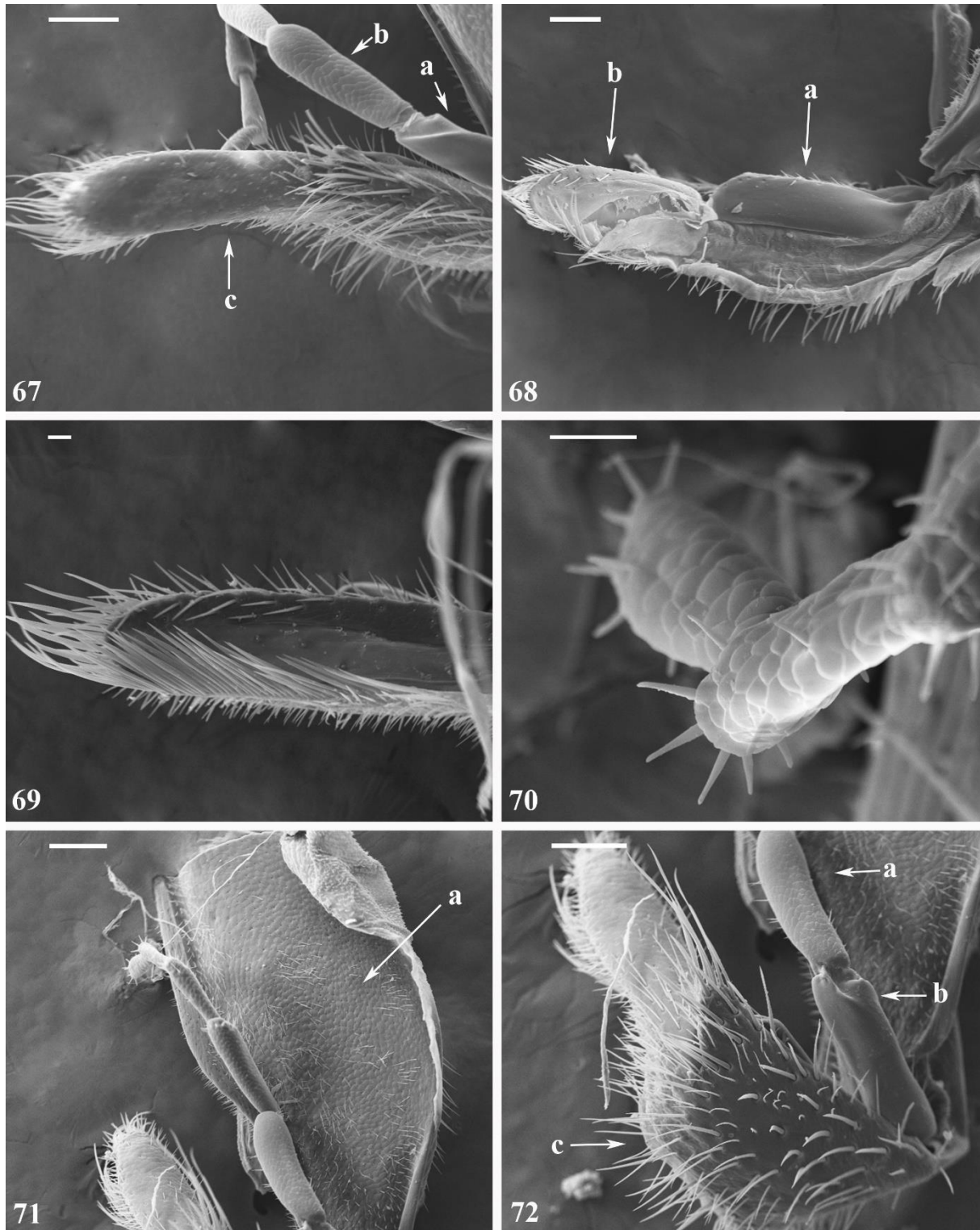
Fonte: Do autor (2022).



Figures. 61 – 66. Electromicrographs of maxillae. Fig. 61: *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903) maxille in lateral view, (a) estipe, (b) maxillary palpi with missing the last four palpomeres, and a concentration of long setae on the second palpomer, (c) lacinia; Fig. 62: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) maxille external surface, (a) cardo, (b) estipe with small thin setae on a rough surface, (c) maxillary palpi with six palpomeres, (d) galea; Fig. 63: *Minixi joergenseni* (Schrottky, 1909) maxille internal surface, (a) estipe with smooth texture, (b) maxillary palpi, (c) lacinia, (d) galea; Fig. 64: *Minixi suffusum* (Fox, 1899) maxille in lateral view, (a) cardo, (b) estipe, (c) maxillary palpi, (d) galea; Fig. 65: *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1857) maxille in lateral view, a) cardo, (b) estipe, (c) maxullary palpi, (d) galea; Fig. 66: *Minixi tricoloratum*

(Zavattari, 1911) maxille in lateral view, (a) estipe, (b) maxillary palpi with missing the last four palpomeres, (c) galea. Scale bar for Figs. 61, 63, 64, 65 and 66 = 200 μm ; Fig. 62= 100 μm .

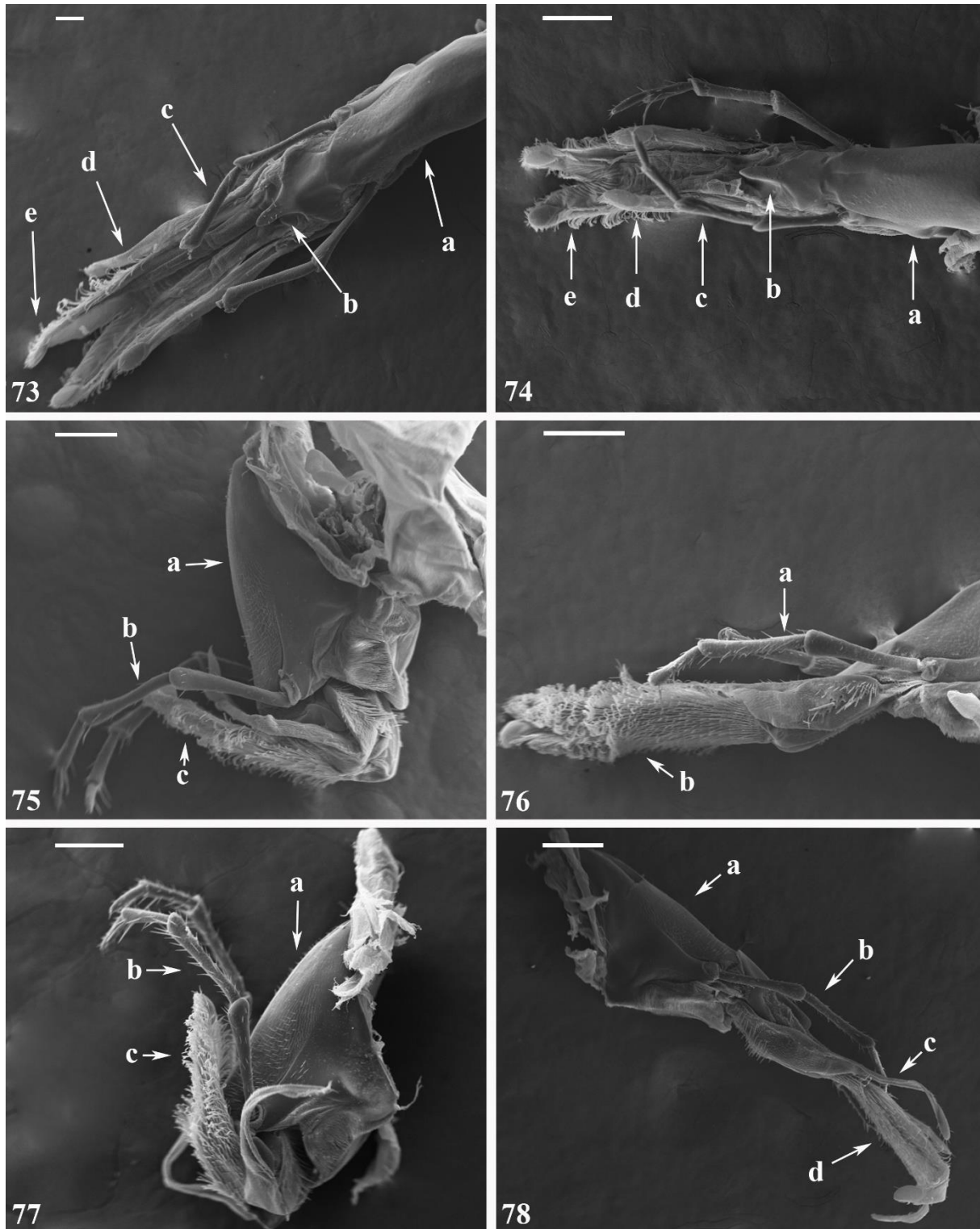
Fonte: Do autor (2022).



Figures. 67 – 72. Electromicrographs in detail of maxillae. Fig. 67: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) (a) first palpomer of the maxillary palpi without setae and presenting a smooth texture, (b) second palpomer of the maxillary palpi with few setae and presenting a rough texture, (c) external surface of the galea with long setae at the apex; Fig. 68: *Minixi joergenseni* (Schrottky, 1909) internal surface of the (a) lacinia and (b) galea; Fig. 69: *Minix simichrasti* internal surface of the galea apex presenting long setae; Fig. 70: *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016 palpomers four, five and six presenting a rough texture and thick setae at the each apex; Fig. 71: *M. mariachii* (a) external surface of the estipe, presenting rough texture and some thin setae; Fig. 72: *M. mariachii* (a) second palpomer of the maxillary palpi with few setae and

presenting a rough texture (b) first palpomer of the maxillary palpi without setae and presenting a smooth texture, (c) galea external surface setae. Scale bar for Figs. 70 = 20 μm ; Fig. 67-69, 71 and 72 = 100 μm .

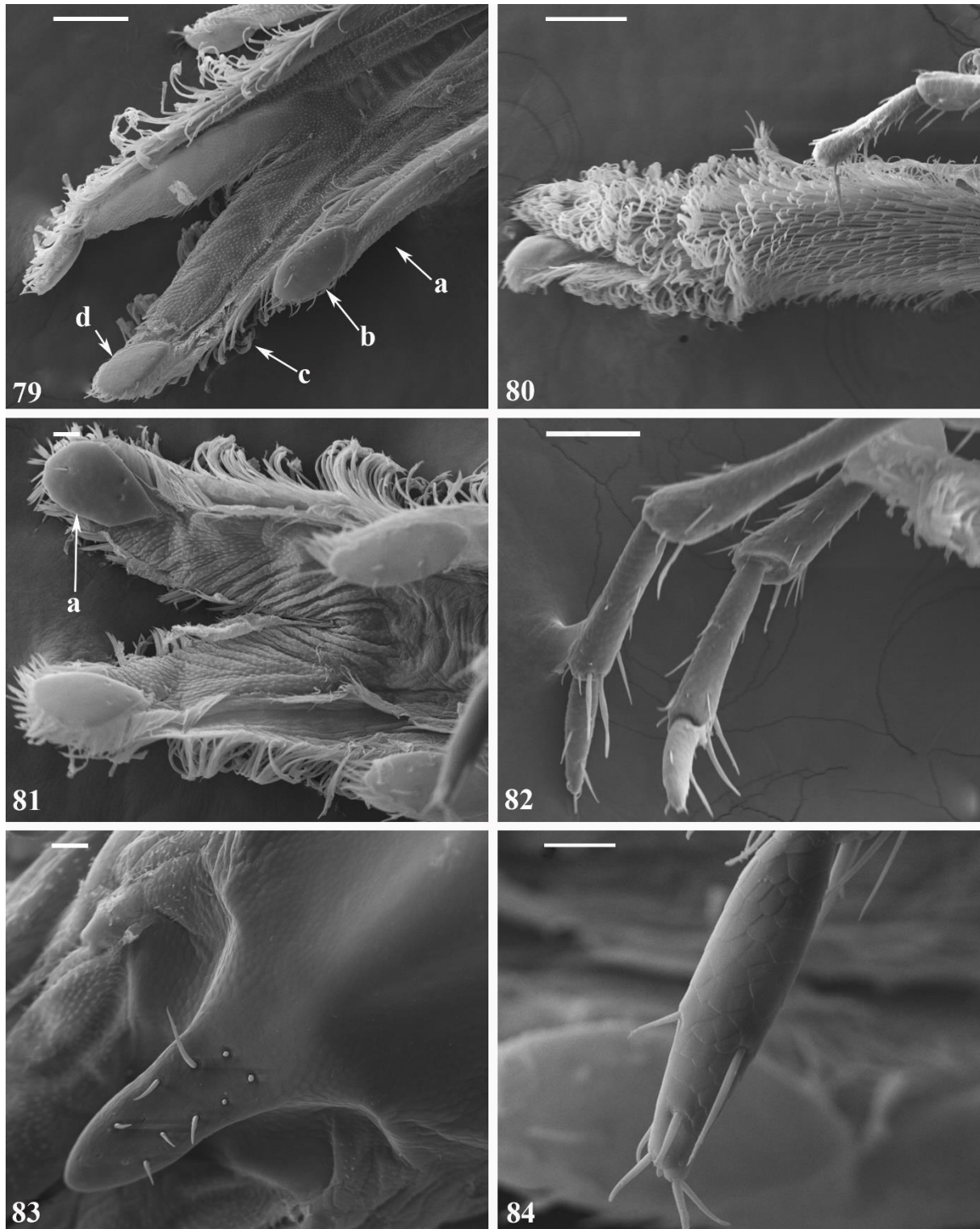
Fonte: Do autor (2022).



Figures. 73 - 78. Electromicrographs of the labium. Fig. 73: *Minixi archavaletae* (Brèthes, 1903) external surface of the labium, (a) postmentum, (b) prementum, (c) labial palpi, missing palpomers three and four, (d) paraglossa, (e) glossa; Fig. 74: *Minixi suffusum* (Fox, 1899) external surface of the labium, (a) postmentum, (b) prementum, (c) labial palpi, with four palmomers, (d) paraglossa, (e) glossa; Fig. 75: *Minixi joergenseni* (Schrottky, 1909) labium in lateral view, (a) postmentum with scaly texture on the external surface and smooth on the inner surface, (b) labial palpi, with four palmomers, (c) lígula completely covered by long microtrichia; Fig. 76: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) labium in lateral view, (a) labial palpi, with four palpomeres, (b) lígula completely covered by long microtrichia; Fig. 77: *Minixi*

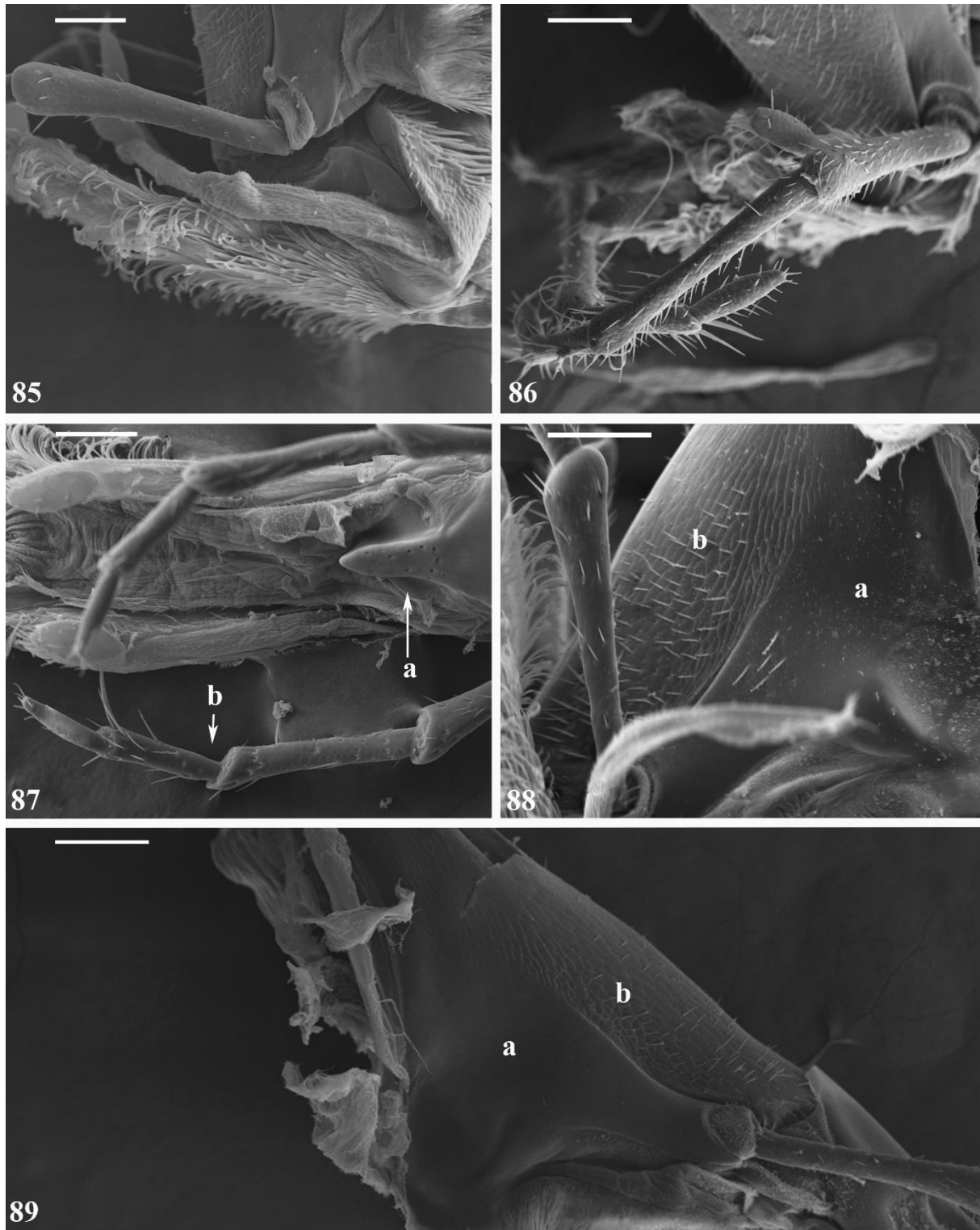
sumichrasti (de Saussure, 1875) labium in lateral view, (a) postmentum with scaly texture on the external surface and smooth on the inner surface, (b) labial palpi with four palmomers, (c) lígula completely covered by long microtrichia; Fig.78: *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911) labium in lateral view a) postmentum with scaly texture on the external surface and smooth on the inner surface, (b) labial palpi with four palmomers, (c) paraglossa, (d) glossa. Scale bar for Figs. 74, 77, 78 = 200 μm ; Fig. 73, 75, 76 = 100 μm .

Fonte: Do autor (2022).



Figures. 79 – 84. Electromicrographs in detail of the labium. Fig. 79: *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903) external surface of (a) paraglossa and (b) paraglossa acroglossal button, (c) glossa, (d) glossa acroglossal button; Fig. 80: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875) glossa and paraglossa internal surface covered by long microtrichia; Fig. 81: *Minixi suffusum* (Fox, 1899) glossa and paraglossa external surface (a) glossa acroglossal button with one setae; Fig. 82: *Minixi joergenseni* (Schrottky, 1909) labial palpi; Fig. 83: *M. arechavaletae* prementum with some setae on the apex; Fig. 84: *Minixi suffusum* labial palpomer number four with some setae. Scale bar for Figs. 83, 81 and 84= 20 μm ; Fig. 79, 80 and 82= 100 μm .

Fonte: Do autor (2022).



Figures. 85 – 89. Electromicrographs in detail of the labium. Fig. 85: *Minixi joergenseni* (Schrottky, 1909) middle region of the labium in lateral view; Fig. 86: *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016 middle region of the labium in lateral view; Fig. 87: *Minixi suffusum* (Fox, 1899) (a) prementum without setae, (b) labial palpi; Fig. 88: *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875) (a) smooth region and (b) scaly region of the postmentum; Fig. 89: *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911) (a) smooth region and (b) scaly region of the postmentum. Scale bar for Figs. 87 = 20 μm ; Fig. 85, 86, 88 and 89 = 100 μm .

Fonte: Do autor (2022).

**Appendix II: Label data of Analyzed specimens *Minixi* Giordani Soika, 1978
(Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)**

Note: (‘ indicate different labels and \ indicate different label lines)

Minixi arechavaletae (Brèthes, 1903)

Argentina, Buenos Aires: one female (AMNH), ‘ARG. – B. AIRES\ MORENO-XII. 71\ FRITZ col.’ ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brethes)♀\ Fritz det. 89’ (partially handwritten label). **Argentina, Corrientes:** one female (AMNH), ‘ARG. – CORRIENTES/ ITUZAINGO\ Fritz – IX. 79’ ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brethes)♀\ Fritz det. 89’ (partially handwritten label); one male, (AMNH), ‘ARG. – CORRIENTES\ PELLEGRINI\ Fritz – X 11. 74’ ‘PACHYMENES\ ARECHAVALETAE\ ♂\ (BRETH.)\ M. A. Fritz det. 75’ (partially handwritten label). **Argentina, Entre Rios:** one female (AMNH), ‘ARG. – E. RIOS\ Liebig\ Zelich’; one female (AMNH), ‘ARG. – E. RIOS\ PALMAR COLON\ ZELICH COL. -1.74’ (handwritten label) ‘PACHYMENES ♀\ ARECHAVALETAE\ (BRETH.)\ M. A. Fritz det. 75’ (partially handwritten label); one male (AMNH), ‘ARG. – E. RIOS\ SALTO GRANDE\ FRITZ\ - 4.78’ (handwritten label) ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brethes)♂\ Fritz det. 89’ (partially handwritten label). **Brazil, Amazonas:** one female (HYMSJRP), ‘BRAZIL, AM, Manaus,\ Reserva F. Adolpho Ducke\ 04- 11. x. 2010\ Somavilla, A., et al. Leg.’ ‘Grade do PPBio\ NS3 (L05/L06)\ Vespidae – Eumeninae’ ‘Pachyminixi\ Somavilla, A. 2011 (det.)’ (partially handwritten label) ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brèthes, 1903) ♀\ Y. C. Grandinete det. 2013’ ‘INPA0002’ (back of the label). **Brazil, Paraná:** one female (CECUFLA), ‘Brazil, Paraná, Campo Magro\ 25° 20’ 52’’ S 49° 21’ 43’’ W\ 05. iv. 2008 – 1070 m\ P. C. Grossi col.’; one female (CEUFLA), ‘Brazil, PR, Tibagi\ P. E. Guartelá\ 02. XI. 2009 Grossi &\ Parizotto cols.’; one female (AMNH), ‘BRAZIL, PARANÁ:\ Vila Velha\ February 9, 1974’ ‘J. G. Rozen\ F. C Thompson\ J. S. Moure\ Collectors’ ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ ♀ (Brethes)\ det. J. v. d. Vecht 1979’ (partially handwritten label); one male (CEUFLA), ‘Brazil, Paraná, São\ José dos Pinhais,\ Aeroporto, 19. i. 2005;\ Aguiar’; one female (CEUFLA), ‘Brazil, Paraná, 8 km ao\ S de Palmas, 1140m,\ 26°33’S 51°59’W,\ 20. Xi. 2009, G. Melo,\ K. Ramos & V. Kanamura’ ‘Pachyminixi ♀\ B. Garcete det. 2009’ (partially handwritten label); one

male (CEUFLA), ‘Brazil, PR, Tibagi\ P. E. Guartelá\ 02. XI. 2009 Grossi & Parizotto cols.’. **Brazil, São Paulo:** two females (CEUFLA), ‘Brazil, SP, 10 Km a SW\ de S. J. Barreiro, Serra\ da Bocaina, 1560m,\ 22. 721°S 44.625°W,\ 24. x. 2011. M. G. Hermes’; one female (AMNH), ‘BRAZIL- S. P. – 11.57\ CAMPOS do JORDAO’ (handwritten label) ‘Pachymenes\ arachevaetae\ Br\ Giordani Soika det. 1972’ (partially handwritten label); one male (CEUFLA), ‘BOCAINA – SP\ RECANTO DA FLORESTA\ 23/ x / 2011\ G. A. R. Melo’ (handwritten label).; **Brasil, Minas Gerais:** one female (CEUFLA), ‘Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22°12’S\ 44°47’W, 26. i. 2014\ L. Martins col.’; one female (CEUFLA), ‘Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22° 12’S\ 44°47’W, 19. iv. 2014\ L. Martins col.’; one female (CEUFLA), ‘Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22°12’S\ 44°47’W, 29. i. 2014\ L. Martins col.’; one male (CEUFLA), ‘Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22°12’S\ 44°47’W, 26. i. 2014\ J. Batista col.’.

Minixi bifasciatum (von Schulthess, 1904)

Argentina, Salta: one male (AMNH), ‘Arg. – SALTA\ Altures Amblayo\ 3200 m – XII. 86\ Fritz’ ‘Pachyminixi\ bifasciatum ♂\ (Schulthess)\ Carpenter det 89’ (partially handwritten label); one female (AMNH), ‘Arg. – SALTA\ Cuesta Obispo\ 3.000 mts.\ Fritz- 11. 85’ ‘Pachyminixi\ bifasciatum ♀\ (Schulthess) \ Carpenter det 89’ (partially handwritten label). **Peru, Cuzco:** one male (AMNH), ‘PERU: Lucre,\ Cuzco II - 2 - \1968 A. Garcia\ & C. Porter’ (partially handwritten label) ‘Pachyminixi\ bifasciatum\ Giordani Soika det. 1978’ (partially handwritten label).

Minixi brasilianum (de Saussure, 1875)

Brazil, Amazonas: one female (HYMSJRP), ‘Brazil, AM, Iranduba\ Ramal do Caldeirão\ -3.2615; -60.2207’ ’17-18.xi.2011\ Oliveira, Tonon,\ Somavilla & Azevedo leg.’. **Brazil, Paraná:** one male (CEUFLA), ‘Brazil, Paraná Altamira do\ Paraná, Estrada d’Água da\Bota, 24°52’S 52°42’W\ 22.iii.2011, G. Weiss & P.\ Grossi’; one female (CEUFLA), ‘Brazil, Paraná Altamira do\ Paraná, Estrada d’Água da\Bota, 24°52’S 52°42’W\ 22.iii.2011, G. Weiss & P.\ Grossi’. **Brazil, São Paulo:** one female (HYMSJRP), ‘*Minixi brasilianum*\ (de Saussure) ♀\ M. G. Hermes det. 2011’

‘Pindorama – EEP\ Estação Experimental de\ Pindorama\ 26/VII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.L. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi brasilianum*\ (de Saussure) ♀\ M. G. Hermes det. 2011’ ‘Pindorama – EEP\ 06/VIII/2009\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.I. Col.’; one male (HYMSJRP), ‘Bebedouro\ Faz. Córrego dos Bois\ 21/XII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘Magda-SP-Brazil\ 19/vi/ 2007\ BIOTA-FAPESP’; one male (HYMSJRP), ‘Magda-SP-Brazil\ 19/vi/2007\ *Minixi brasilianum*\ (de Saussure) ♂\ R. B. Lopes det. 2013’; one female (HYMSJRP), ‘Icém-SP-Brazil\ 2/ x/ 2011\ Grandinete, Y. C. col.’ ‘*Minixi brasilianum compactum* (Fox, 1899)\ ♀\ Y. C. Grandinete det. 2013’; one female (HYMSJRP), ‘Macaubal-SP-Brazil\ 19/xi/2007\ BIOTA-FAESP’; one female (HYMSJRP), ‘Matão-SP-Brazil\ 03/viii/2007\ BIOTA-FAPESP’; one female (HYMSJRP), ‘Icém-SP-Brazil\ 2/ x/ 2011/ Grandinete, Y. C. col.’ ‘*Minixi Brazilianum compactum* (Fox, 1899)\ ♀\ Y. C. Grandinete det. 2013’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi Brazilianum*\ (de Saussure) ♀\ M. G. Hermes det. 2011’ ‘Pindorama – EEP\ 02/II/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.I. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘Planalto-SP-Brazil\ 19/xi/2007\ *Minixi* sp ♀’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi Brazilianum*\ (de Saussure) ♀\ M. G. Hermes det. 2011’ ‘Barretos\ Faz. Vista Bonita\ 15/XII/2009\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.L. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi tricoloratum*\ (Zavattari) ♀\ Y. C. Grandinete det. 2013’ ‘Paulo de Faria-SP-Brazil\ 17/ii/2005\ Gomes, B. col.’. **Paraguay, Concepción:** two males (CEUFLA), ‘Paraguay, Concepción\ Horqueta, Estancia Don\ Carlos, 230m, 11.ii.2007\ 23°24’13’’S 56°31’18’’W\ M. G. Hermes coll.’; three females (CEUFLA), ‘Paraguay, Concepción\ Horqueta, Estancia Don\ Carlos, 230m, 11.ii.2007\ 23°24’13’’S 56°31’18’’W\ M. G. Hermes coll.’. **Paraguay, San Pedro:** two females (AMNH), ‘PARAGUAY – 2.79\ SAN PEDRO – CORORO\ RIO YPANE – Fritz’; two females (AMNH), ‘PARAGUAY: San\ Pedro. Rio Ypane\ Cororo\ XII. 1983\ M. A. Fritz’ (partially handwritten label); two males (AMNH), ‘PARAGUAY: San\ Pedro. Rio Ypane\ Cororo\ XII. 1983\ M. A. Fritz’ (partially handwritten label). **Suriname, Raleigh Vallen:** two males (AMNH), ‘SURINAME: Raleigh\ Vallen-Voltzberg Res\ Foengoe 4° 43’, 56° 12’\ 26 Jan.-15 Feb. 1982\ J. Carpenter & D. Trail’ ‘MINIXI BRASILIANUM (SAUSS.)\ Det. J. M. Carpenter 82’ (partially handwritten label). **Labels without locality:** one female (AMNH), ‘Oucatopi Isd.\ S. M. Klages,\ C. M. Acc. 6178’ ‘*Minixi brasilianum*\ Giordani Soika det. 1978’.

Minixi brethesi (Bertoni, 1927)

Paraguay, Itanará: one male (MNHPY), 'Itanará\ 18.IV.20' 'Nortoni\ bertonii\ Brths.' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 41\ Garcete rev.' 'IBNPY-INVERT\ 000000007366' 'Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000'. **Paraguay, Vista Alegre:** one female (MNHPY), 'Vista Alegre\ ...\ 25.IV.20' (partially handwritten label) 'Nortonia\ Bertoni\ Brth.' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 158\ Garcete rev.' 'IBNPY-INVERT\ 000000007373' 'Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label); one female (MNHPY), 'Vista Alegre\ IV.1920' (handwritten label) 'Nortonia\ Bertoni\ Brth.' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 9\ Garcete rev.' 'IBNPY-INVERT\ 000000007367' 'Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000'; one female (MNHPY), 'V. Alegre\ 26.IV.20' (handwritten label) 'Parazumia\ Bertonii\ Breth' (handwritten label) '0212' (back of the label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 45\ Garcete rev.' 'IBNPY-INVERT\ 000000006772' 'Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000'; one female (MNHPY), '2.IV.1920\ A. W. Bertoni' (handwritten label) 'Vista Alegre\ Ag. guani' (handwritten label) 'Parazumia\ Bertonii\ Breth' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 22\ Garcete rev.' 'IBNPY-INVERT\ 000000007374' 'Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000'; one female (MNHPY), '58' (handwritten label) 'V. Alegre\ 16.IV.20' 'Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000' 'IBNPY-INVERT\ 000000007370' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 56\ Garcete rev.'; one male (MNHPY), 'V. Alegre\ III.20' (handwritten label) 'Nortonia\ alegresis\ Brths' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 26\ Garcete rev.' 'IBNPY-INVERT\ 000000007369' 'Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000'.

Minixi joergenseni (Schrottky, 1909)

Argentina, Mendoza: one female (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ 4.IV.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 81\ Garcete rev.' '0215' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008185' 'Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ 4.IV.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 171\ Garcete rev.' '0222' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008186' 'Pachyminixi\

joergenseni (Schrottky) det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), 'Mendoza\ R. A. 11' (handwritten label) '3018' (handwritten label) 'Pachymenes\ joergenseni ♂\ Schr' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 171\ Garcete rev.' '0224' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008183' 'Pachyminixi\ joergenseni (Schrottky) det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), 'Mendoza\ Argentina' 'Eumenes\ argentina' (handwritten label) 'Pachymenes ♂\ joergenseni\ forma típica' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 126\ Garcete rev.' '0214' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008182' 'Pachyminixi\ joergenseni (Schrottky) det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), '...' (unreadable label) 'cotype' (handwritten label) '3018' (handwritten label) '...' (unreadable label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 158\ Garcete rev.' '0213' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008179' 'Pachyminixi\ joergenseni (Schrottky) det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label), 'Ch. Coria\ Mendoza' (handwritten label) 'Pachymenes ♀\ joergenseni\ Schr. var.' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ F. 127\ Garcete rev.' '0221' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008184' 'Pachyminixi\ joergenseni (Schrottky) det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label). **Argentina, Rio Negro:** one male (AMNH), 'ARG – RIO NEGRO\ LUIS BELTRAN\ Fritz' 'Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes) ♂\ Fritz det. 89'; one male (AMNH), 'ARG. – RIO NEGRO\ Darwin\ Fritz – VII.84' 'Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes) ♂\ Fritz det. 89'; one male (AMNH), 'ARG. – RIO NEGRO\ Darwin – 12.84\ Fritz col.' 'Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes) ♂\ Fritz det. 89'. **Argentina, Salta:** one female (HYMSJRP), 'ARG. – SALTA\ Rosario Lerma\ Fritz – XI 92' 'Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatum\ (Zav, 1912)' 'AMNH 0012'; one male (AMNH), 'ARG. – SALTA\ Rosario Lorma\ Fritz – 10.92' 'Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes)\ Fritz det.'; one female (AMNH), 'ARG. – SALTA\ La Viña\ Fritz – 2.85' 'Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus ♀\ (Brethes)\ Fritz det. 89'. **Argentina, San Juan:** one female (AMNH), 'Nr. Calingasta\ San Juan, ARGENT.\ Feb. 13, '66\ C. C. Porter' 'Pachyminixi\ joergenseni\ bicigulatum (Zav.)\ Det. J. M. Carpenter' (partially handwritten label). **Argentina, San Luís:** one female (AMNH), 'ARG. – SAN LUIS\ SAN LUIS – 2.74\ FRITZ – H. MARTINEZ' 'PACHYMENES\ JOERSENSENI ♀\ (BR.)\ M. A. Fritz det. 75' (partially handwritten label); one female (AMNH), 'Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus ♀\ (Brethes)\ Fritz det. 89' 'ARG. – SAN LUIS\ SAN JERONIMO\ Fritz – 2.80'; one female (AMNH), 'ARG-SAN LUIS\ SAN

LUIS 3.74\ H. MARTINEZ – FRITZ’ ‘PACHYMENES\ JOERGENSENI\ BICINGULATUS ♀\ (BR.)\ M. A. Fritz det. 75’. **Argentina, Santa Fé:** one female (MNHNPY), ‘Sta. Fé\ R. A.’ (handwritten label) ‘3091\ Bertoni’ (handwritten label) ‘...’ (unreadable label) ‘Eumenes\ arachaeavaetae\ ♀?’ (handwritten label) ‘MNHN\ A. W. Bertoni\ F. 159\ Garcete rev.’ ‘0220’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008180’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 2000’ (partially handwritten label). **Chile, Santiago:** one female (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ PROV. DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ BORDS DE RIO SALADO\ ENV. DICAÑO\ E. R. WAGNER 1909’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus\ Giordani Soika det. 197’; one female (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ CHACO DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ ENVIORONS DICAÑO \ GUARDA ESCOLTA\ E. R. WAGNER 1909’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus\ Giordani Soika det. 197’ ‘3 ex missing: van\ der Vecht 1975’; one male (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ PROV. DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ BORDS DE RIO SALADO\ ENV. DICAÑO\ E. R. WAGNER 1909’ ‘Zavattari\ det. 1912’ (handwritten label) ‘Eumenes\ joergenseni\ Schrott\ Var. bicingulatus\ Zavatt.’ (handwritten label) ‘Pachyminixi\ joergenseni\ ssp. bicingulatum (Zav.)\ det. J. v. d. Vecht 1980’; one female (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ PROV. DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ BORDS DE RIO SALADO\ ENV. DICAÑO\ E. R. WAGNER 1909’ ‘...’ (unreadable label) ‘Pachyminixi ♀\ joergenseni\ bicingulatum\ var. (Zav.)\ det. J. v. d. Vecht 1979’.

Minixi mariachii Hermes & Oliveira, 2016

Holotype female: Mexico, Morelos (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 9-VII-1996\ Alt. 940 m\ 18°27’.671 N 99°02’.475 O\ sobre suelo húmedo\ Col. A. Rodríguez’ ‘Minixi ♀ Sp.\ Det. A. Rodríguez, 1997’ (partially handwritten label).

Paratypes: Mexico, Morelos: one male (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 7-X-1996 Alt. 940 m\ 18°27’.671 N 99°02’.475 O\ Col. B. Rodríguez 186 RA’; one male (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 10-VIII-1996 Alt. 940 m\ 18°27’.671 N 99°02’.475 O\ sobre suelo húmedo\ Col. M. E. Guardado’; one male (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 9-X-1996 Alt. 940 m\ 18°27’. 671 N 99°02’.475 O\ Col. C. Uribe 200 RA’ ‘Minixi ♂ Sp\ Det. A.

Rodríguez, 1997'; one male (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km O Ajuchitlán \16-III-1996 Alt. 950 m\ 18°28'.065 N 98°59'. 546 O\ sobre suelo húmedo\ Col. A. Rodríguez'; one male (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 9-VII-1996 Alt. 940 m\ 18°27'. 671 N 99°02'.475 O \ Col. A. Marín'; one female (CEUFLA), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 16-XI-1995 Alt. 940 m\ 18°27'. 671 N 99° 02'. 475 O\ Col. E. Ramirez'; one female (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km O Ajuchitlán\ 18-XI-1995 Alt. 950 m\ 18°28'.065 N 98°59'.546 O\ Col. F. A. Noguera'; one female (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 12-VII-1996 Alt. 940 m\ 18°27'.671 N 99°02'.475 O/ Col. M. E. Guardado'; one female (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla/ Estación CEAMISH/ 10-V-1996 Alt. 940 m\ 18°27'.671 N 99°02'.475 O \ Col. B. Rodríguez 95 RA'.

Minixi mexicanum (de Saussure, 1857)

United States, Texas: one female (AMNH), 'TEXAS: HIDALGO COUNTY\ BENTSEN RIO GRANDE\ VALLEY ST. PARK\ 16- III- 82\ C. PORTER' (partially handwritten label) 'Minixi/ MEXICANUM/ (Saussure)/ ♀ det. J. M. Carpenter/ 1984' (partially handwritten label) 'Minixi/ n. sp./ det. J. M. Carpenter' (partially handwritten label).

Minixi suffusum (Fox, 1899)

Brazil, São Paulo: one male (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det 2011' 'Onda Verde\ Faz. Fischer\ 21/I/2011\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; two males (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Bebedouro\ Faz. Córrego dos Bois\ 21/XII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Bebedouro\ Faz. Córrego dos Bois\ 21/XII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Pindorama – EEP\ 08/VII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.I. Col.'; one female (HYMSJRP), 'Jundiaí-SP-Brazil\ Serra do Japi\ 14/x/2008\ *Minixi* sp'; one male (HYMSJRP), 'Matão-SP-Brazil\ 30/vi/2009\ *Minixi* sp ♀'; one male (HYMSJRP), 'Matão-SP-Brazil\ 17/ xii /2007\ BIOTA-FAPESP' '*Minixi suffusum*\ (Fox) ♀\ Y. C.

Grandinete det. 2013'; one female (HYMSJRP), 'Minixi ♀\ suffusum (Fox)' (handwritten label) 'Matão, SP, Brazil\ 03/VIII/07\ Ativa – interior\ Eumeninae\ SP 8' (partially handwritten label); one female (HYMSJRP), 'Matão-SP-Brazil\ 18/ii/2009\ *Minixi suffusum* (Fox)\ ♀\ R. G. Lopes det 2013'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Barretos\ Faz. Vista Bonita\ 27/I/2011\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Barretos\ Fazenda Vista Bonita\ 15/XII/2009\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), 'Sales-SP-Brazil\ 24/x/2007 – Malaise\ *Minixi suffusum* (Fox)\ ♀\ M. G. Hermes det. 2011'; one female (HYMSJRP), 'Barretos-SP-Brazil\ 23/x/2008\ *Minixi suffusum* (Fox)\ ♀\ R. G. Lopes det. 2013'; one female (HYMSJRP), 'Barretos-SP-Brazil\ 08/v/2009\ *Minixi* sp'. **Paraguay, Concepción:** one male (CEUFLA), 'Paraguay, Concepción,\ Horqueta Estancia Don\ Carlos, 203 m, 11.ii.2007\ 23°24'13''S 56°31'18''W\ M. G. Hermes coll.'; four females (CEUFLA), 'Paraguay, Concepción,\ Horqueta Estancia Don\ Carlos, 203 m, 11.ii.2007\ 23°24'13''S 56°31'18''W\ M. G. Hermes coll.'. **Paraguay, Paraguari:** one female (CEUFLA), 'Paraguay, Paraguari,\ Monumento Natural\ Macizo Acahay,\ 169 m, 8.ii.2007\ 25°52'01''S 57°08'41''W\ M. G. Hermes coll.'. **Paraguay, San Pedro:** one male (AMNH), 'PARAGUAY – 2.79\ SAN PEDRO – CORORO\ RIO YPANE – Fritz'.

Minixi sumichrasti (de Saussure, 1875)

Argentina, Buenos Aires: one female (AMNH), 'ARG.-B. AIRES\ MORENO\ Fritz – 12.81' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀\ (Saussure)\ Carpenter det 89'. **Argentina, Catamarca:** one female (AMNH), 'Arg. –CATAMARCA\ Santa Maria\ 4.1.91 – Fritz' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀\ (Saussure)\ Fritz det. 91'; one female (AMNH), 'ARG – CATAMARCA\ PUNTA BALASTO\ Fritz – 2.88' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀\ (Saussure)\ Carpenter det 89'. **Argentina, Jujuy:** one male (AMNH), 'ARGENT.: Jujuy,\ Huacalera\ III-24-27-69\ C. C. Porter' 'Pachyminixi\ sumichrasti (Sc)\ Giordani Soika det. 1978' (partially handwritten label). **Argentina, Mendoza:** one female (AMNH), 'Potrerillos\ Mendoza, ARGENT.\ Feb.20 66\ O. O. Porter' 'Pachyminixi\ sumichrasti (ss)\ = argentinus (B.)\ Giordani Soika det. 1979' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ hh.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 206\ Garcete rev.' '0219' (back of the label) 'IBNPY-

INVERT\ 000000008189' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ 4.IV.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 207\ Garcete rev.' '0218' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008190' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ 10.I.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 88\ Garcete rev.' '0217' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008191' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Sta. Fé\ 3017^a\ 326\ 24.XII.910\ S. Fé\ barranco' 'Eumenes\ argentina\ (Berq)' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 209\ Garcete rev.' '0216' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008195' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), 'Mendoza\ argentina' '3017' 'Eumenes\ argentina\ (Berq)' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 204\ Garcete rev.' '0226' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008194' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), '3017' 'Eumenes\ argentina' 'Mendoza' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 203\ Garcete rev.' '0227' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008192' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), 'Mendoza\ R. Arg.' '3017' 'Eumenes ♂\ argentina Berq' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 205\ Garcete rev.' '0225' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008193' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label). **Argentina, Rio Negro:** one female (AMNH), 'Arg. -RIO NEGRO\ Choele-Choel\ U. Fritz - I. 91' 'Pachymminixi sumichrasti\ (Saussure) ♀\ Fritz det. 91'; one female (AMNH), 'ARG. -RIO NEGRO\ Choele Choel\ Fritz-5.XII.89' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Sauss.) ♀\ Fritz 90' (handwritten label); one male (AMNH), 'ARG. -RIO GRANDE\ LUIS BELTRAN\ Fritz - I.77' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure) ♂\ Carpenter det89'. **Argentina, Salta:** one female (AMNH), 'ARGENTINA: Salta\ 29 Km N Cafayate\ Quebrada Cafayate\ 16 Jan. 1989 1600m\ Carpenter & Bowers' 'Pachyminixi\ det. J. M. Carpenter'; one female (AMNH), 'ARG. - SALTA\ La Viña\ Fritz - 2.85'; 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀\ (Saussure)\ Carpenter det 89'; one female (AMNH), 'ARGENTINA: Salta\ 2km.S Cnel Moldes\ 25°16'S 65°29'W\ 23 Jan. 1989 1150m\ James M. Carpenter'; one female (AMNH), 'ARG.-SALTA\ El Maray\ Fritz - 3.97'; one female (AMNH), 'ARG-SALTA\ CHORRILLO. 4.70\ RUTASI-KM-48\ EASAL

COL.’ (handwritten label) ‘Pachymenes\ argentinus (Ber.)\ Giordani Soika det. 1972’ (partially handwritten label); one female (AMNH), ‘ARG.- SALTA\ El Maray\ Fritz-1.98’ (partially handwritten label); one female (AMNH), ‘ARG. – SALTA\ Sumalao\ Fritz I.90’ ‘Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Sauss.)\ Fritz 90’ (handwritten label); one female (AMNH), ‘ARG. – SALTA\ El Alisal 2.90\ Fritz-2 . 200m’ (partially handwritten label) ‘Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Sauss.)\ Fritz 90’ (handwritten label); one male (AMNH), ‘ARGENTINA: Salta\ 29 Km N Cafayate\ Quebrada Cafayate\ 16 Jan. 1989 1600m\ Carpenter & Bowers’; one male (AMNH), ‘ARG. –SALTA\ La Viña\ Fritz-3.92’; one male (AMNH), ‘ARG. – SALTA\ Quebr. Escolpa\ Fritz – 1.91’ ‘Pachyminixi\ sumichrasti\ Sauss. ♂\ Fritz det. 91’; one male (AMNH), ‘ARGENTINA: Salta\ Cuesta del Obispo\ 31Km. W. Chicoana\ 22 Jan. 1989 2100m\ James M. Carpenter’; one male (AMNH), ‘ARGENTINA: Salta\ Cachí, 2400m\ at Rio Calchaqui\ 17 January 1989\ Carpenter & Bowers’. **Argentina, San Luis:** one female (AMNH), ‘ARG. –SAN LUIS\ SAN JERONIMO\ Fritz – 2.80’ ‘Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Saussure)\ Carpenter det89’. **Argentina, Tucumán:** four males (AMNH), ‘ARGENTINA, Tucumán\ Amaichá det. Valle\ 26°36’S.65°55’W\ 14 Janaury 1989\ Carpenter & Bowers’.

Minixi tricoloratum (Zavattari, 1911)

Argentina, São Pedro: one male (AMNH), ‘S. Pedro Colalao\ Tucuman, ARGENT.\ XII- 15/19- 64\ O. O. Porter’ ‘...’ (unreadable label); one female (UFMG), ‘BRA, MG, Serra do\ Salitre, RPN Cachoeira\ do Campo 23-26.x.2009,\ A. F. Kumagai; R. B. Lopes;\ A. R. Lima leg.\UFMG IHY\ 1522449’ ‘Minixi\ tricoloratum’ (handwritten label); one male (UFMG), ‘BRA, MG, Serra do\ Salitre, RPN Cachoeira\ do Campo 23-26.x.2009,\ A. F. Kumagai; R. B. Lopes;\ A. R. Lima leg.\UFMG IHY\ 1522450’; one male (UFMG), ‘BRA, MG, Serra do\ Salitre, RPN Cachoeira\ do Campo 23-26.x.2009,\ A. F. Kumagai; R. B. Lopes;\ A. R. Lima leg.\UFMG IHY\ 1522451’.

Minixi uruguayense (de Saussure, 1855)

Holotype female: Uruguay, Montevideo (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ MONTEVIDEO\ D’ ORBIGNY 1834’ ‘...’ (unreadable label) ‘TYPE’ (red handwritten label) ‘Eumenes\ uruguayensis\ Sauss.\ type.\ H. DE SAUSSURE DET.’ (partially

handwritten label) ‘ 1 ♀ Type (Without abdomen)\ is missing – (borrowed by\ Van der Vecht 1975).’ (yellow handwritten label).

Argentina, Salta: one female (AMNH), ‘ARG. – SALTA\ Rosario Lerma\ Fritz – XI. 93’.

**ARTIGO II – Morfologia Descritiva e Comparada do aparelho de Ferrão de
Minixi Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae).**

Morfologia Descritiva e Comparada do Aparelho de Ferrão de *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)

LETÍCIA A. DE OLIVEIRA^{1*} & MARCEL G. HERMES¹

¹ *Laboratório de Sistemática e Biologia de Insetos, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brazil*

*Corresponding author: leticiabiologiaugfla@gmail.com

Resumo

Eumeninae faz parte da linhagem dos himenópteros Aculeata, que possuem como característica principal nas fêmeas da maioria dos grupos, o ovipositor modificado em aparelho de ferrão, que se destaca por ser uma das estruturas morfológicas menos exploradas e conhecidas para o grupo. Esta conta com cerca de 3800 espécies descritas até o momento. O gênero de vespas solitárias *Minixi* Giordani Soika, 1978 conta com 12 espécies reconhecidas, ocorrendo na região Neotropical e Neártica. Estudos morfológicos representativos para essas linhagens, bem como para vespas Eumeninae, são escassos e necessários. Assim, este estudo objetivou contribuir com o entendimento da morfologia do aparelho de ferrão e estruturas associadas, bem como das estruturas do último esterno metassomal das fêmeas, que raramente aparecem em estudos taxonômicos e filogenéticos. Um novo protocolo de clarificação adaptado para as estruturas do aparelho de ferrão é também proposto. Os espécimes foram clarificados e as estruturas de interesse observadas em estereomicroscópio. Estruturas morfológicas são descritas e comparadas, e novos termos morfológicos são apresentados como resultado. O aparelho de ferrão se mostrou muito homogêneo entre os *Minixi*. Apesar disso foram levantadas algumas características variáveis entre as espécies, se concentrando as maiores fontes de variação nas placas espiracular, quadrada e oblonga, fúrcula e lancet (Válvula I), principalmente. Além disso é apresentada a descrição detalhada do último esterno metassomal das fêmeas, também negligenciado em Eumeninae, que se mostrou fonte extremamente rica de variação morfológica interespecífica. Uma tentativa de padronização da terminologia morfológica para o aparelho de ferrão é apresentada, além da proposição de 110 novas fontes de caracteres

morfológicos potenciais para futuras pesquisas em Eumeninae. Apesar das contribuições desta pesquisa, de suma importância no conhecimento da história morfológica de Eumeninae, ainda há muito a ser investigado e debatido na morfologia do grupo.

Palavras-chave: Aculeata. Eumenini. Ovipositor Modificado. Protocolo de Clarificação. Terminologia Morfológica.

1 Introdução

Apesar das vespas (Hymenoptera, Vespidae) serem tão lembradas quanto formigas (Formicidae) e abelhas (Anthophila) quando pensamos em himenópteros, o esforço para compreender a morfologia deste grupo tem sido bem menor que de seus pares. Os vespídeos, além de apresentarem uma grande diversidade de comportamentos (p. ex. diferentes níveis de socialidade e padrões diversos para a construção de ninhos), possuem uma surpreendente e pouco explorada diversidade morfológica, além da dificuldade de traçar padrões morfológicos gerais (BEUTEL *et al.*, 2014; FERNÁNDEZ, 2006; NIEVES-ALDREY; FONTAL-CAZALLA, 1999; MELO; AGUIAR; GARCETTE-BARRETT, 2012). Até a própria tradição de estudos morfológicos encabeçada por pesquisadores como Charles Michener para abelhas, e Edward Wilson para formigas, não há par equiparável para os vespídeos.

Dentro da família, o centro de riqueza de espécies e, por consequência, de riqueza e diversidade morfológica, são os Eumeninae, contando com aproximadamente 3800 espécies descritas até o momento (PERRARD *et al.*, 2017). Todavia, por ser composta por elementos em sua maioria solitários, essa subfamília recebe pouca atenção ao contrário das conspícuas vespas sociais (Vespinae, Polistinae) (BRITO; CAETANO, MORAIS, 2004; MACALINTAL; STARR, 1996; SILVEIRA; SANTOS JR, 2011; ROBERTSON, 1968). Tratados morfológicos que centram em Eumeninae ainda não foram produzidos, sendo que as circunscrições morfológicas ficam restritas a estudos taxonômicos e filogenéticos (CARPENTER, 1982; CARPENTER; CUMMING, 1985; FERREIRA; OLIVEIRA; HERMES, 2018; GRANDINETE; HERMES; NOLL, 2015; HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; HERMES; CARPENTER, 2012; HERMES; OLIVEIRA, 2016; HERMES; MELO, 2008; OLIVEIRA *et al.*, 2017; OLIVEIRA *et al.*, 2019; PICKETT; CARPENTER, 2010) Além disso, mesmo quando incluídos em estudos morfológicos (entre os vespídeos), os representantes de Eumeninae ficam restritos a linhagens que compõe as faunas Neártica ou Paleártica (BUCK; MARSHALL; CHEUNG, 2008). Portanto, nenhum estudo abrangente sobre os Eumeninae foi ainda produzido focando na diversidade morfológica do grupo como um todo. Certamente o único trabalho morfológico descritivo e comparativo seja o proposto por Bistch (2012) para genitália masculina dos Eumeninae.

Eumeninae faz parte da linhagem dos himenópteros Aculeata, que possuem como característica principal nas fêmeas da maioria dos grupos, o ovipositor modificado

em aparelho de ferrão, que se destaca por ser uma das estruturas morfológicas menos exploradas e conhecidas nas vespas solitárias Eumeninae. As principais funções associadas a esse aparelho são principalmente a captura de presas e defesa contra possíveis predadores, relacionadas a injeção do aparelho de ferrão e presença de substâncias que causam paralisia (BEUTEL *et al.*, 2014; GAULD; BOLTON, 1988; GOULET; HUBER, 1993; GRIMALD; ENGELS, 2005; MACALINTAL; STARR, 1996; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; NAJEER; KHADRI, 2014; RASNITSYN, 1988; SILVA; NOLL, CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SCHMIDT, 2016; SPRADBERRY, 1973; SNODGRASS, 1935; STAR, 1985). Devido a esse potencial defensivo, o aparato de ferrão é considerado de suma importância para o entendimento dos fatores chave que podem ter favorecido a origem múltipla do comportamento social e outras hipóteses dentro dos Hymenoptera Aculeata (BANK *et al.*, 2017; CARDINAL; PACKER, 2007; GRIMALD; ENGELS, 2005; PIEKARSKI *et al.*, 2018; PICKETT; CARPENTER, 2010; SILVA; NOLL, CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994).

Outra função que pode ser atribuída ao aparelho de ferroar é também no transporte de presas, como ocorre nos Crabronidae (EVANS, 1962; STETSUN *et al.*, 2019). O entendimento da morfologia do ferrão é relativamente bem conhecida nas vespas sociais (SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; MACALINTAL; STARR, 1996), abelhas (HAZELTINE, 1967; MICHENER, 1944, 2000; PACKER, 2003; SNODGRASS, 1956) e nas formigas (CAMARGO *et al.*, 2007; HERMANN, 1967; HERMANN; MOSER; HUNT, 1970), diferentemente das vespas solitárias Eumeninae, surgindo assim a necessidade preencher essa lacuna de conhecimento.

Desse modo, este estudo surge como uma iniciativa para: (1) explorar a morfologia comparada e descritiva do aparelho de ferrão das principais linhagens da subfamília Eumeninae, focando nas espécies do gênero *Minixi* Giordani Soika, 1978, como importante modelo de estudos, composta de 12 espécies distribuídas do sul dos Estados Unidos ao Norte da Argentina, com revisão e hipóteses filogenéticas já produzidas e estabelecidas (HERMES; OLIVEIRA, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2019); (2) proposição de protocolo de clarificação para estudo das estruturas do ferrão em Eumeninae, modificado de Porto *et al.* (2016); e, por fim (3), revisão da terminologia morfológica disponível e aplicada a essas estruturas, almejando a padronização dos termos morfológicos aplicados ao aparelho de ferrão para o grupo.

Assim, este estudo objetivou contribuir para o entendimento da morfologia do aparelho de ferrão para o grupo, contribuindo com bases mais robustas para futuros trabalhos e fornecendo nova fonte de caracteres potenciais para inferências em Eumeninae.

2 Material e métodos

Estudos morfológicos e exame do material

Os espécimes examinados foram provenientes das seguintes coleções e museus: AMNH (American Museum of Natural History, New York, EUA), MNHN (Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, França), MNHNPY (Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay), UNESP (Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto), CEUFLA (Coleção Entomológica da Universidade Federal de Lavras) (Tabela I). Foram utilizadas para as análises e descrições morfológicas 107 fêmeas das espécies de *Minixi*.

Tabela 1 –Material examinado (Continua...)

ESPÉCIES / COLEÇÕES DE ORIGEM	NÚMERO DE ESPÉCIMES	NÚMERO DE ESPÉCIMES CLARIFICADOS
<i>M. brasilianum</i> (de Saussure, 1875) / AMNH; CEUFLA; HYMSJRP	21	2
<i>M. suffusum</i> (Fox, 1899) / AMNH; HYMSJRP; CEUFLA	20	2
<i>M. sumichrasti</i> (de Saussure, 1875) / AMNH; MNHNPY	20	2
<i>M. arechavaletae</i> (Brèthes, 1903) / AMNH; CEUFLA	14	1

<i>M. joergenseni</i> (Schrottky, 1909) / MNHPY; AMNH; HYMSJRP	11	1
<i>M. mariachi</i> Hermes & Oliveira 2016/ AMNH	7	1
<i>M. tricoloratum</i> (Zavattari, 1911) / AMNH; UFMG	5	1
<i>M. brethesi</i> (Bertoni, 1927) / MNHPY	5	0
<i>M. mexicanum</i> (de Saussure, 1857) / AMNH	2	0
<i>M. bifasciatum</i> (von Schulthess, 1904) / AMNH	1	0
<i>M. uruguayense</i> (de Saussure, 1855) / AMNH	1	0
Total	107	10

Fonte: Do autor (2022).

A análise da morfologia externa foi realizada com o uso de microscópio estereoscópio Leica S8 APO. Fotografias de estruturas de interesse foram geradas com a câmera Canon EOS Rebel T6 acoplada ao microscópio estereoscópico. A montagem das imagens foi realizada através do software Canon EOS Utility, e posteriormente montagem das múltiplas camadas no software Helicon Focus. As ilustrações foram produzidas a partir de fotografias e observação junto ao microscópio estereoscópico, e manipuladas digitalmente por meio do *software* Adobe Illustrator CC.

A identificação dos espécimes em nível de gênero segue a chave proposta por Carpenter e Garcete-Barrett (2002). Já para nível de espécie foi utilizada a chave proposta por Hermes e Oliveira (2016).

Os espécimes foram clarificados e um novo protocolo de clarificação para estrutura do ferrão é sugerido para Eumeninae, o qual foi modificado do protocolo proposto por Porto *et al.* (2016) para estruturas da cabeça de abelhas corbiculadas.

Devido à ausência de estudos morfológicos para Eumeninae, adaptamos a terminologia morfológica para descrição do ferrão e suas estruturas principalmente a partir dos trabalhos de Cardinal e Packer (2007); Duncan (1939); Gibson, Read e Fairchild (1998); Hermann (1965); Hermann e Chao (1983); Maschwitz e Kloft, 1971; Najeer e Khadri (2014); Newell (1916); Packer (2003); Poore (1974); Silva, Noll e Carpenter (2014); Silveira e Silveira (1994); Snodgrass (1935); Spradbery (1973), e a Plataforma online HAO-Hymenoptera Anatomy Ontology em Yoder *et al.* (2010) e o Hymenoptera Glossary (discussão em terminologia). Nomenclaturas controversas entre a terminologia existente são discutidas e são propostos termos que melhor se adequem, resultando em uma padronização de termos morfológicos para o aparelho de ferrão. Se encontram em negrito, destacados no texto e na tabela II, novos termos morfológicos propostos.

3 Resultados e Discussão

3.1 Protocolo de extração e clarificação do aparelho de ferrão de vespas solitárias Eumeninae

Alguns protocolos já foram usados para estruturas do ferrão para outros grupos de Hymenoptera como Silva, Noll e Carpenter (2014) e Silveira e Silveira (1994); no entanto, nenhum foi proposto para Eumeninae, visto que o exame dessas estruturas foi negligenciado por muito tempo. Nessa perspectiva propomos uma adaptação para clarificação do aparelho de ferrão para esse grupo, buscando reduzir os riscos de danos as peças e sua separação, já que são estruturas extremamente frágeis. O protocolo que será proposto é uma adaptação de Porto *et al.* (2016), para estruturas morfológicas delicadas de abelhas e foi aplicado nas peças do ferrão com algumas modificações.

Conforme sugerido por Porto *et al.* (2016) é necessário que inicialmente seja removida as asas dos insetos, pois as reações químicas que ocorreram posteriormente podem ocasionar danos as estruturas. A maioria dos indivíduos submetidos ao processo

de clarificação estavam armazenados a seco, dessa forma é necessário que eles sejam colocados em uma câmara úmida por aproximadamente sete dias ou mais, dependendo do quanto o exemplar ainda estiver endurecido devido a rigidez do exoesqueleto, até que o tegumento esteja bem amolecido para que a remoção das estruturas morfológicas seja realizada sem maiores danos, principalmente o ferrão. Dependendo do tamanho e esclerotização dos exemplares, pode haver variação no tempo de preparo de cada fase aqui proposta (0,9 cm a 1,4 cm indivíduos aqui usados). As fases do protocolo sugerido estão listadas abaixo.

FASE 1: Dissecção e extração do último segmento metassomal (T6, S6), local onde o aparelho de ferrão está localizado. Com uma pinça, imergir o segmento de interesse inteiro em uma solução de NaOH 10% (Hidróxido de sódio), já aquecido em uma chapa de aquecimento (temperatura 100°C), que irá acelerar o processo de amolecimento e despigmentação do exoesqueleto. A estrutura deve ficar imersa nessa solução por 1 minuto (melhor tempo após testes em diferentes tempos); logo após retirar, ir imediatamente para FASE 2.

FASE 2: Colocar o segmento extraído em uma solução de H₂O₂ 3% (peróxido de hidrogênio) na chapa de aquecimento, por 10 segundos a temperatura de 100° C. O H₂O₂ fornece uma clarificação adicional, sem causar o amolecimento em excesso, por isso nessa fase é muito importante a observação da descoloração do tegumento, para que a estrutura não clarifique demais e prejudique a observação das diferenças morfológicas mais detalhadas durante a análise e não haja perda de informação sobre a estrutura.

FASE 3: Durante a FASE 2 podem surgir bolhas no interior da estrutura, dessa forma é necessário a imersão da mesma em álcool (EtOH) 70% em temperatura de 80°C por 5 minutos. Além disso, essa fase é importante para que as reações ocorridas nas Fases 1 e 2 sejam interrompidas. Logo após, retirar a estrutura do álcool e aguardar o resfriamento dela, para evitar choque térmico e dano as partes fragilizadas pelos procedimentos.

FASE 4: Após resfriamento da estrutura, emergir em uma solução de C₂H₄O₂ (ácido acético glacial), pelo tempo de 5 minutos em temperatura ambiente. Essa fase é necessária para reforçar a suspensão das reações causadas pelas fases anteriores e interromper de forma confiável e segura o processo de clarificação, para que futuramente as estruturas não fiquem transparentes e ocorra perda de informações importantes.

FASE 5: Limpar a peça em água, para retirada do restante das soluções as quais elas foram anteriormente submetidas e logo após para armazenamento, observação e exame das estruturas, bem como a separação das peças que compõe o aparelho de ferrão, acondicioná-las em glicerina.

Terminologia Geral

É surpreendente a quantidade de “nomes” e a enorme confusão causadas por terminologias contraditórias ou ambíguas na história da morfologia, não somente de Eumeninae, mas de Hymenoptera como um todo. Tentar descrever e buscar uma padronização de nomenclatura dos termos, se torna um trabalho de suma importância, mas ao mesmo tempo exaustivo. Buscar uma linguagem acessível e comum a morfologia para as mesmas estruturas e ter cuidado nas descrições, seja de trabalhos descritivos, sistemáticos, entre outros, pensando em futuros trabalhos, deveria ser uma preocupação geral.

Muitos termos diferentes foram utilizados para descrever as estruturas do aparelho de ferrão, sejam eles termos iguais (sinônimos) ou diferentes (homônimos) para a mesma estrutura ou região morfológica, causando confusões nas descrições morfológicas (BUCK, 2008; DUNCAN, 1939; HAO; HARRIS, 1979; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; MICHENER, 1944; MICHENER, 2000; NAJEER; KHADRI, 2014; PACKER, 2003; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). Diante dessa confusão de terminologia e buscando uma padronização para as descrições aqui apresentadas, diversos estudos, glossários morfológicos e plataformas online, envolvendo morfologia de diversos grupos de Hymenoptera com ferrão, foram consultados (ver Material e Métodos). Assim optamos por manter o termo mais antigo proposto, ou o termo que represente melhor, de acordo com as observações morfológicas, determinada estrutura, sendo o mais fiel possível a tal estrutura morfológica e relações de homologia. Novos termos propostos se encontram em negrito no texto.

O uso de termos para estruturas externas, como sulcos e carenas, vem causando muita confusão em estudos morfológicos (GAULD; BOLTON, 1988; LANES *et al.*, 2020; RONQUIST; NORDLANDER, 1989) como discutido por Oliveira *et al.* (in prep. 2022). Assim quando nos referirmos ao termo carena no texto, é referente a área do esclerito que é elevada, alongada e externa (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; HAO). Já o termo sulco é aplicado para linhas

impressas no esclerito, correspondendo a um processo que é interno e alongado, sendo, portanto, uma dobra, depressão no tegumento (CHAPMAN, 2013; RONQUIST; NORDLANDER, 1989; SNODGRASS, 1935). Outros termos utilizados ao longo do texto são apódema e “*ridge*”. Apódema corresponde a um processo, ou seja, qualquer parte invaginada do esclerito, que é elevada e interna (HAO; RONQUIST; NORDLANDER, 1989). Já “*Ridge*” é um dos sinônimos usados para carena (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; HAO; RONQUIST; NORDLANDER, 1989), assim como outros termos.

A maioria dos termos morfológicos associados ao aparelho de ferrão, são discutidos ao longo do texto. Mas é importante deixar claro, desde já, algumas diferenças que propomos, para facilitar o entendimento das estruturas que compõe o aparelho de ferroar. Muitos pesquisadores ainda utilizam o termo ovipositor para o aparelho de ferrão dos Hymenoptera Aculeata (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; GOULET; HUBER, 1993; ERNST; MIKÓ; DEANS, 2013; MICHENER, 1944; “*ovipositor of Hymenoptera*”: SNODGRASS, 1935; “*ovipositor apparatus*”: VILHELMSSEN, 2000; KARLSSON; RONQUIST, 2012), outros consideram o uso apenas do termo “*sting*” como sinônimo para ovipositor, o que pode causar confusão na interpretação das descrições. Dessa forma e com objetivo de padronizar os termos aplicados ao aparelho de ferrão e seus componentes, quando nos referimos a *aparelho/ aparato de ferrão*, estamos fazendo referência a estrutura morfológica como um todo com seus elementos básicos adjacentes entre si (HAO; NAJEER; KHADRI, 2014; SILVA; NOLL; CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). No entanto quando mencionamos o termo *ferrão*, este se referente a um dos componentes do *aparelho de ferrão*, a parte perfurante, ao “tubo oco”, que vai se afunilando posteriormente (pontagudo), formado pela fusão de válvulas (ZOMBORI; STEINMANN, 1999; HERMANN, 1967; MATSUDA, 1976; SILVEIRA, SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935), que serão descritas posteriormente para *Minixi*. Termos abordados com sentido parecido ou igual ao que propomos podem ser consultados em Schmidt (1983), Najeer e Khadri (2014), Packer (2003); Silva; Noll e Carpenter (2014), Snodgrass, (1935) e Silveira e Silveira, (1994).

O aparelho de ferrão está localizado no metassoma das fêmeas, no último segmento metassomal (6). Termos também utilizados como sinônimos de segmentos metassomais, são segmentos abdominais (HAO). A região dorsal desses segmentos, são denominadas tergos metassomais (T1-T6) e a região localizada ventralmente são os

esternos metassomais (S1-S6) (BEUTEL *et al.*, 2014; HAO; SNODGRASS, 1935). Uma região do metassoma aqui examinada, que acreditamos ser fonte de potencial informação de caracteres morfológicos, é o próprio segmento metassomal 6, que contém o aparelho de ferrão, na região do S6. Assim, além do aparelho de ferrão e seus componentes, o S6 das fêmeas de *Minixi* é também descrito e discutido em nossos resultados.

3.2 Descrição de estruturas do Metassoma: Esterno 6 das fêmeas das espécies de *Minixi* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) (Figs. 1-45)

É importante salientar que além das estruturas básicas presentes no aparato de ferrão, uma outra região importante dele, que acreditamos ser de grande potencial e fonte de caracteres de importância sistemática, é o segmento metassomal 6 como um todo, principalmente o esterno 6 (S6). Nos machos, informações sobre o esterno 7 (S7) (como pilosidade, presença de carenas, forma entre outros) são bastante utilizadas ou mencionadas na maioria dos estudos filogenéticos e taxonômicos nas linhagens de Eumeninae (GIORDANI SOIKA, 1978; CARPENTER; CUMMING, 1985; GRANDINETE; HERMES; NOLL, 2015; HERMES; OLIVEIRA, 2016; HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; KUMAR; CARPENTER; SURESHAN, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2019).

Muitos taxonomistas têm ignorado em seus estudos envolvendo morfologia com vespas eumeníneas, o aparelho de ferrão e o esterno metassomal 6 das fêmeas, mas usado extensivamente caracteres da genitália masculina, tanto em trabalhos de descrição de novas espécies, quanto filogenéticos (BISTCH; 2012; CARPENTER, 1982; GARCETE-BARRETT, 2011; GARCETE-BARRETT; HERMES, 2013; GIORDANI SOIKA, 1978; GIORDANI SOIKA, 1979; HERMES, 2007; HERMES; CARPENTER, 2012; HERMES; OLIVEIRA, 2016; HERMES; MELO, 2008; HERMES; MELO; CARPENTER, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2019). Apesar da lacuna de informação existente sobre essas estruturas, alguns poucos trabalhos como Grandinete, Noll e Carpenter (2016) e Grandinete, Hermes e Noll (2015) fazem referência ao S6 de fêmeas de algumas linhagens das tribos Odynerini (p.ex. *Cephalastor*, *Ancistroceroides*, *Symmorphus*) e Eumenini (*Pachymenes*), como por exemplo pilosidade, pontuações e presença de “esporões” no ápice do segmento.

Ao analisar as espécies de *Minixi*, podemos observar que existe uma diversidade de formas de carenas e outras estruturas morfológicas no S6 das fêmeas, tanto no ápice, quando na base do segmento, que não são utilizadas na maioria dos estudos. Possivelmente isso tem ocorrido devido à dificuldade de observar a base do S6 e sua lateral em material não clarificado e este estar sobreposto pelo segmento metassomal anterior. Além disso, essa região basal não fica exposta. Segundo Hermann (1967), outra justificativa que pode estar atrelada a escassez dessas informações morfológicas, não somente associadas ao S6 das fêmeas, como também ao aparelho de ferrão, é que caracteres externos são mais acessíveis, e não precisam ser dissecados ou clarificados e em muitos casos, dependendo do processo químico a que essas estruturas forem submetidas, elas podem ser destruídas e ocasionar perda de dados.

O esterno metassomal 6 das fêmeas de *Minixi* é um esclerito que possui diferentes tipos de carenas, tanto na superfície dorsal, quanto na lateral, principalmente. O S6 é aqui dividido em **três regiões esternais (ventrais)**, de forma que as descrições sejam adequadamente organizadas e compreendidas, gerando menos confusão: **basal, mediana e apical**.

A **região basal** do S6 é a mais próxima do esterno metassomal anterior (S5), que na maioria das vezes fica sobreposto sobre ela. Ao clarificar o exoesqueleto e expor o segmento 6 do metassoma, podemos perceber que as características se concentram nessa região do esterno. Os limites dessa região se estendem do início do S6 (“*braços laterais*”) até a carena transversal mediana, que denominamos aqui de **carena transesternal mediana** (Figs. 1-27b), visível dorsalmente e lateralmente no S6. Essa carena pode ser em formato sinuoso, curvado nas laterais, em forma de “*zigue-zague*”, se estendendo da região anterior até a posterior do S6, em *M. arechavaletae* (Figs. 4b, 10-12b), *M. mariachi* (Figs. 3b; 16-18b) e *M. brasilianum* (Figs. 5b, 13-15b) ou ser mais retilínea como em *M. tricoloratum* (Fig. 26b), *M. sumichrasti* (Figs. 1b, 22-24b), *M. joergenseni* (Figs. 25b) e *M. suffusum* (Figs. 2b, 19-21b). Acima da carena transesternal mediana, foi observada a presença de uma carena longitudinal sinuosa, próxima a região proximal basal do S6, na lateral. Essa carena aparentemente ocorre em quase todas as espécies de *Minixi* clarificadas, com exceção de *M. joergenseni*, em que ocorre apenas no lado esquerdo. Esta carena longitudinal foi denominada aqui como **carena esternolongitudinal** (Figs. 21d, 27d) e não se encontra com a carena transesternal. Sobre a carena transesternal mediana, ou seja, saindo dela na região mediana, pode ocorrer ainda outra carena longitudinal, no entanto esta carena é relativamente curta,

denominada aqui como **carena longiosternodistal superior** (Figs. 1-27a), localizada distalmente a base do S6. Esta pode ser contínua em *M. arechavaletae* (Figs. 4a, 10-12a) e *M. joergenseni* (Figs. 25a), se estendendo até a margem do S6, em forma de (>); não contínua, ou seja, se apresenta como uma “*linha curta*”, distalmente a margem do S6 em *M. tricoloratum* (Fig. 26a), *M. mariachi* (Figs. 16-18a) e *M. suffusum* (Figs. 2a, 19-21a); ou não estar presente como em *M. sumichrasti* (Figs. 1a, 22-24a). Em *M. brasilianum*, existe um polimorfismo, a carena **longiosternodistal superior** pode não estar presente ou estar de forma descontínua. Em algumas outras espécies de Eumeninae, como *Pachymenes picturatus* (Fig. 7a), esta carena é muito alongada, quase atingindo a margem superior da área basal.

A área abaixo da carena transesternal é a região que nomeamos como **região mediana** do S6, e esta termina quando as margens laterais do S6 começam a se estreitar em direção ao ápice do esclerito, formando a região que determinamos como **região apical**. A região apical possui “*dentes esclerotizados*” (Figs. 1-9c, 10c, 13c, 16c, 19c, 22c, 28-33) ou cerdas na margem apical, também chamados de “*esporões*” por Grandinete, Hermes e Noll (2015), presentes nas espécies de *Minixi*. Na região mediana, lateralmente, logo abaixo da **carena transesternal**, pode aparecer também uma carena longitudinal curta, bem sutil em *M. mariachi* (Figs. 3d, 18d) e *M. brasilianum* (Fig. 5d), não encontrada nas outras espécies analisadas, denominada **carena longiosternodistal inferior** (3d, 5d, 8d, 18d). Dorsolateralmente no S6 na região mediana podem aparecer (Figs. 29, 32, 33) ou não (Fig. 28, 30, 31) estriações na margem lateral, como por exemplo em *M. suffusum* (Fig. 32) e *M. brasilianum* (Fig. 29), característica muito variável no grupo. Ainda dorsolateralmente na margem lateral dessa região, próximo ao início da projeção lateral do S6, aparece outra carena longitudinal, distante da carena transesternal, e com sinuosidade acentuada em algumas espécies como *M. suffusum* (Figs. 2e, 32), *M. brasilianum* (Fig. 29) e *M. sumichrasti* (Fig. 33), nomeada como **carena lateroesternal** (Figs. 2e (presente), 4e, 7e e 9e (ausente)).

Na **região apical** do esterno metassomal das fêmeas de *Minixi*, há uma série de dentículos e cerdas, desde a margem lateral até o final da região (Figs. 1-9c, 28-33). Estes dentículos ou “*esporões*” são muito variáveis em relação a dimensão e forma, podendo ser contínuos, ou seja, da mesma dimensão ou aproximadamente, como observado em *M. joergenseni* (Fig. 30), *M. tricoloratum* e *M. brasilianum* (Figs. 5c, 29) ou de dimensões variáveis nas demais espécies analisadas (Figs. 1-4c, 28-29, 31-33). No ápice do S6, na superfície dorsal, foi observada uma curvatura acentuada na região

mediana do esclerito, ou seja, algumas espécies possuem uma emarginação na região dorsal mediana no ápice do S6. Essa curvatura é constatada na maioria das espécies de *Minixi* (Figs. 34-35, 38-41), com exceção de *M. joergenseni* (Fig. 36) e *M. tricoloratum* (Fig. 37), pois nestes a curvatura é menos proeminente.

Diante das descrições morfológicas encontradas no último segmento metassomal das fêmeas de *Minixi*, na região ventral, ou seja, no S6, acreditamos que esse esclerito tem forte potencial e é de suma importância como fonte de caracteres morfológicos e merece uma atenção especial em futuras pesquisas, não somente em Eumeninae, mas nos vespídeos como um todo. Infelizmente não foi possível comparar o S6 com o de outras linhagens de Hymenoptera, pois como mencionado acima, pouca atenção foi dedicada a eles. No entanto, nas figuras 42-45, podemos observar em algumas fêmeas de outras espécies de Eumeninae, diferenças nessa região, como em *Alphamenes campanulatus* (Fig. 44), em que as fêmeas possuem duas carenas longitudinais bem evidentes, que talvez possam auxiliar na identificação e delimitação problemática das fêmeas desse gênero (OLIVEIRA et al., 2019).

3.3 Ovipositor: *Stinging Hymenoptera (Aculeata)*

O ovipositor no sentido amplo é formado pelos apêndices dos segmentos genitais das fêmeas (segmento abdominal 8 e 9), representando assim uma autapomorfia do plano básico (*groundplan*) para os Hexapoda (BEUTEL et al., 2014; LANES et al., 2020; SNODGRASS, 1935; SPRADBERY, 1973; VILHELMSSEN, 2000). No entanto, em diferentes linhagens de Hexapoda, o ovipositor pode ser extremamente modificado em sua forma ou pode ter sido reduzido (BEUTEL et al., 2014; HERMANN, 1967; RICHARDS, 1977; SADLER; PITTS; WILSON, 2018; SCHMIDT, 2016; SNODGRASS, 1935; ROBERTSON, 1968; ZHAO et al., 2015). Dentro das linhagens de Hexapoda, se destacam os Hymenoptera, que devido a modificações no ovipositor possivelmente levaram a diversificação do grupo (BRANSTETTER et al., 2017; GAULD; BOLTON, 1988; SHARKEY, 2007) conhecido como Aculeata, compostas pelas superfamílias Chrysoidea, Vespoidea e Apoidea (BROTHERS, 1999; CARPENTER; MARQUES, 2001; HERATY et al., 2011; MASON; HUBER; FERNÁNDEZ, 2006; SHARKEY, 2007; SHARKEY et al., 2012).

Em Aculeata, também conhecidos como “*stinging Hymenoptera*”, ocorreu a modificação do ovipositor em aparelho de ferrão, não tendo mais a função primária de

deposição de ovos (como por exemplo grupos parasitoides que retiveram essa habilidade (HERMANN, 1967; ROBERTSON, 1968), mas agora também utilizado para injetar veneno nas presas e/ou potenciais predadores, para defesa, sendo esta modificação, uma autapomorfia para os Hymenopteros aculeatas, como as vespas solitárias Eumeninae (BEUTEL *et al.*, 2014; BRANSTETTER *et al.*, 2017; CHAPMAN, 2013; GAULD; BOLTON, 1988; MICHENER; 1944; NAJEER; KHADRI, 2014; PETERS *et al.*, 2017; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SHARKEY, 2007; SPRADBERY, 1973; VILHELMSEN; MIKÓ; KROGMANN, 2010; ZHAO *et al.*, 2015). O aparelho de ferrão encontrado nos Aculeata é homólogo ao ovipositor dos outros himenópteros, e essa transformação não envolveu modificações da estrutura básica do aparelho, sendo os elementos básicos que compõem o aparelho de ferrão bem preservados em Hymenoptera (BEUTEL *et al.*, 2014; CHAPMAN, 2013; GADALLAH; ASSERY, 2004; NAJEER; KHADRI, 2014; SCUDDER, 1961; SMITH, 1970; VILHEMSEN, 2000).

Em alguns grupos de himenópteros não aculeata, o ovipositor é curto, e este se encontra completamente livre na extremidade posterior do abdômen (Fig.1 em MASCHWITZ; KLOFT, 1971), como nos Symphyta, e na maioria das linhagens de parasitoides. Já nos himenópteros aculeados, o aparelho de ferrão está totalmente no interior do metassoma (Fig. 2. em MASCHWITZ; KLOFT, 1971; HERMANN, 1967). Em Eumeninae, assim como os outros Aculeata, com exceção de Bethyridae, o segmento metassomal 7 e os demais, são internalizados, ficando apenas 6 segmentos metassomais expostos (número de segmentos metassomais encontrados nas fêmeas de Eumeninae), ocorrendo ainda durante o processo de invaginação, a formação de uma cavidade que contém o aparato de ferrão (BEUTEL *et al.*, 2014; CHAPMAN, 2009; DUNCAN, 1939; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; MELO; AGUIAR; GARCETE-BARRET, 2012; OESER, 1961; PACKER, 2003; SNODGRASS, 1935; SPRADBERY, 1973; ZHAO *et al.*, 2015). Em algumas linhagens de Braconidae é encontrada uma modificação extrema, onde todos os tergos metassomais formam apenas uma placa (BEUTEL *et al.*, 2014; BRAJKOVIĆ *et al.*, 2010). Outro exemplo é o que ocorre em alguns grupos de Chalcidoidea e Ichneumonoidea onde a parte externalizada do ovipositor pode ser muito longa, ultrapassando o comprimento do restante dos segmentos metassomais (MELO; AGUIAR; GARCETE-BARRET, 2012; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; RICHARDS, 1977), o que não ocorre nos *Minixi* e provavelmente nos outros Eumeninae. Modificações morfológicas que envolvem os

segmentos metassomais frequentemente encontradas nos Apocrita, envolvem fusões e reduções de segmentos do abdômen, formando as estruturas básicas do aparelho de ferrão (MICHENER, 1944; MELO; AGUIAR, GARCETE- BARRET; SHARKEY, 2007; SNODGRASS, 1935; ZHAO *et al.*, 2015).

3.4 Aparelho de ferrão: composição básica em Hymenoptera

O aparelho de ferrão tanto das abelhas, quanto das vespas aculeadas se encontra alojado na câmara de ferrão ou “*sting chamber*” formada nesses grupos pelo segmento metassomal 6 (BEUTEL *et al.*, 2014; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; MICHENER, 1944; PACKER, 2003; SNODGRASS, 1935). Localizado na parte posterior do metassoma, o aparelho de ferrão das vespas Eumeninae, assim como grande parte dos himenópteros aculeados, é composto por estruturas morfológicas com partes adjacentes umas às outras, formado basicamente pelos seguintes escleritos: três pares de válvulas, as valvas I e II também conhecidas por gonapófises e a válvula III, conhecida como gonóstilo. A válvula I é derivada de elementos do segmento abdominal 8; a válvula II tem origem em remanescentes do esterno membranoso e reduzido do segmento abdominal 9 (HERMANN, 1967; NAJEER, KHADRI, 2014; RADOVIC; HURD, 1980; SNODGRASS, 1935); dorsolateralmente há ainda dois pares de placas denominadas valvíferos, valvíferos I e II, conhecidos pelo termo gonocoxito proposto por Michener (1944), ou coxopoditos. O primeiro valvífero (= placa triangular), acredita-se que seja uma extensão de crescimento na base da válvula I, e tenha origem em remanescentes do esterno membranoso do segmento abdominal 8. Já o valvífero II (= placa oblonga) tem sua origem em resquícios de elementos do esterno abdominal 9 (BRAJKOVIĆ *et al.*, 2010; HERMANN, 1967; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; RADOVIC; HURD, 1980; SNODGRASS, 1935). Existem divergências quanto a quais elementos tergaís e esternais de fato se modificaram para a formação do aparelho de ferrão, assim decidimos seguir o consenso da maior parte da literatura encontrada para Hymenoptera (por ex. DUNCAN, 1939; HAO; HERMANN, 1967; MICHENER, 1999, 2000; NAJEER; KHADRI, 2014; RADOVIC; HURD, 1980; SNODGRASS, 1935; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). É importante destacar que o aparelho de ferrão em Hymenoptera não inclui apenas os componentes básicos descritos acima para o ovipositor, mas inclui também outras estruturas importantes, como as placas espiracular (modificação de elementos do tergo 8) e quadrada, que é um esclerito lateral

(modificações tergo metassomal 9) (SNODGRASS, 1935; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; MICHENER, 1944; NAJEER, KHADRI, 2014).

Ao longo da história da Entomologia, não somente da história morfológica do aparelho de ferrão, muitas estruturas receberam diferentes nomes/termos para tratar a morfologia em linhagens diferentes de Hexapoda, o que vem causando muita confusão principalmente nas estruturas que compõe o aparelho de ferrão (DUNCAN, 1939; HERMANN, 1967; LANES *et al.*, 2020; MELO; AGUIAR; GARCETE -BARRET, 2012; PACKER, 2003; SNODGRASS, 1935). Assim discutiremos ao longo das descrições do aparelho de ferrão de *Minixi*, os termos que foram utilizados para designar a mesma estrutura ou diferentes estruturas, com o objetivo, além do conhecimento do aparelho de ferrão de Eumeninae, buscar uma padronização de terminologia para o grupo.

3.5 Descrição das estruturas do aparelho de ferrão de Minixi e estruturas associadas (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) (Figs. 46-91)

As espécies analisadas de *Minixi* apresentam todos os componentes descritos para o aparelho de ferrão em Vespidae (CAMARGO *et al.*, 2007; DUNCAN, 1939; HERMANN; CHAO, 1983; HERMANN, 1967, 1971; MACALINTAL; STAR, 1996; NAJEER; KHADRI, 2014; POORE, 1974; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SPRADBERRY, 1973; SNOSGRASS, 1935). São eles (Figs. 46-91): (1) cobrindo todo o aparelho de ferrão há um par de placas espiraculares (representando o tergo metassomal 8), contendo os últimos pares de espiráculos do metassoma; (2) logo abaixo há um par de placas quadradas (representa o tergo metassomal 9 das fêmeas, região lateral), conectadas posteriormente ao arco anal e placa anal (fundidas a placa quadrada, posteriormente em Vespidae (representando o segmento metassomal 10) (HERMANN, 1967)); (3) apresentam ainda dois pares de valvíferos: valvífero I e II, também conhecidos respectivamente por placa triangular e placa oblonga; (4) as placas oblonga (valvífero II) são escleritos pares e articulados posteriormente a uma outra estrutura básica do aparelho de ferrão, o gonóstilo ou “parâmero” (Válvula III); (5) articuladas em dois pontos com as placas quadrada (tergo metassomal 9) e oblonga (valvífero II), está o par de placas triangulares (valvífero I), que estão ligadas anteriormente ao ramo da válvula I; (6) válvulas I e II, sendo aqui a II o ferrão, ou seja a parte perfurante (fusões das válvulas II, originando as divisões do ferrão) conectado anteriormente ao ramo da

segunda válvula, para a porção anterior da placa oblonga (valvífero II); (7) articulada anterior e dorsalmente ao ferrão e conectada a porção anterior das placas oblonga (valvífero II), se encontra a fúrcula (HAO; HERMANN, 1967; HERMANN; CHAO, 1983; MICHENER, 1944; NAJEER; KHADRI, SILVA; POORE, 1974; NOLL; CARPENTER, 2014; OESER, 1961; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935; VILHELMSSEN, 2000). Abaixo todos os elementos constituintes do aparelho de ferrão em *Minixi* são descritos detalhadamente, bem como as discussões mais específicas de terminologia.

3.5.1 Placa espiracular = T8 (HAO Portal) (Fig. 46-47, 50-65)

A placa espiracular (HERMANN; CHAO, 1983; MACALINTAL; STARR, 1996; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935; SILVA, NOLL; CARPENTER, 2014) também denominada como tergo abdominal 8 por Hermann (1967); Grimald e Engel (2005); Silveira e Silveira (1994); Snodgrass (1935); HAO; Oeser, (1961); Crampton (1919) e Duncan (1939), hemitergito 8 (MICHENER, 1944; MICHENER 2000) ou também por hemitergito 7 (CARDINAL; PACKER, 2007; PACKER, 2003; NAJEER; KHADRI, 2014) dentre outros termos. Estas contêm o último par de espiráculos do segmento abdominal (MICHENER, 1944; DUNCAN, 1939; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935 entre outros), com exceção por exemplo das vespas Chrysididae que não possuem a placa espiracular e consequentemente o espiráculo está ausente (NAJERR; KHADRI, 2014) e linhagens de Bethylidae, em que a placa está reduzida ou também ausente (NAJERR; KHADRI, 2014; LANES *et al.*, 2020).

Acredita-se que essas placas sejam os únicos grandes componentes do sistema de troca gasosa presentes no aparelho de ferrão (PACKER, 2003). As placas espiraculares também podem ser consideradas locais de fixação do aparelho de ferrão dentro do ápice do abdômen (SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935). Além disso, essas placas possuem funções na movimentação do aparelho de ferrão, associadas a grupos de músculos com origem no tergo metassomal 7 e músculos inseridos na placa quadrada, como depressão ou elevação de todo mecanismo de ferroar (HERMMAN, 1967).

Esses escleritos laterais possuem, no geral, formas muito irregulares e margens espessadas, exceto nas extremidades próximas aos espiráculos (GADAWALL, 2004;

MICHENER, 1944, 2000;). Em *Minixi*, essas placas possuem forma muito homogêneas entre as espécies (Fig. 46, 47, 50-55, 60-65), diferentemente do que ocorre em algumas linhagens de Hymenoptera como os Sphecidae, onde a forma das placas varia extremamente entre as espécies (GADAWALL, 2004) ou pode estar ausente em algumas linhagens de aculeados como Chrysididae e Bethyridae (NAJEER; KHADRI, 2014). As formas que essas placas podem assumir, segundo Packer (2003), variam entre circular, oval, triangular, semicircular, quadrada ou, como nos *Minixi*, retangular (Figs. 46-47, 60-65).

A placa espiracular é aqui dividida em quatro regiões marginais, ou seja, as bordas da placa: **margem superior, mediana, lateral e inferior** (Fig. 46), no intuito de facilitar o entendimento das variações dessas placas. A região marginal superior varia consideravelmente na forma geral, quando observamos dorsalmente as placas nos Apoidea, variando na forma de V ou U (PACKER, 2003). Nas espécies de *Minixi*, a forma geral da margem superior é bem homogênea em forma de U alongado (Figs. 46-47, 51a, 53-54a, 56a, 64).

Conectando uma placa espiracular a outra em muitos grupos, assim como em *Minixi*, há uma “*ponte*” denominada como barra dorsal, fortemente esclerotizada, que impede o movimento independente das duas placas, que se parecem dois lobos nas laterais do aparelho de ferrão (Figs. 46, 47, 50-57b) (NAJEER, KHADRI, 2014; RICHARDS, 1977 “*dorsal bridge*”; SILVA; NOLL, CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). Nas espécies de *Minixi*, a barra dorsal é bem desenvolvida, esclerotizada e retilínea, localizada na região marginal superior da placa (Figs. 46-47, 50-56b), diferentemente da barra dorsal encontrada em alguns Polistinae, como *Synoeca* e *Epipona* observadas por Silveira e Silveira (1994). Além disso, em alguns grupos de Apoidea, como *Apis*, foi observada a completa separação das placas espiraculares, sem a presença da barra dorsal as conectando, bem como redução de alguns músculos nessa região, que pode estar relacionado a uma das justificativas mencionadas sobre o porquê operárias de abelhas melíferas não movimentam o ferrão lateralmente e a facilidade de “*perdê-lo*” durante a ação de ferroar (MASCHWITZ; KLOFT, 1971). Em alguns grupos de Formicidae, a presença de uma barra dorsal bem esclerotizada conectando as placas pode estar ausente ou presente; no entanto, sempre há uma conexão membranosa entre elas (HERMMAN, 1961). Além disso a rígida conexão entre as placas espiraculares e a forte musculatura associada nessa região nas vespas auxiliam a mobilidade do aparelho

de ferrão. A presença da barra dorsal previne ainda o movimento independente do aparelho (MASCHWITZ; KLOFT, 1971; GADALLAH; ASSERY, 2004).

Em todas as espécies de *Minixi* analisadas as placas espiraculares são bem desenvolvidas e esclerotizadas. As margens laterais das placas espiraculares possuem bordas membranosas que se estendem quase por toda sua extensão, bem como na extensão com a barra dorsal. Nas laterais das placas espiraculares, próximo a extremidade da barra dorsal, algumas espécies de *Minixi* possuem projeções digitiformes, como em *M. arechavaletae* (Figs. 46, 50, 56d, 60a) e *M. joergenseni* (Fig. 57d, 63a).

Lateralmente e dorsalmente, as espécies de *Minixi* possuem uma estrutura que alguns autores denominaram “*oblique ridge*” (SILVA; NOLL; CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994) ou “*marginal ridge*” (NAJEER; KHADRI *et al.*, 2014; PARCKER, 2003) que nada mais é que uma carena transversal e dorsolateral. Essa carena, denominada aqui como **carena marginal mediana** (60-65e) da placa espiracular, é bem desenvolvida e esclerotizada em todas as espécies analisadas, apresentando sinuosidades por sua extensão, e está localizada logo abaixo do espiráculo (Fig. 58-59, 60-65e) na região marginal mediana. Esta carena, segundo Silveira e Silveira (1994), provavelmente funciona como estrutura de reforço e suporte a musculatura envolvida na região. Esta também pode ocorrer de forma completa, reduzida (quando não atinge o final da outra margem), podendo estar ausente em linhagens de Polistinae (SILVA; NOLL, CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994), Apinae (por ex. abelhas corbiculadas Meliponini não possuem posteriormente a carena marginal mediana) (CARDINAL; PACKER, 2007; PACKER, 2003) e ocorrem em Vespinae (FALLSCHENEER, 1992). Abaixo dessa carena há uma região mencionada como “*lateral lamella*” por Najerr e Khadri (2014), cuja definição e indicação são muito confusas. Em *Minixi* não se trata de uma “*lateral lamella*”, mas uma bem delimitada, desenvolvida, ampla e relativamente esclerotizada região, com formato triangular e região marginal inferior membranosa (Figs. 64-65f).

Lateralmente e posteriormente, na margem lateral da placa espiracular, em todas as espécies de *Minixi* analisadas, há o processo lateral (Fig. 59h), que é uma carena localizada ao longo dessa margem, sendo sua forma e extensão variáveis. Em *M. brasilianum* (Fig.52i) e *M. arechavaletae* (50i), por exemplo, esta carena na margem lateral, denominada aqui como processo lateral (termo usado por Cardinal e Packer (2007) e Packer (2003) para abelhas corbiculadas), possui uma projeção, sinuosidade

no meio da carena, voltada para fora da placa espiracular. Nas outras espécies essa carena pode apresentar leve sinuosidades, mas aparentemente é retilínea em sua orientação. Em algumas linhagens de abelhas, o processo lateral pode estar ausente, ou ser também variável (CARDINAL; PACKER, 2007).

A região da placa espiracular onde ocorre o espiráculo recebeu o nome de *lamina spiracularis* (CARDINAL; PACKER, 2007; NAJEER; KHADRI, 2014; PACKER, 2003), está delimitada pela **carena marginal mediana** da placa espiracular, posteriormente, nos *Minixi* (50-52, 58-59, 60-65), além de ser uma região bem desenvolvida e ampla em Vespidae como um todo (NAJEER; KHADRI, 2014). Além do espiráculo, dentro da *lamina spiracularis* existe também um átrio espiracular associado, apódemas (Fig. 58-59f, 60) e traqueias (Fig. 59-60) (Packer 2003), importantes no sistema de trocas gasosas, como mencionado anteriormente.

Em *M. arechavaletae* e *M. suffusum* é possível observar claramente, além do espiráculo, esses outros componentes (Figs. 59-60 e 64 respectivamente). Curiosamente, em *M. arechavaletae* (Figs. 50c, 59c) e *M. mariachii* (Fig. 60b), logo acima do espiráculo há uma carena transversalmente estendida, denominada aqui como **carena transespiracular** (Figs. 50c, 59c, 60b). Em *M. arechavaletae* é possível observar ainda que ela se encontra aparentemente na localização da traqueia, que forma um tubo em formato de “tornado” sobre o espiráculo (Figs. 59-60). A presença dessa carena transespiracular pode ser também observada nos Eumeninae *Monobia angulosa* (Fig. 55) e *Pachymenes ater*, indicando possivelmente uma nova fonte de informação para a subfamília. Não foi observado em nenhuma literatura aqui estudada, outro grupo que possua estruturas parecidas com as que encontramos. *Minixi tricoloratum* apresenta uma peculiaridade, na lateral do espiráculo é possível observar uma abertura, (Fig. 58e, 61), que as demais espécies estudadas não possuem e não foi reconhecido também em outros himenópteros aculeados.

A localização dos espiráculos aparentemente varia entre os diferentes grupos de Hymenoptera. Por exemplo, em algumas linhagens de Apoidea, os espiráculos ocorrem próximo a extremidade superior da placa espiracular (NAJEER; KHADRI, 2014; MICHENER, 1944; MICHENER, 2000) ou podem ocorrer lateralmente como em algumas espécies de abelhas da família Colletidae (PACKER, 2003), enquanto nos *Minixi* analisados os espiráculos ocorrem mais medianamente, ou seja, mais próximos ao centro, próximos a extremidade anterior da placa espiracular (Figs. 46-47, 50-59, 60-65), assim como ocorre também nos vespídeos Polistinae (Silveira, Silveira 1994), em

Vespinae (DUNCAN, 1939) e algumas linhagens de Apoidea (por ex. Apidae CARDINAL; PACKER, 2007 e Sphecidae GADALLAH; ASSERY, 2004). A forma geral do espiráculo em *Minixi* é circular, com apódemas em suas laterais (Figs. 46-47, 50-59, 60-65)

3.5.2 Placa quadrada = Tergo metassomal 9 (HAO Portal) (Figs. 46, 48, 66-71)

Localizada logo abaixo da placa espiracular, que cobre todo o aparelho de ferrão, há outro par de placas laterais denominadas por diversos pesquisadores de placas quadradas (Figs. 48, 66-71; 72, 73, 77-78), devido principalmente à forma das mesmas (HERMANN, 1967; HERMANN, 1970; HERMANN; CHAO, 1983; HERMANN; GONZALES, 1985; MACALINTAL; STARR, 1996; MATSUDA, 1976; MATUSHKINA, 2011; MICHENER, 1944; OESER, 1961; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973). Vários termos foram também atribuídos a essas placas como: tergo 9 (“*lateral lobes of the ninth tergum*” DUNCAN, 1939; SNODGRASS, 1935; HAO; VILHELMSSEN, 2000) ou tergo 8 (GRIMALD; ENGEL, 2005) e hemitergito 8 (NAJEER; KHADRI, 2014; PACKER, 2003; SNODGRASS, 1935; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; CARDINAL; PACKER, 2007) ou 9 (BRAJKOVIK *et al.*, 2010; HERMANN, 1967; HERMANN, 1970; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). Diferentemente da placa espiracular, as placas quadradas são completamente separadas uma da outra, não existe uma conexão entre elas. Na literatura sobre Hymenoptera há ainda muitas controvérsias quanto a origem dessas placas (MICHENER, 1944), que podem ser notadas pelas diferentes terminologias usadas para descrevê-las em muitas linhagens dentro do grupo.

As placas quadradas (Figs. 48, 66-71; 72, 73, 77-78) são escleritos convexos externamente e pouco esclerotizados (PACKER, 2003), conectadas dorsalmente e externamente a outro par de placas do aparelho de ferrão, as placas oblongas (= valvífero II), por meio de músculos e são ainda articuladas anteriormente com outro par de placas, as placas triangulares (= valvífero I) (Fig. 48) (HAO; HERMANN; BLUM, 1981; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; SNODGRASS, 1935). As placas quadradas cobrem parcialmente as placas oblongas (SNODGRASS, 1935). Essas, são de suma importância no aparelho de ferrão dos Aculeata, pois são responsáveis por dois mecanismos básicos de movimentação de partes do ferrão, associados a músculos específicos: a protração e

retração (“*Protrusion and Retraction of the Lancets*”) (HERMANN, 1967; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; SNODGRASS, 1935).

Em *Minixi*, a placa quadrada possui forma geral relativamente homogênea entre as espécies. Silveira e Silveira (1994) também mencionam a homogeneidade morfológica intraespecífica geral da placa quadrada em vespas sociais Polistinae. É importante ressaltar que a observação detalhada de carenas nessas placas pode ter sido prejudicada devido a fraca esclerotização desse esclerito, o que dificultou discernir com certeza a forma e extensão dessas carenas. A fraca esclerotização desse esclerito foi também pontuada em muitas linhagens de Apoidea (CARDINAL; PACKER, 2007; PACKER, 2003) e outros Aculeata (NAJERR; KHADRI, 2014). Claramente, ao analisar o material, é nítida a presença de algumas carenas no ápice da placa quadrada e nas margens laterais.

Dividimos aqui a placa quadrada em *Minixi* em três regiões (Fig. 48): **região apical**, referente a região da margem superior da placa, delimitada por uma carena mediana, formando acima um apódema semicircular; **região mediana**, contendo as margens laterais e a região central da placa, fracamente esclerotizada; e **região basal**, porção inferior da placa, contendo a margem inferior e onde a placa começa a se estreitar levemente anteriormente. A região mediana mais a basal juntas são chamadas de placa.

Na região apical da placa quadrada, a área acima da carena (Fig. 48), recebe o nome de apódema (CARDINAL; PACKER, 2007; HERMANN, 1967; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; NAJEER; KHADRI, 2014; OESER; 1961; PACKER, 2003; SILVA; NOLL, CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935). Outra terminologia proposta para essa área foi o termo “*anterior flange*” (RONQUIST; NORDLANDER, 1989; SMITH, 1970; VILHEMSEN, 2000) que segundo o portal HAO significa uma projeção semelhante a forma de uma lamela, que pode estar localizada em uma carena, apódema ou em uma margem, por exemplo. No caso das espécies de *Minixi* há uma leve projeção, elevação no ápice do apódema e ao longo da margem superior, bem esclerotizada, a presença de lamela. Neles ainda o apódema da placa quadrada possui forma geral bem semelhante (Figs. 48, 66-71). O apódema pode ser extremamente variável em muitas linhagens de Hymenoptera. Em muitos grupos, como Formicidae e Tiphidae, ocorreram muitas reduções na dimensão do apódema das placas quadradas, ocasionando uma variação morfológica muito grande nesses grupos (HERMANN, 1967). Silveira e Silveira (1994) apesar de mencionar que essas placas demonstram quase sempre o mesmo aspecto geral em Polistinae, é possível observar

algumas variações na forma do “contorno” da região apodemal e a diminuição na superfície do apódema pode estar relacionada a uma redução da capacidade muscular das espécies. Com exceção de *M. joergenseni* (Fig. 68), onde a região do apodema é um pouco mais estreita, as demais espécies de *Minixi* analisadas apresentam esta estrutura quase do mesmo tamanho da região mediana e basal juntas, denominadas placa (Fig. 48, 66-67, 69-71). A região do apodema em *Minixi*, de forma geral, é semicircular.

A carena mediana na placa quadrada entre a região superior e mediana nos *Minixi* é de difícil delimitação, pois aparentemente parecem ter duas carenas nas espécies analisadas. No entanto, não foi possível delimitá-las com exatidão. A carena mediana é relativamente bem esclerotizada anteriormente, porém posteriormente vai se tornando menos esclerotizada (Figs. 48, 66-67, 69-71), com exceção em *M. joergenseni*, em que é esclerotizada por toda sua extensão (Fig. 68). É interessante notar que a forma dessa carena nos *Minixi* estudados, na porção anterior da placa quadrada, faz um “laço” na extremidade apical do apódema e a maior parte da carena mediana continua pela extensão da placa posteriormente e outra parte reduzida, fica na extremidade do “laço” atingindo a margem mediana na placa, por uma distância curta, voltando a acompanhar a carena mediana (Figs. 48, 66-67, 72-73), como por exemplo em *M. brasilianum* (Fig. 48, 66-67), como uma dobra. Outro exemplo de variação na forma da carena mediana, pode ser observada em outros aculeados, como algumas linhagens de formigas e vespas Tiphiiidae, onde a carena não chega a formar um “laço”, ou seja, essa dobra na extremidade, mas um “v” invertido, onde a menor extensão da carena atinge a margem na extremidade anterior, não voltando a acompanhar a carena mediana (HERMANN, 1967; Fig. 6- C-E). Em Apoidea a carena mediana também exibe grande variação morfológica, podendo ser ainda uma carena menos evidente, ou seja, mais fracamente esclerotizada quando comparada com outros grupos de Aculeata (CARDINAL; PACKER, 2007; NAJEER; KHADRI, 2014; PARCKER, 2003).

A margem basal da região basal da placa quadrada em *M. arechavaletae*, *M. brasilianum*, *M. mariachii*, *M. suffusum* e *M. sumichrasti* é fracamente esclerotizada e com maior fragilidade (Figs. 72 e 73, 66 e 67, 69, 70, 77 respectivamente), em comparação com *M. joergenseni* (Fig. 68), onde é possível perceber uma maior esclerotização dessa margem, bem como em *Monobia angulosa* (Eumeninae/Odynerini). Além disso *Monobia angulosa* possui cerdas na placa (Fig. 71), que não foram observadas em *Minixi*, pois a placa é relativamente lisa. A presença de cerdas na placa foi observada também no aparelho ovipositor de linhagens basais de Hymenoptera

por Vilhelmsen (2000). Já as margens laterais, na região mediana em todos os *Minixi* examinados é pouco esclerotizada, em comparação com a margem apical, na região apical.

A placa quadrada é um esclerito com estrutura relativamente simples e as variações morfológicas se concentram nas dimensões da placa e do apodema (PACKER, 2003) e na diversificação de formas da carena mediana, quando esta está presente. Em alguns grupos de Chrysidoidea (Chrysididae), como descrito por Najeer e Khadri (2014), a placa quadrada é muito reduzida em comparação com os outros himenópteros com aparelho de ferrão, e o apodema e a carena mediana estão ausentes. No entanto, em muitas famílias de Apoidea e Vespoidea, ocorrem muitas variações, como por exemplo na forma e esclerotização da carena mediana, bem como na região do apódema (HERMANN, 1967; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; NAJEER; KHADRI, 2014; OESER, 1961).

3.5.3 Placa triangular = Valvífero I (HAO Portal) (Figs. 46, 48-49A, B, 72-79)

As placas triangulares são um par de escleritos triangulares móveis e bem esclerotizados, localizados anteriormente e articulados dorsolateralmente às laterais de cada uma das placas quadradas (Fig. 46, 48, 49AB, 66, 72-79, 81) (CARDINAL; PACKER, 2007; DUNCAN, 1939; HAO; MASCHWITZ; KLOFT, 1971; MICHENER, 1944, 2000; RICHARDS, 1977; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935; VILHELMESEN, 2000). Cada placa se conecta anteriormente ao seu primeiro ramo (ramo I da válvula I) e posteriormente e ventralmente a outro par de placas, as placas oblongas (= valvífero II) (HERMANN, 1967; NAJEER, KHADRI, 2014; SNODGRASS, 1935). O ramo I, originado na região basal da placa triangular, articula-se ventralmente a primeira válvula do ferrão (HERMANN, 1967, 1971; HERMANN; CHAO, 1983; MACALINTAL; STAR, 1996; HERMANN, 1967; SILVA; NOLL; CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA; 1994; SNODGRASS, 1935; VILHELSEM, 2000).

O termo placa triangular é amplamente utilizado por diversos pesquisadores (HERMANN, 1967; GADALLAH; ASSERY, 2004; HERMANN; CHAO, 1983; MACALINTAL; STARR, 1996; MATUSHKINA, 2011; MICHENER, 1944, 2000; NAJEER; KHADRI, 2014; RICHARDS, 1977; SILVA; NOLL; CARPENTER, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; OESER; 1961), assim como primeiro valvífero

(valvífero I) (BARBOSA *et al.*, 2021; BEUTEL *et al.*, 2012; CARDINAL; PACKER, 2007; ERNEST; MIKÒ; DEANS, 2013; ZOMBORI; STEINMANN, 1999; HERMANN, 1967; KUMPANENKO *et al.*, 2019; MATUSHKINA, 2011; MICHENER, 1944, 2000; NAJEER; KHADRI, 2014; OESER, 1961; PACKER, 2003; RICHARDS, 1977; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935; SPRADBERRY, 1973; STETSUN *et al.*, 2019; VILHELMOSEN, 2000), sendo difícil determinar qual seria o termo mais adequado para esta placa. Sugerimos o uso de ambos os termos, uma vez que esses mesmos pesquisadores sempre citam as duas terminologias nas descrições em Hexapoda. No entanto, aqui usamos preferencialmente o primeiro termo. Outros termos foram também usados ao longo do tempo, menos frequentemente, como “triangular sclerite of 8T” (DUNCAN, 1939); “gonangulum” (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; GRIMALD; ENGEL, 2005; MATSUDA, 1976; SCUDDER, 1971; MATUSHKINA, 2011; KUMPANENKO *et al.*, 2019), “fulcral plate” (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; OESER, 1961) dentre outros.

As placas triangulares não exibem notáveis variações nas espécies de *Minixi* analisadas, são escleritos relativamente pequenos e robustos em comparação com as outras placas e com forma relativamente similar a um triângulo “*deitado*”, bem mais encurvado na margem ventral (Figs. 48, 49A, B), se tornando mais estreita na margem lateral da placa, com forma geral de “*vírgula, ao contrário*”, diferentemente da forma observada em muitas outras linhagens de Apocrita (CARDINAL; PACKER, 2007; HERMANN, 1967; NAJERR; KHADRI, 2014; OESER, 1961; PACKER, 2003; STETSUN *et al.*, 2019). Além disso, o ramo I da placa triangular é longo nos *Minixi*, enquanto em muitos grupos como Apoidea podem haver variações na extensão (PACKER, 2003; CARDINAL; PACKER, 2007).

Variações encontradas na morfologia da placa triangular em diversas linhagens de Hymenoptera foram apresentadas principalmente por Hermann (1967), Oeser (1961) e mais recentemente por Kjerr e Khadri (2014). Em alguns grupos de Hymenoptera, como por exemplo Symphyta e vespas parasitoides Braconidae e Ichneumonidae, há projeções em diferentes regiões da placa e estas podem ser bífidas; podem também estar localizadas no ápice, base ou lateral da placa triangular (OESER, 1961: Abb. 62a, 51; 83). Alguns grupos de Formicidae também apresentam projeções na lateral (HERMANN, 1967). Nos *Minixi* não foram encontradas estas projeções, pois as margens da placa são mais lisas.

Alguns Ichneumonidae, como espécies do gênero *Platylabus*, possuem a base da placa mais arredondada nas laterais (OESER, 1961). Uma base mais retilínea, não curvada, é observada em alguns gêneros de Apidae como *Apis* (CARDINAL; PACKER, 2007; PACKER, 2003; OESER, 1961: Abb. 56; MASCHWITZ; KLOFT, 1971); mais retangular e extensa como em muitos Bethyidae (LANESS *et al.*, 2020; OESER, 1961); e nos *Minixi* a base das placas é convexa e a placa vai se curvando, como pode ser visto em *M. arechavaletae* (Figs. 72-73) e *M. sumichrasti* (Fig. 77), por exemplo. Em outros grupos de Eumeninae, como *Monobia angulosa*, podemos observar uma placa mais extensa e retangular (Fig. 79). Outra característica observada nos *Minixi* é que as placas, além de serem mais curvadas, possuem a região mediana relativamente ampla em comparação com suas laterais. Em algumas linhagens de vespas parasitoides a placa é aparentemente ampla por toda sua extensão (OESER, 1961; HERMANN, 1967). Alguns pesquisadores mencionam que as placas triangulares não apresentam variações notáveis entre espécies do mesmo gênero (PACKER, 2003; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994), o que vai de encontro com o observado nas espécies de *Minixi*. No entanto, como mencionado, a forma das placas varia consideravelmente entre as linhagens de Hymenoptera (HERMANN, 1967).

3.5.4 Placa oblonga = Valvífero II (HAO Portal) (Figs. 46, 49A, B, 74-76, 80-83)

Envolvendo parcialmente a base e a lateral do ferrão, podemos encontrar o par de placas oblongas, que são placas fixas e alongadas do aparelho de ferrão, articuladas anteriormente com o ramo II, que por sua vez articula-se ventralmente com a extremidade anterior do ferrão (válvulas II fundidas) (Fig. 49A, B). Na extremidade apical de cada placa oblonga está localizado um gonóstilo (= válvula III). As placas oblongas servem também como apoio a parte basal do gonóstilo e fornecem ainda pontos de origem de diversos músculos, que auxiliam na protração, retração e na flexão do ferrão (DUNCAN, 1939; HERMANN, 1967; HUNT; HERMANN (1970); SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935; MASCHWITZ; KLOFT, 1971). Estas são de suma importância, pois fornecem suporte para a ação de músculos que produzem em definitivo a movimentação de importantes elementos chave do ferrão (DUNCAN, 1939; SNODGRASS, 1935; MASCHWITZ; KLOFT, 1971).

As placas oblongas apresentam ainda cerdas desenvolvidas e distintas em todos os himenópteros, no ponto de articulação próximo a placa triangular. No entanto, a

concentração destas em um campo distinto e específico, são características gerais dos Aculeata, como demonstrado por Oeser (1961); Hermann (1967); Maschwitz e Kloft (1971) e Silveira e Silveira (1994) (em Hymenoptera não aculeata estas são dispersas). Estas cerdas possuem provavelmente função sensorial quando os dois escleritos se articulam entre si (GADALLAH; ASSERY, 2004; HERMANN, 1967; HERMANN; DOUGLAS, 1976, denominadas “*trichoid sensilla*”). Nos *Minixi* é perceptível a presença desse campo distinto de cerdas, como pode ser observado em *M. arechavaletae* (Figs.72-73), *M. brasilianum* (Fig. 49A, 66, 74-75) e *M. sumichrasti* (Fig. 77).

Em *Minixi* as placas oblongas possuem formato geral ovalado, bem alongadas e direcionadas para frente, quando observadas ventralmente (Figs. 80-83.), além de uma forte esclerotização em toda a placa. Lateralmente a placa cobre quase toda a região basal do ferrão, como por exemplo em *M. sumichrasti* (Fig. 82). Em grupos como Sphecidae, por exemplo, as placas oblongas apresentam uma morfologia muito diferente da encontrada nos *Minixi*, pois podem possuir diversificadas formas, como estruturas afiladas e alongadas em forma de “osso”, retilíneas por todo seu comprimento ou ainda podem ser ligeiramente convexas e voltadas para fora e curvadas ventralmente e medianamente, além de uma fraca esclerotização (GADALLAH; ASSERY, 2004, Figs. 15-30; OESER, 1961). Em algumas espécies de Braconidae, Scoliidae e Chalcididae, por exemplo, as placas oblongas são projetadas e afiladas na região anterior e voltadas para cima (OESER, 1961: Abb. 24, 27 e 28 respectivamente; HERMANN, 1967). Em algumas outras linhagens de Hymenoptera, como alguns representantes de vespas parasitoides Ibalidae, as placas oblongas são extremamente curvadas para trás, ou seja, a base é curvada e voltada para a base inicial do ferrão (OESER, 1961: Abb. 25).

Assim como nas placas quadradas, as placas oblongas também podem possuir um apódema na região superior, que é delimitado por uma carena mediana logo abaixo (Figs. 49A, B, 74-76). Em *Minixi*, em todas as espécies examinadas há a presença desse apódema, característico de Vespidae, como mencionado por Najeer e Khadri (2014). O apódema em *Minixi* é semicircular, um pouco mais estreito que o restante da placa, ou seja, vai se estreitando tanto basalmente quanto apicalmente, semelhante a morfologia encontrada por Najeer e Khadri (2014) para outros vespídeos, como *Polistes* e *Vespa*. Em Chrysididae, o apodema é extremamente reduzido ou ausente (NAJEER; KHADRI, 2014), como também nos Tenthredinidae (Symphyta) (NAJEER; KHADRI, 2014; VILHELMESEN, 2000). Em alguns outros aculeata a região do apódema pode ainda apresentar variação, podendo ser sinuosa, retilínea ou curvada, como em algumas

espécies de Apidae (Apoidea) (GONZALEZ; HERNN, 1985; NAJEER; KHADRI, 2014; OESER, 1961; PACKER, 2003).

Aparentemente não há carenas na região inferior das placas oblongas (Figs. 80-83); no entanto, o processo de clarificação, apesar de bem executado, pode ter ofuscado a observação as mesmas, uma vez que muitas carenas já apresentam uma fraca esclerotização. Na região superior há a presença de uma carena semicircular bem desenvolvida em *Minixi* (Figs. 49A, B, 74-76). Em algumas espécies é possível observar com clareza e delimitar essa carena mediana. Em *M. sumichrasti* (Fig. 77), *M. mariachi* (Figs. 49B, 76) e *M. suffusum*, a carena mediana é curta, ou seja, interrompida muito antes da base. Já em *M. brasilianum* (Fig. 49A, 74-75) e *M. sumichrasti* (Fig. 77), a carena mediana se prolonga até quase o final da base. Em alguns representantes de Symphyta, devido à ausência da carena mediana, a região do apódema não é diferenciada, assim como em muitos grupos que podem não ter a carena ou a mesma ser muito reduzida (NAJEER; KHADRI, 2014; OESER, 1961).

Posteriormente a margem dorsal da placa oblonga se curva levemente para dentro, formando um processo pequeno que se articula com a base do gonóstilo (Fig. 49A, B). Esse processo frequentemente ocorre em vespas sociais (SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). Outras estruturas da placa oblonga, como “*incisura praearticulares* e *postarticularis*, *pars articulares*” são mencionadas na literatura do aparelho de ferrão, mas a identificação de suas regiões e localizações são na maioria das vezes ambíguas e confusas (OESER, 1961; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994), devido principalmente a musculatura da região. O *pars articularis* (OESER, 1961), também denominado *partes articulares* (VILHELMESEN, 2000) é mencionado como uma esclerotização forte no lado interno da placa oblonga (Figs, 80-83a). O *pars articularis* é assim definido como a área que está localizada no esclerito, que faz contato móvel diretamente com outro esclerito (superfície articular), situada anteriormente na margem ventral da placa oblonga, e forma a parte lateral da articulação basal (HAO; VILHELMESEN, 2000). Em *Minixi* o *pars articularis* é bem esclerotizado e desenvolvido ventralmente (Fig. 80-83a).

A *incisura postarticularis* em Aculeata pode ser reconhecida como uma indentação membranosa que divide a placa oblonga dorsoventralmente atrás da articulação na base com o ferrão (Figs. 80-83b). Já a *incisura praearticularis* (termo usado por OESER, 1961) (Fig. 86a?) foi mencionada como uma segunda indentação sobre a placa oblonga em Hymenoptera, anterior ao *pars articularis* (OESER, 1961;

SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). Denominada também como incisura prearticular (“prearticular incisure” RONQUIST; NORDLANDER, 1989) é definida como a parte da margem do esclerito que é côncava (“*notch*”), localizada na margem da placa oblonga, imediatamente anterior à articulação basal da válvula II (HAO; OESER, 1961; RONQUIST; NORDLANDER, 1989). Nas figuras são indicados os prováveis locais dessas estruturas, uma vez que não ficou claro como reconhecê-las com clareza nas espécies analisadas neste trabalho.

3.5.5 Partes finais do aparelho de ferrão: Válvula I e II (HAO Portal) e ramos dorsais I e II (Figs. 46, 49C, 72-90)

Muitos termos foram atribuídos as partes finais do aparelho de ferrão, assim como no aparelho ovipositor de insetos não aculeados, ou seja, a parte perfurante que introduz o ferrão e o veneno na vítima e as estruturas associadas. Isto aliado as modificações que ocorreram ao longo do tempo evolutivo em diferentes linhagens de insetos, principalmente Hymenoptera, levaram a proposição de termos homônimos e sinônimos para os componentes do aparelho, o que vem causando confusão no entendimento das descrições das partes do aparelho de ferrão como um todo (HERMANN, 1967; NAJEER; KHADRI, 2014; OESER, 1961; RICHARDS, 1977). Dessa forma, na tentativa de padronizar a nomenclatura das estruturas finais do aparelho de ferrão, são feitas as seguintes **divisões** (Figs. 46, 49c, 72-78, 80-83, 84, 86): a válvula I situada verticalmente e mais distalmente, contém o ramo dorsal I, que é arqueado, mais afilado e ligado ao ápice da placa triangular, e a parte mais esclerotizada dessa válvula e alongada transversalmente é denominada aqui de lancet. A válvula II (ferrão propriamente dito) inicialmente separadas, formam distalmente o ramo dorsal II, com forma semelhante ao ramo dorsal I, e a porção alongada transversalmente e fundida apicalmente é designada sting shaft (Fig. 46 (SS)) ou “*eixo do ferrão*”, que por sua vez se divide em duas regiões distintas em *Minixi*: basalmente em bulbo do ferrão (sting bulb) e medianamente e apicalmente em estilete (stylet) (divisões propostas baseadas na tentativa de consenso de diversas pesquisas como por exemplo: BARBOSA; VILHELMSSEN; AZEVEDO, 2021; CARDINAL; PACKER, 2007; DUNCAN, 1939; HERMANN, 1967; HERMANN; CHAO, 1983; NAJERR; KHADRI, 2014; PACKER, 2003; RADOVIC; HURD, 1980; STETSUN *et al.*, 2019; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; ZHAO *et al.*, 2015).

Em *Minixi*, bem como nas outras linhagens de himenópteros aculeados, o termo válvula I (Fig. 66d, 72- 79, 80e, 81-83) (BARBOSA; VILHELMSSEN; AZEVEDO, 2021; BEUTEL *et al.*, 2012; GRUYTER, 1999; HERMANN, 1967; KUMPANENKO *et al.*, 2019; MICHENER, 1944, 2000; OESER, 1961; SNODGRASS, 1935) foi aplicado as estruturas pares, localizadas na região inferior do aparelho de ferrão, que se curvam para baixo e posteriormente à ponta do ferrão. Devido a sua forma de “agulha fina e alongada”, essas válvulas foram também amplamente denominadas como *lancets* (Fig. 46, 62d, 80, 86) (BISSESSARSINGH; STARR, 2021; HERMANN, 1967; HERMANN, 1970; 1971, 1967; MACALINTAL; STARR, 1996; POORE, 1974; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935, SPRADBERRY, 1973). Assim sugerimos o uso dos dois termos para Eumeninae, outros termos também foram atribuídos a essa válvula como: primeira gonapófise (GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1988; GRIMALD; ENGEL, 2005; MICHENER, 1944), gonapófise do esterno 8 (SMITH, 1970; TUXEN, 1956, 1970) dentre outras. A aparência geral da válvula I na maioria dos Aculeata é muito semelhante (HERMANN, 1967). Da região basal de cada válvula I, são originados seus ramos (ramo dorsal I), que são finos, dobrados e curvados elementos do exoesqueleto, com forma geral arqueada. Na extremidade distal da válvula I, esses ramos se fundem as placas triangulares (=valvífero I) (Figs 72-79) (HERMANN, 1967; HERMANN; CHAO, 1983; HAO; NAJEER; KHADRI, 2014; PACKER, 2003; RADOVIC; HURD, 1980; SNODGRASS, 1935; STETSUN *et al.*, 2019). Alguns autores como Radovic e Hurd (1980), acreditam que as placas triangulares são um adicional, ou seja, um crescimento na base da válvula I, e em relação a sua origem, são remanescentes do esterno metassomal 8, que é reduzido e membranoso.

Nas espécies de *Minixi* estudadas neste trabalho, os componentes das válvulas I são elementos com morfologias muito homogêneas. Estas são peças prolongadas e livres do esqueleto, que formam um canal pelo qual o veneno ou toxina do sting bulb é injetado na vítima (RADOVIC; HURD, 1980; MASCHWITZ; KLOFT, 1971). Os ramos dorsais I são alongados e relativamente esclerotizados, e formam um arco na extremidade anterior e lateral do aparelho de ferrão em *Minixi* (Figs. 46, 72-78). Todos os himenópteros aculeados possuem lancets, no entanto, em alguns grupos de Formicidae, estes são reduzidos. Nos Aculeata que não ferroam, com exceção de algumas linhagens de Formicidae, a extremidade distal do lancet é membranosa (HERMANN, 1967; OESER, 1961).

Os lancets são elementos móveis principais do aparelho de ferrão. Estes são movidos pelos movimentos da placa triangular, que por sua vez são produzidos pelos músculos da placa oblonga (SNODGRASS, 1935). Os lancet são ainda considerados a parte mais ativa do aparelho de veneno, cuja função atribuída é cortar, ou seja, fazer uma lesão no tecido da vítima para que o que o ferrão penetre e possa entregar de forma mais efetiva e eficiente o veneno (BISSESSARSINGH; STAR, 2021; HERMANN, 1967; MACALINTAL; STARR, 1966; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). Em muitas linhagens de Aculeata, os lancets são “armados” anteriormente ao seu ápice, com farpas ou também conhecidas por “barbs” (como se fossem serrilhações), que servem para ancorar a ferroadada na ferida (HERMANN; BLUM, 1981; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935). Uma das primeiras menções ao aparelho de ferrão de vespas Eumeninae, são brevemente sobre os lancets nos gêneros *Ancistrocerus*, *Euodynerus*, *Stenodynerus* e *Leptochilus*, que fazem parte da tribo Odynerini e em uma provável espécie de *Eumenes*, em Eumenini, por Poore (1974), que possuem número de “barbs” constante, diferindo de alguns grupos de abelhas. A forma nesses gêneros pode ser serrilhada e denteada (“saw-toothed barbs”) em *Ancistrocerus abdiatus*, ou aguda (“acute barbs”) nos outros gêneros analisados de Eumeninae e alguns de Polistinae e Pompilidae (Poore 1974). Este mesmo autor define outras formas para as barbs em outros representantes de himenópteros ferroadores, como barbs arredondadas em Scoliidae e Sphecidae, em forma de botão e salientes (“Knobbed barbs”) em alguns Sphecidae e reduzidas em algumas abelhas.

Mais recentemente, Bissessarsingh e Star (2021) pontuam que para vespídeos solitários e sociais, a estrutura do ferrão é uniforme e que a maior fonte de variação está na quantidade e força das barbs, que penetram na ferida durante a ferroadada. Ainda, segundo eles, espécies de Vespidae que possuem robustas e grandes quantidades de barbs, que podem ser encontradas nas vespas sociais, com grandes colônias, que quando ferroam a diversas vezes a pele humana, estas na maioria das vezes podem ficar retidas na pele da vítima, levando ao fenômeno conhecido por *sting autotomy* (conhecido em abelhas do mel (honey bees), que leva a morte da vespa, e a propensão a perda do seu ferrão (BISSESSARSINGH; STAR, 2021; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994)). No entanto as espécies analisadas de *Minixi*, aparentemente não há barbs, ou estas são muito reduzidas. Alguns outros gêneros como *Pachodynerus*, e outros grupos solitários como Zethini, possuem número reduzido de barbs e estas são pouco serrilhadas, em

comparação com os Polistinae e Vespinae (BISSESSARSINGH; STARR, 2021 nas Figs. 3a e 3b); SILVEIRA; SILVEIRA, 1994).

As válvulas II (Fig. 46, 62c, 72-78, 80-83) em grande parte das linhagens de Aculeata, são fundidas dorsalmente (BARBOSA; VILHELMSSEN; AZEVEDO, 2021; BISSESSARSINGH; STARR, 2021; HERMANN, 1967; HERMANN; CHAO, 1983; MACALINTAL; STARR, 1996; NAJEER; KHADRI, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994;), formando assim a parte basal do ferrão, uma região mais ampla, que recebe diversos nomes como “*sting shaft*” ou “*sting bulb*” (Fig. 46, 49C, 74-77), que envolve a válvula I (lancet) e dentro da qual elas se movimentam na direção anteroposterior durante a ferroada (BISSESSARSINGH; STARR, 2021). Se estendendo da parte basal da válvula II (*sting bulb*), se encontram os ramos dorsais II (Figs. 46, 72-78, 80-83), que assim como os ramos dorsais I, são afinados e arqueados para cima, se estendo ao longo do ramo dorsal I. Os ramos dorsais II estão conectados as relativamente alongadas placas oblongas (=valvífero II) (HERMANN, 1967; LANES *et al.*, 2020; NAJEER; KHADRI, 2014; PACKER, 2003; SMITH, 1970; TUXEN, 1956, 1970; SNODGRASS, 1935). Ainda, as válvulas I se associam ao ferrão, ao longo de sua parede mediana e ventral, ou seja, central, por meio de articulações em sulcos (HERMANN, 1967). A válvula II e seu ramo em *Minixi* também apresentam formas similares entre as espécies (Figs. 46, 72-78, 80-88), semelhantes as observadas na válvula I e no ramo dorsal I. Ambos os ramos dorsais nas espécies de *Minixi* são aproximadamente do mesmo comprimento, diferentemente de outros Aculeata (HERMANN, 1967). Além disso, os ramos são responsáveis por fazerem a conexão entre cada uma das válvulas e valvíferos associados (LANES *et al.*, 2020).

A parte proximal do ferrão, o *sting bulb* em *Minixi* é bem diferenciada do estilete, que é levemente curvado ventralmente, bem alongado e continuo com o *sting bulb* (Figs. 46, 49C, 74, 75-77). Em alguns grupos de Apidae, por exemplo, o *sting bulb* é bem diferenciado do estilete, enquanto em outros não há diferenciação (PACKER, 2003; CARDINAL; PACKER, 2007; NAJEER; KHADRI, 2014). Os Chrysididae não possuem essa região diferenciada do *sting shaft* (o *sting bulb*), e o estilete por exemplo é curvado dorsalmente, assim como em muitos representantes de Formicidae, ou podem ser retilíneos dependendo do grupo (HERMANN, 1967; NAJEER. KHADRI, 2014; OESER, 1961). A curvatura do estilete foi mencionada em Eumeninae (SILVEIRA; CAETANO, 1993), Vespinae e Polistinae também por Fallscherr (1992), Najeer e Khadri (2014) entre outros pesquisadores. Há diferenças, por exemplo, na curvatura do

estilete de operárias e rainhas de *Apis mellifera* e *Vespula pensylvanica*, onde as operárias possuem um ferrão retilíneo e a rainha, mais curvado, devido ao comportamento social do grupo (DUNCAN, 1939; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994).

Anteriormente, o sting shaft em *Minixi* é extremamente curvado na região mediana, em vista lateral (Fig. 46). Na região inferior da base do sting shaft, há uma projeção lateral denominada processo articular (Figs. 46, 49C), que se estende lateralmente da parte proximal da válvula II, formando a parte mediana da articulação basal, que corresponde ao local de ligação de músculos entre a placa oblonga e a válvula II (HAO; OESER, 1961; PARCKER, 2003; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; VILHELMSSEN, 2000 (“*processus articularis*”)), que nas espécies de *Minixi* é projetado anteriormente (Fig. 46, 49C). Já na região superior da base do sting shaft, há outro processo denominado processo muscular, que se estende dorsalmente da parte proximal da válvula II, até a membrana genital, recebendo o local de fixação de músculos da placa oblonga e válvula II, posteriormente (Fig. 46, 49C) (HAO; OESER, 1961; PACKER, 2003; VILHELMSSEN, 2000 (“*processus muscularis*”)), que é bem mais alargado em *Minixi* do que o processo articular.

Na região mediana do aparelho de ferrão entre as duas válvulas (aparentemente, pois não fica clara a delimitação), há o que aqui denominamos de **abertura mediana ventral** (Figs. 80-83c, 84b, 86b), que se destaca ventralmente e dorsalmente. Na literatura revisada, não encontramos menções a essa região. No entanto, essa região possui forma peculiar e variável entre as espécies de *Minixi*. *Minixi suffusum*, *M. sumichrasti*, *M. arechavaletae*, *M. mariachii* e *M. brasilianum* possuem a **abertura mediana ventral** com forma geral arredondada (Figs. 81c, 82c, 80c, 88b 86b), podendo ser quase perfeitamente arredondada em *Monobia angulosa* (Fig. 89) e bem escurecida (provavelmente por ser uma região mais esclerotizada). Já em *M. joergenseni* e *M. tricoloratum* (Fig. 83) a forma geral da **abertura mediana ventral** é retangular.

Ambas as válvulas do ferrão representam os elementos perfurantes do aparelho, ou seja, que de fato penetram na presa ou vítima, enquanto os outros componentes do aparelho funcionam como mecanismos auxiliares (*servo-mechanisms*). Além disso, a estrutura do ferrão em Vespidae é consideravelmente uniforme tanto nas vespas solitárias quanto nas sociais ((BISSESSARSINGH; STARR, 2021).

3.5.6 Partes finais do aparelho de ferrão: Válvula III = Gonóstilo (Figs.46, 49, 72-84,86, 88, 90)

A válvula III, também amplamente denominada gonóstilo pela maioria dos pesquisadores (BARBOSA *et al.*, 2021; CARDINAL; PACKER, 2007; HERMANN, 1967; KUMPANENKO *et al.*, 2019; MATUSHKINA, 2011; MICHENER, 1944, 2000; NAJERR; KHADRI, 2014; PACKER, 2003; POORE, 1974; GIBSON; READ; FAIRCHILD, 1998; SILVEIRA; SILVEIRA; 1994; SNODGRASS, 1935; SPRADBERY, 1973; STETSUN *et al.*, 2019), surge da lateral da placa oblonga e se articula a ela posteriormente. Em comparação com as outras placas é bem menos esclerotizada e contém diversas cerdas em todas as espécies de *Minixi* (Figs. 46, 49A, B, 72-77, 80-84, 86, 88, 90). Outros termos aplicados ao gonóstilo que podem ser encontrados na literatura são: “paramero” (HAO), “sting sheath” (DUNCAN, 1939; MATUSHKINA, 2011; MICHENER, 2000; POORE, 1974), “sting palps” (MACALINTAL; STARR, 1966; MICHENER, 1944; RADOVIC; HURD, 1980; SPRADBERY, 1973), “ovipositor sheaths” (GADALLAH; ASSERY, 2004; GOULET; HUBER, 1993) entre outros. No entanto, os termos que aqui utilizamos preferencialmente são gonóstilo ou válvula III.

A maioria das linhagens de Aculeata possuem dois gonóstilos, que são segmentados e podem estar relacionados a proteção do ferrão e percepção do ambiente (RADOVIC; HURD, 1980; NAJEER; KHADRI, 2014; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994). Essa percepção sensorial se deve principalmente a presença de cerdas sensoriais por todo o gonóstilo, pois é a primeira parte do aparelho de ferrão que entra em contato com a vítima e quando excitadas ativam o estilete e se segue o ato de ferroar (MASCHWITZ; KLOFT, 1971; RADOVIC, HURT; 1980; SNODGRASS, 1935). Gonóstilos sem segmentação podem ocorrer em muitas linhagens de Aculeata, como em vespas Polistinae (OESER, 1961; SILVERIA; SILVEIRA, 1994) muitos grupos de abelhas, vespas Chrysidoidea e Mutillidae (OESER; 1961; NAJEER; KHADRI, 2014), e em outros grupos de himenópteros como Chalcididae e Ichneumonidae, por exemplo (OESER, 1961).

Grupos como Ampulicidae, algumas abelhas, Pompilidae, Scoliidae, Vespinae (DUNCAN, 1939) entre outros (OESER, 1961; NAJEER; KHADRI, 2014), assim como os *Minixi*, apresentam gonóstilo com dois segmentos. A base do gonóstilo nas espécies de *Minixi* são membranosas, e o ápice da placa oblonga ao redor da base do gonóstilo também não é esclerotizado nessas espécies, exceto por uma estreita faixa um pouco mais esclerotizada separando esta placa e o gonóstilo. Este padrão também foi

observado em muitas linhagens de abelhas por Packer (2003). Além disso, o gonóstilo pode ser curto e muito amplo (expandido lateralmente), como em alguns grupos de Bethyridae (LANES et al., 2020), ou alongados e estreitos, como ocorre nos *Minixi* e muitos grupos de Aculeata.

A maior concentração de cerdas sensoriais em *Minixi* é observada no segundo segmento do gonóstilo, por toda sua extensão (Figs. 49A, B, 72, 76), já que neles o gonóstilo tem dois segmentos e é alongado. Entre um segmento e outro, também há uma região membranosa e sinuosa (Figs. 49A, B, 72-77, 82-84). O primeiro segmento do gonóstilo é um pouco maior que o segundo em *Minixi*. Em *M. arechavaletae* (Figs. 80, 84), *M. mariachi* (Figs. 88), *M. tricoloratum* (Figs.) e *M. suffusum* (Figs. 90) o gonóstilo é maior que o ferrão ou aproximadamente do mesmo tamanho. Já em *M. sumichrasti* (Fig. 82) e *M. brasilianum* (Fig. 86), por exemplo, o gonóstilo é menor que o ferrão. Em algumas abelhas dos gêneros *Megachile* (NAJEER, KHADRI, 2014) e *Bombus* (CARDINAL; PACKER, 2007), há longas e distintas cerdas no ápice do gonóstilo (“*long brush setae*”). Outras linhagens de Hymenoptera, como muitas abelhas Apidae, não possuem cerdas no gonóstilo, como descritas por Najeer e Khadri (2014).

3.5.7 Fúrcula (HAO Portal) (Figs. 84-91)

Associada a válvula II do aparelho de ferrão se encontra internamente a fúrcula, um esclerito único, bifurcado, curto e esclerotizado, que se articula em dois pontos na parede dorsal do estilete, observado até o momento somente em Aculeata, sendo extremamente importante na manipulação do ferrão (Figs. 84-91) (BARBOSA et al., 2021; BISSESSARSINGH; STARR, 2021; HERMANN, 1967; HERMANN; CHAO, 1983; SILVEIRA; SILVEIRA, 1994; SNODGRASS, 1935), como a deflexão e giro, ou seja, a rotação do ferrão durante a ferroadada (HERMMAN, 1967; SILVEIRA; SILVEIR, 1994). Este esclerito se articula em ambos os lados da base do sting shaft (CARDINAL; PACKER, 2007; HAO; NAJEER; KHADRI, 1994; PACKER, 2003). Sua origem é controversa (OESER, 1961 (esterno abdominal 10), HERMANN; CHAO, 1983). No entanto, Hermann (1967) e Hermann e Chao (1983) apontam que a fúrcula possa ter se originado a partir da extremidade anterior da válvula II (base do esterno abdominal 9). Este esclerito recebeu outros nomes além de fúrcula, como apodema do estilete (MICHENER, 1944) e braços do sting bulb (DUNCAN, 1939).

Este esclerito, apesar de ser estruturalmente simples, possui morfologia extremamente diversificada entre os Aculeata (PACKER, 2003). A forma e o funcionamento da fúrcula variam notavelmente entre as grandes linhagens de Aculeata e tratados morfológicos extensos sobre a morfologia desse esclerito podem ser consultados nas obras de Hermann e Chao (1983) e Najeer e Khadri (2014), principalmente.

No geral, a fúrcula pode ter forma de U, V, X, Y (invertido) ou até mesmo *triangular* (HERMANN, 1967; LANES *et al.*, 2020; PACKER, 2003), podendo também estar ausente em muitos himenópteros como os Symphyta, muitos grupos de Formicidae (HERMANN, 1967) e abelhas Meliponini (CARDINAL; PACKER, 2007) (NAJEER; KHADRI, 2014). Nas espécies aqui examinadas, a morfologia desse esclerito não varia entre as espécies do mesmo gênero. *Minixi* apresenta a forma de “Y deitado”, quando observadas dorsalmente (Figs. 84-87). A fúrcula nessas espécies possui três braços, dois laterais, que convergem para o mesmo ponto mediano e são muito próximos entre si, e nesta convergência, surge o braço dorsal, que se estende um pouco mais a frente (Figs. 84-88, 90-91). Observada dorsolateralmente, a fúrcula em *Minixi* parece ter uma projeção em forma de “alavanca” na região mediana do esclerito, que se projeta sobre o braço dorsal (Figs. 84-88, 90-91). Em outros Eumeninae, podemos observar que essa projeção é mais retangular em *Monobia angulosa* (Fig. 89), por exemplo, sugerindo assim uma outra fonte de potencial exploração morfológica entre as grandes linhagens de Eumeninae.

3.6 Proposição de novos caracteres a partir do aparelho de ferrão

A partir do exame do material clarificado de espécies do gênero *Minixi*, das descrições e comparações entre a morfologia das estruturas do aparelho de ferrão e do esterno metassomal 6 das fêmeas, propomos 110 caracteres que podem contribuir para o entendimento das relações filogenéticas não somente entre as espécies de *Minixi*, mas em Eumeninae como um todo (Tabela 2), uma vez que grande parte dos caracteres propostos em filogenias em Eumeninae se concentram no último esterno metassomal dos machos, menos frequentemente no último esterno das fêmeas e raramente em caracteres do aparelho de ferrão das mesmas.

Tabela 2 – Caracteres morfológicos potenciais apresentados pela primeira vez para estudos na sistemática das vespas solitárias Eumeninae (Continua) (*nomes novos propostos em destaque)

CARACTERES MORFOLOGICOS EM FÊMEAS DE EUMENINAE	
ESTERNO 6	
REGIÃO BASAL (5)	
Characters	Characters states
*Carena transesternal mediana	Ausente, presente ou reduzida
Forma da *carena transesternal mediana	sinuosa, curvada nas laterais, em forma de “ <i>zigue-zague</i> ” ou retilínea ou outros
*carena esternolongitudinal – ápice do S6	Presente ou ausente
*carena longiesternodistal superior – carena sobre a carena transversal mediana (carena transesternal mediana)	Presente ou ausente
Forma da carena longiesternodistal superior – carena sobre a carena transversal mediana (*carena transesternal mediana)	Contínua, se estendendo até a margem do S6 em forma de (<); não contínua se apresenta como uma “ <i>linha curta</i> ” distalmente ou ausente
REGIÃO MEDIANA (4)	
Characters	Characters states
*carena longiesternodistal inferior	Curta, longa ou ausente
Estriações na margem lateral do S6 (dorsolateralmente)	Presentes ou ausentes
*carena lateroesternal - carena longitudinal, distante da carena transesternal	Presente ou ausente
*Forma da carena lateroesternal - carena longitudinal, distante da carena transesternal	Sinuosa ou não
REGIÃO APICAL (5)	
Characters	Characters states
Dentículos (“ <i>esporões</i> ”) e cerdas	Presentes ou ausentes
Forma e dimensão dos dentículos (“ <i>esporões</i> ”)	Observar para cada grupo

Dentículos (“esporões”)	Contínuos, apresentando mesma dimensão entre si ou aproximadamente, ou descontínuos, de dimensões diferentes
emarginação na região dorsal mediana	Curvatura acentuada, ou levemente acentuada; sem curvatura, retilínea
Cerdas no ápice	Observar para cada grupo - variação

FORMA GERAL DO ESCLERITO S6 (2)

Characters	Characters states
Forma geral	Arredondado, mais alargado; mais amplo e estreito
Extremidades do S6	Mais estreitas no ápice; amplas por toda sua extensão ou forma diversa entre os grupos – observar para cada grupo

APARELHO DE FERRÃO

PLACA ESPIRACULAR (31)

Characters	Characters states
Placa espiracular	Presente ou ausente
Laterais da placa espiracular	Formas regulares ou irregulares- observar para cada grupo
Margens das placas	Espessas ou não
Margens da placa espiracular	Podem possuir ou não projeções
Forma das placas espiraculares	circular, oval, triangular, semicircular, quadrada ou outros
Observação dorsal	Forma de U ou V- observar para cada grupo
Barra dorsal	Fortemente ou fracamente esclerotizada
Barra dorsal	Desenvolvida ou não
Barra dorsal – margem superior	Retilínea ou sinuosa- visão dorsal

Placas espiraculares- funcionamento barra dorsal	Unidas por conexão membranosa, sem barra dorsal fortemente esclerotizada ou unidas pela barra dorsal fortemente esclerotizada
Margens laterais da placa espiracular	Bordas membranosas por toda extensão, esclerotizados ou com variação em diferentes margens
Laterais da placa espiracular	Com projeções digitiformes, ou outras formas ou ausentes
*carena marginal mediana da placa espiracular	Completa; incompleta ou ausente
*carena marginal mediana da placa espiracular	Desenvolvida e extremamente esclerotizada ou ausente
*carena marginal mediana da placa espiracular -forma	Sinuosa ou não por toda sua extensão
*carena marginal mediana da placa espiracular -posição	Abaixo ou logo acima do espiráculo, na Região marginal mediana
Região abaixo da carena marginal mediana	Esclerotizada ou não
Região abaixo da carena marginal mediana - forma	Forma geral variável – observar para cada grupo
Região marginal inferior	Membranosa ou esclerotizada
Lateralmente e posteriormente - margem lateral da placa espiracular	Processo lateral presente ou ausente
Lateralmente e posteriormente - margem lateral da placa espiracular	Presença ou não de carenas
Carena na margem lateral da placa espiracular	Projetada ou não
Lamina espiraculares	Número de espiráculos
*Carena transversalmente estendida acima do espiráculo: carena transespiracular	Presente ou ausente
*Carena transespiracular	Posição em relação ao espiráculo
Forma da traqueia sobre o espiráculo	Formato “ <i>tornado</i> ” ou outro
Abertura na lateral do espiráculo: “ <i>miniburaco</i> ”	Presente ou ausente
Localização do espiráculo na placa espiracular	Próximo a extremidade superior da placa espiracular; medianamente, ou seja, mais ao centro, próximos a extremidade anterior da placa espiracular ou lateralmente
Forma geral do espiráculo	Circular ou outros, observar para cada grupo
Apódemas nas laterais do espiráculo	Presentes ou ausentes

Carenas em diferentes regiões da placa espiracular	Observar para cada grupo
--	--------------------------

PLACA QUADRADA (13)

Characters	Characters states
Forma geral da placa quadrada	Observar para cada grupo
Carenas na placa quadrada	Presentes, reduzidas ou ausentes
Forma e extensão das carenas na placa quadrada	Observar para cada grupo e posição da carena
Número de carenas observadas	Observar para cada grupo- variação
Esclerotização do esclerito	Fortemente ou fracamente esclerotizado
Região apical da placa quadrada, a área acima da carena: apódema	Presente ou ausente
“ <i>Anterior flange</i> ”: projeção acima do apódema na região apical da placa quadrada	Presente; ausente
Forma geral do apódema	Varia entre os grupos: observar para cada um (circular, semicircular por exemplo)
Dimensão do apódema em relação a placa (região mediana + basal juntas)	Ampla ou reduzida: variação morfológica, observar para cada grupo
Carena mediana na placa quadrada	Fortemente esclerotizada por toda sua extensão; fracamente esclerotizada ou ausente
Dobra na extremidade da carena mediana da placa quadrada	Forma de “laço”, v” invertido ou outros
Margem basal, da região basal da placa quadrada: esclerotização	Fortemente ou fracamente esclerotizada
Cerdas na placa quadrada	Presentes ou ausentes, observar variação

PLACA TRIANGULAR OU VALVÍFERO I (5)

Characters	Characters states
Forma geral da placa triangular	Mais triangular ou mais retangular ou outros
Placa triangular: curvatura mediana	Presente ou ausente
Placa triangular: projeções	Podem ter projeções em diferentes regiões no ápice,

	base ou lateral da placa ou ausentes
Base da placa triangular	Arredondadas nas laterais; mais retilíneas, retangulares e extensas ou mais convexas com curvatura ou sem
Região mediana da placa triangular	Ampla ou estreita

PLACA OBLONGA OU VALVÍFERO II (11)

Characters	Characters states
Cerdas desenvolvidas e distintas, no ponto de articulação próximo a placa triangular	Presentes ou ausentes
Forma geral da placa oblonga	Ovaladas ou outras formas, observar para cada grupo
Projeção região anterior da placa oblonga	Presente ou ausente
Placa oblonga	Curvadas ou não
Apódema na região superior da placa oblonga	Presente, reduzido ou ausente
Forma geral do apódema na placa oblonga	Semicircular, circular, retilíneo, curvado, ou outras formas
Carenas na placa oblonga	Observar forma, dimensão, e localização para cada grupo
Carena mediana da placa oblonga	Completa, reduzida ou ausente
Margem dorsal da placa oblonga: articulação com a base do gonóstilo	Curvada ou não
Margem dorsal da placa oblonga: articulação com gonóstilo	Membranosa ou esclerotizada
“ <i>pars articularis</i> ”: indentação membranosa que divide a placa oblonga dorsoventralmente atrás da articulação na base com o ferrão	Fortemente ou fracamente esclerotizado

VÁLVULA I (RAMO DORSAL I +LANCET) (7)

Characters	Characters states
Ramo dorsal I: ligado ao ápice da placa triangular	Longo ou curto
Ramo dorsal I	Arqueado ou não
Forma do lancet	Mais amplo ou estreito
lancets	Curtos, reduzidos ou alongados
Lancets: farpas ou <i>barbs</i>	Presente ou ausente
<i>Barbs</i> : forma geral	Váriavel entre os grupos: agudas/ afiladas; serrilhadas;/

	denteadas; arredondadas; reduzidas ou outras formas
Número de barbs no lancet	Constante ou específico de cada grupo: observar

VALVULA II (RAMO DORSAL II+ STING SHAFT (STING BULB+ ESTILETE)) (9)

Characters	Characters states
Ramo dorsal II: conectado as placas oblongas	Longo ou curto
Ramo dorsal II	Arqueado ou não
Sulcos e carenas na região do sting shaft	Presentes ou ausentes
Ramo dorsal I e II: comprimento	Comprimento e dimensão similares ou diferentes
parte proximal do ferrão: diferenciação do sting bulb	Amplo, reduzido ou sem diferenciação em relação ao estilete
Estilete	Curvado, retilíneo ou outro formato
Região inferior da base do sting shaft, projeção lateral: processo articular (“ <i>processus articularis</i> ”)	Processo articular projetado ou não anteriormente
Região superior da base do sting shaft: processo muscular (“ <i>processus muscularis</i> ”)	Processo muscular amplo ou reduzido em relação ao processo articular
*Abertura mediana ventral: entre as válvulas I e II, forma geral	Arredondada, retangular ou outros formatos

VÁLVULA III: GONÓSTILO (9)

Characters	Characters states
Gonóstilo forma geral	Curto e muito amplo lateralmente ou alongado e estreito
Segmentação do gonóstilo	Segmentado (2 segmentos) ou não
Cerdas sensoriais no gonóstilo	Observar para cada região do gonóstilo em cada grupo
Base do gonóstilo	Membranosa ou esclerotizada
Concentração de cerdas em gonóstilos segmentados	Observar em ambos os segmentos e diferenciar
Dimensão entre gonóstilos segmentados	Observar em ambos os segmentos se são do mesmo comprimento ou não

Região entre um segmento e outro do gonóstilo segmentado	Sinuosa ou retilínea
Relação de comprimento entre gonóstilo e ferrão	gonóstilo é maior que o ferrão ou aproximadamente do mesmo tamanho ou gonóstilo é menor que o ferrão
Ápice do gonóstilo	Presença de longas e distintas cerdas no ápice do gonóstilo (“ <i>long brush setae</i> ”) ou cerdas mais esparsas e curtas

FÚRCULA (9)

Characters	Characters states
Fúrcula	Presente ou ausente
Fúrcula	Bifurcada ou não
Fúrcula: dimensão	Curta ou alongada
Fúrcula: forma geral	Forma de U, V, X, Y (invertido) ou triangular
Número de braços da fúrcula	Nenhum, dois, três ou mais: observar para cada grupo
Relação de comprimento entre os braços laterais e dorsal	Observar para cada grupo
Braço dorsal da fúrcula	Presente ou ausente
Braço dorsal da fúrcula: dimensão	Curto ou longo
projeção dorsolateral da fúrcula	projeção em forma de “alavanca”, na região mediana do esclerito, que se projeta sobre o braço dorsal, mais retangular ou outra forma

TOTAL DE CARACTERES POTENCIAIS PROPOSTOS: 110

Fonte: Do autor (2022)

4 Considerações finais

A morfologia comparada do aparelho de ferrão de uma das linhagens dentro das vespas solitárias Eumeninae é descrita neste trabalho, além da proposição de um protocolo de clarificação modificado, contribuindo não só para a compreensão das espécies do gênero *Minixi*, mas para a subfamília como um todo. São apresentadas as descrições morfológicas das estruturas que compõe o aparato de ferrão detalhadamente e comparadas com outras linhagens dentro de Hymenoptera. O aparelho de ferrão dentro de Eumeninae raramente aparece como fonte potencial de caracteres em estudos

taxonômicos e filogenéticos em Eumeninae. Assim, nossa visão a respeito deles é ampliada com este estudo. O aparelho de ferrão se mostrou muito homogêneo entre os *Minixi*. Apesar disso foram levantadas algumas características variáveis entre as espécies, se concentrando as maiores fontes de variação na placa espiracular, quadrada, fúrcula, placa oblonga e lancet (Válvula I). Além disso é apresentada a descrição detalhada do último esterno metassomal das fêmeas, também negligenciado em Eumeninae, que se mostrou fonte extremamente rica de variação morfológica interespecífica.

Caracteres morfológicos potenciais observados, que podem vir a ser utilizados em futuras estudos taxonômicos e filogenéticos, são apresentados na tabela 2, caracteres estes até então não explorados para Eumeninae. As principais terminologias morfológicas que foram usadas por diversos autores ao longo do tempo e que foram se modificando com a ampliação do conhecimento do aparelho de ferrão entre diversas linhagens de Hymenoptera Aculeata (raramente citadas em vespas eumeníneas), são apresentados e discutidas no decorrer do estudo e esperamos que possam vir a fornecer suporte para uma nomenclatura padronizada, não apenas em Eumeninae, mas para os Hymenoptera em geral. Por fim, este trabalho apresenta muitas contribuições ao conhecimento científico do grupo, sendo de suma importância na história morfológica de Eumeninae.

Conflito de interesses

Os autores declaram não haver conflitos de interesse nesta publicação.

Agradecimentos

Agradecemos à FAPEMIG pela bolsa de doutorado. MGH é bolsista do CNPq (304102 / 2018-0). O suporte financeiro foi fornecido pelo Processo FAPEMIG CRA-APQ-02784-17. Agradecemos também a todos os curadores das instituições citadas em “Materiais e Métodos”. Agradecemos a Lucas Leitão Barbosa e Manuela Merlo, pelo auxílio durante o procedimento de clarificação e a proposição do protocolo aqui descrito para o aparelho de ferrão de vespas solitárias Eumeninae.

REFERÊNCIAS

- BANK, S. *et al.* Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 116, p. 213-226, 2017.
- BARBOSA, D. N.; VILHELMSSEN, L.; AZEVEDO, C. O. Morphology of sting apparatus of Chrysoidea (Hymenoptera, Aculeata). **Arthropod Structure & Development**, v. 60, p. 100999, 2021.
- BERTONI, A. de W. Nuevos caracteres para la clasificación de los himenópteros vespóideos. **Anales de la Sociedad Científica del Paraguay**, v.2, 127–128, 1927.
- BEUTEL, R. G. *et al.* The orders of Hexapoda. In: **Insect Morphology and Phylogeny: a textbook for students of entomology**. Walter de Gruyter, p. 364- 376, 2014.
- BISSESSARSINGH, M.; STARR, C. K. Comparative Morphology of the Stinger in Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Insects**, v. 12, n. 8, p. 729, 2021.
- BITSCH, J. Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 1. Sous-famille des Eumeninae (Hymenoptera). **Bulletin de la Société entomologique de France**, v. 117, n. 2, p. 199-218, 2012.
- BRAJKOVIĆ, M. *et al.* Morphological changes of the ovipositor in species of Cheloninae (Hymenoptera: Braconidae) in the course of adaptation to egg-larval parasitism. **Archives of Biological Sciences**, v. 62, n. 2, p. 469-477, 2010.
- BRANSTETTER, M. G. *et al.* Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology**, v. 27, n. 7, p. 1019-1025, 2017.
- BRÈTHES, J. Los Euménidos de Las Repúblicas Del Plata. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, **Biodiversity Library**, v. 3, 256–258, 1903.
- BROTHERS, D. J. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zoologica Scripta**, v. 28, n. 1-2, p. 233-249, 1999.
- BUCK, M.; MARSHALL, S. A.; CHEUNG, D. K. B. Identification Atlas of the Vespidae (Hymenoptera, Aculeata) of the northeastern Nearctic region. **Canadian journal of arthropod identification**, v. 5, n. 1, p. 1-492, 2008.
- CAMARGO, R. S. *et al.* Description and morphometry of the sting apparatus in the three worker casts of *Acromyrmex subterraneus brunneus* (Formicidae, Attini). **Sociobiology**, v. 50, n. 3, p. 1097-1106, 2007.

CARDINAL, S.; PACKER, L., 2007, Phylogenetic analysis of the corbiculate Apinae based on morphology of the sting apparatus (Hymenoptera: Apidae). **Cladistics**, v. 23, p. 99–118.

CARPENTER, J. M. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology**, v. 7, n. 1, p. 11-38, 1982.

CARPENTER, J. M.; CUMMING, J. M. A character analysis of the North American potter wasps (Hymenoptera: Vespidae; Eumeninae). **Journal of Natural History**, v. 19, n. 5, p. 877-916, 1985.

CARPENTER, J. M.; GARCETE-BARRETT, B. R. A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, v. 14, n. 1-2, p. 52-73, 2003.

CARPENTER, J. M.; MARQUES, O. M. Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). Cruz das Almas, Universidade Federal da Bahia, Salvador, **Publicações Digitais**, v. 2, 2001.

CHAPMAN, R. F. **The insects: structure and function**. Cambridge University Press. 5. ed., 2013.

CRAMPTON, G. C. The genitalia and terminal abdominal structures of males, and the terminal abdominal structures of the larvae of “*Chalastogastrous*” Hymenoptera. **Proc. Entomol. Soc. Wash.**, v. 21, p. 129-151, 1919.

DE SAUSSURE, H. Etudes sur la Famille des Vespides 3. La Monographie des Masariens et un supplement a la Monographie des Eumeniens. V. Masson, **Paris & J. Cherbuliez**, Geneva, Switzerland, 1854-1856.

DE SAUSSURE, H. F. Nouveaux Vespides du Mexique et de l’Amérique septentrionale. **Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée**, v. 2, p. 269-280, 1857.

DE SAUSSURE, H. F. Synopsis of American wasps. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, v. 254, p. 1-392, 1875.

DE SAUSSURE, H. Monographie des gruepes solitaires, ou de la tribu des Eumeniens. **Etudes sur la famille des vespides**, v. 1, p. 1-286, 1852-1853.

DUNCAN, C. D. Contribution to the biology of North American vespine wasps. **Stanford University Publications Biological Sciences**, v. 8, n. 1, p. 1-272, 1939.

ERNST, A.; MIKO, I.; DEANS, A. Morphology and function of the ovipositor mechanism in Ceraphronoidea (Hymenoptera, Apocrita). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 33, p. 25, 2013.

EVANS, H. E. The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps. **Evolution**, p. 468-483, 1962.

FABRICIUS, J. C., 1804. *Systema Piezatorum, secundum ordines, genera, species; adjunctis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus.* Reichard.

FERNÁNDEZ, F. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. (Orgs.), *Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas.* In: **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología, p. 7-35 2006.

FERREIRA, W. D. *et al.* A new species of *Pirhosigma* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae), with additional notes and a key to the species in the genus. **Zootaxa**, v. 4300, n. 2, p. 269-278, 2017.

FERREIRA, W. D.; OLIVEIRA, L. A.; HERMES, M. G. A revision of the Neotropical eumenine wasp genus *Stenosigma* Giordani Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae). **Zootaxa**, v. 4455, n. 3, p. 499-512, 2018.

FOX, W. J. Contributions to a Knowledge of the Hymenoptera of Brazil, No. 7: Eumenidae (Genera *Zethus*, *Labus*, *Zethoides*, *Eumenes*, *Montezumia* and *Nortonia*). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 407-463, 1899.

GADALLAH, N. S.; ASSERY, B. M. Comparative study of the skeletal parts of the sting apparatus in some sphecid species from Saudi Arabia (Hymenoptera: Sphecidae). **Linzer biologische Beiträge**, v. 36, n. 2, p. 1393-1412, 2004.

GARCETE-BARRETT, B. R. A revision of the genus *Stenonartonia* Giordani Soika 1973 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). **Zootaxa**, v. 2868, n. 1, p. 1-50, 2011.

GARCETE-BARRETT, B. R. Notes on Neotropical Eumeninae I (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, v. 13, p. 38-40, 2001.

GARCETE-BARRETT, B. R. **A filogenia dos Odynerini (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) da Região Neotropical.** 2014. Tese de doutorado. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia do Departamento de Entomologia. Universidade Federal do Paraná, 2014.

GARCETE-BARRETT, B. R.; HERMES, M. G. The species of the genus *Hypodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) occurring in Brazil. **ZooKeys**, n. 296, p. 25, 2013.

GAULD, I. D.; BOLTON, B. **The Hymenoptera.** New York: Oxford University, p. 1-331, 1988.

GIBSON, G. A. B.; READ, J. D.; FAIRCHILD, R. Glossary of positional and morphological terms (Chalcidoidea-Chalcid Wasps). **Agriculture Canada ECORC/BRP**, 1998.

GIORDANI SOIKA, A. Notulae vespilogicae - XL. Eumenidi palearctici nuovi o poco noti. **Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia**, v. 30, p. 247-263, 1979.

GIORDANI SOIKA, A. Revisione degli Eumenidi neotropical appartenenti ai generi *Eumenes* Latr. *Omicron* (Sauss.), *Pararhaphidoglossa* Schulth. ed affini. **Bollettino della Museo Civico di Storia Naturale di Venezia**, v. 29, p. 1-420, 1978.

GONZALEZ, J. M.; HERMANN, H. R. Venom Apparatus (of *Trypoxylon politum* Say (Hymenoptera: Sphecidae). **J. Entomol. Sci.**, v. 2003, p. 294-299, 1985.

GOULET, H.; HUBER, J. T. Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families. **Research Branch, Agriculture Canada Publication 1894/E.**, Ottawa, ON 668 pp, 1993.

GRANDINETE, Y. C.; HERMES, M. G.; NOLL, F. B. Systematics and phylogeny of the Neotropical *Pachymenes* de Saussure and *Santamenes* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**, v. 40, n. 2, p. 365-384, 2015.

GRANDINETE, Y. C.; NOLL, F. B.; CARPENTER, J. M. Three new species of tribe Odynerini (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) from the Neotropical Region. **Zootaxa**, v. 4162, n. 2, p. 391-400-391-400, 2016.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. Hymenoptera: Ants, Bees, and Other Wasps. In: _____. **Evolution of the Insects**. Cambridge: Ed: CAMBRIDGE, 2005. cap. 11, p. 407-467.

HARRIS, R. A. A glossary of surface sculpturing. **Occasional papers in Entomology**, v. 28, p. 1-31, 1979.

HAZELTINE, W. E. Female genitalia of Hymenoptera and comparative morphology of male and female genital segments of Bombinae (Hymenoptera, Apidae). **Purdue University Agricultural Experiment Station**, v. 833, p. 1-36, 1967.

HERATY, J. *et al.* Evolution of the hymenopteran megaradiation. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 60, n. 1, p. 73-88, 2011.

HERMANN JR, H. R. **A Comparative Study of the Hymenopterous Poison Apparatus**. 1967. Tese de Doutorado. Louisiana State University and Agricultural & Mechanical College.

HERMANN, H. R. Sting autotomy, a defensive mechanism in certain social Hymenoptera. **Insectes sociaux**, v. 18, n. 2, p. 111-120, 1971.

HERMANN, H. R.; BLUM, M. S. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. In: Hermann HR, ed. **Social insects**, II. New York: Academic Press, 78-197, 1981.

HERMANN, H. R.; CHAO, J-T. Furcula, a major component of the hymenopterous venom apparatus. **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, v. 12, n. 5-6, p. 321-337, 1983.

HERMANN, H. R.; DOUGLAS, M. E., 1976, Comparative survey of the sensory structures of the sting and ovipositor of hymenopterous insects. **J Georgia Entomol Soc.**, v. 11, p. 223-239.

HERMANN, H. R.; MOSER, J. C.; HUNT, A. N. The hymenopterous poison apparatus. X. Morphological and behavioral changes in *Atta texana* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 63, n. 6, p. 1552-1558, 1970.

HERMES, M. G. Contribution to the knowledge of the Neotropical genus *Plagiolabra* von Schulthess (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Zootaxa**, v. 1583, n. 1, p. 15-22, 2007.

HERMES, M. G.; CARPENTER, J. M. Are *Monobia* and *Montezumia* monophyletic? A cladistic analysis of their species groups based on morphological data (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **American Museum Novitates**, v. 2012, n. 3733, p. 1-23, 2012.

HERMES, M. G.; GARCETE-BARRETT, B. R. Revisiting the Brazilian fauna of masarine wasps: new records, an illustrated key to species and a description of the male of *Trimeria rubra* Hermes & Melo (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). **Zootaxa**, v. 2162, n. 1, p. 24-36, 2009.

HERMES, M. G.; MELO, G. A. R. Revision and cladistic analysis of the eumenine wasp genus *Pseudodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Systematic Entomology**, v. 33, n. 2, p. 361-394, 2008.

HERMES, M. G.; MELO, G. A. R.; CARPENTER, J. M. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. **Cladistics**, v. 30, n. 5, p. 453-484, 2014.

HERMES, M. G.; OLIVEIRA, L. A. de. Morphological cladistic analysis resolves the generic limits of the Neotropical potter wasp genera *Minixi* Giordani Soika and *Pachyminixi* Giordani Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). **Invertebrate Systematics**, v. 30, n. 3, p. 187- 200, 2016.

HERMES, M. G.; SOMAVILLA, A.; GARCETE-BARRETT, B. R. On the Nesting biology of *Pirhosigma* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with special reference to the use of vegetable matter. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n.4, p. 433-436, 2013.

HERMES, M. G.; SOMAVILLA, A.; GARCETE-BARRETT, B. R. On the nesting biology of *Pirhosigma* Giordani Soika (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with special reference to the use of vegetable matter. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 57, p. 433-436, 2013.

KARLSSON, D.; RONQUIST, F. Skeletal morphology of *Opius dissitus* and *Biosteres carbonarius* (Hymenoptera: Braconidae), with a discussion of terminology. **PLoS One**, v. 7, n. 4, p. e32573, 2012.

- KIRBY, W.; SPENCER, W. 1828. An introduction to Entomology: or elements of the natural history of insects. **Longman, Rees, Orme, Brown & Green**, London, 732 pp.
- KUMAR, P. G.; CARPENTER, J. M.; SURESHAN, P. M. A taxonomic review of the genus *Antepipona* de Saussure, 1855 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from India. **Zootaxa**, v. 4150, n. 5, p. 501-536, 2016.
- KUMPANENKO, A. *et al.* Functional morphology and evolution of the sting sheaths in Aculeata (Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 77, n. 2, p. 325-338, 2019.
- LANES, G. O. *et al.* Revisited morphology applied for systematics of flat wasps (Hymenoptera, Bethyridae). **Zootaxa**, v. 4752, n. 1, p. 1-127, 2020.
- LINNAEUS, C. von. Systema Naturae per regna tria naturae. Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. **Editio**, v. 1, n. 10, p. 823, 1758.
- MACALINTAL, E. A.; STARR, C. K. Comparative morphology of the stinger in the social wasp genus *Ropalidia* (Hymenoptera: Vespidae). **Mem Entomol Soc Wash**, v. 17, p. 108-115, 1996.
- MASCHWITZ, U. W. J.; KLOFT, W. Morphology and function of the venom apparatus of insects- bees, wasps, ants, and caterpillars. Bucherl, W. **Venomous Animals and Their Venoms**, 1971.
- MASON, W.R. M.; HUBER, J.T.; FERNÁNDEZ, F. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. (Orgs.), El orden Hymenoptera. In: **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología, 2006. p. 1-6.
- MATSUDA, R. Morphology and Evolution of the Insect Abdomen with Especial Reference to Developmental Patterns and Their Bearings upon Systematic. **Pergamon Press**, Oxford; New York; Toronto; Sydney; Paris; Frankfurt, 1976.
- MATUSHKINA, N. Sting microsculpture in the digger wasp *Bembix rostrata* (Hymenoptera, Crabronidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 21, p. 41, 2011.
- MATUSHKINA, N.A., STETSUN, H.A. Morphology of the sting apparatus of the digger wasp *Oxybelus uniglumis* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Crabronidae), with emphasis on intraspecific variability and behavioural plasticity. **Insect Syst. Evol.** 47, 247e362, 2016.
- MELO, G. A. R.; AGUIAR, A. P.; GARCETE-BARRETT, B. R. Hymenoptera. In: RAFAEL, J. A; MELO G. A. R; CARVALHO, C. J. B.; CASARI, S. A.; CONSTANTINO, R. (Orgs.). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto: Ed. HOLOS, 2012. p. 553-612.

MICHENER, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 82, p.151-326, 1944.

MICHENER, C. D. **The Bees of the World**. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA, 913 pp, 2000.

NAJEER, S.; KHADRI, N. **Comparative Sting Morphology of Aculeate Hymenoptera**. 2014. Tese de Doutorado. University of Agricultural Sciences, GKVK.

NEWELL, A. G. The comparative morphology of the genitalia of insects. Tese de Doutorado, **University of Illinois**, 1916.

NIEVES-ALDREY, J. L.; FONTAL-CAZALLA, F. M. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera. **Bol. SEA**, v. 26, p. 459-474, 1999.

OESER, R., 1961, Vergleichend-morphologische Untersuchungen über den Ovipositor der Hymenopteren. **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin**, v. 37, p. 3-119.

OLIVEIRA, L. A. de. *et al.* A phylogenetic investigation of the Neotropical genus *Alphamenes* van der Vecht, 1977 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Revista Brasileira de entomologia**, v. 63, p. 73-79, 2019.

OLIVEIRA, L.A. de *et al.* Contributions to the taxonomy of *Minixi* Giordani Soika and *Alphamenes* Van der Vecht (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae), with an identification key to the species of the latter. **Zootaxa**, v. 4317, n. 3, p. 530-540, 2017.

PACKER, L., 2003, Comparative morphology of the skeletal parts of the sting apparatus of bees (Hymenoptera: Apoidea). **Zool J Linn Soc.**, v. 138, p. 1-32.

PERRARD, A.; GRIMALDI, D.; CARPENTER, J. M. Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. **Systematic Entomology**, v. 42, n. 2, p. 379-386, 2017.

PETERS, R. S. *et al.* Evolutionary history of the Hymenoptera. **Current Biology**, v. 27, n. 7, p. 1013-1018, 2017.

PICKETT, K. M.; CARPENTER, J. M. Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 68, n. 1, p.3-33, 2010.

PIEKARSKI, P. K. *et al.* Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). **Molecular biology and evolution**, v. 35, n. 9, p. 2097-2109, 2018.

POORE, D. M. Comparative study of the lancets and sheaths of some aculeate Hymenoptera. **Bulletin of the Southern California Academy of Sciences**, v. 73, p. 42-47, 1974.

PORTO, D. S.; MELO, G. A.; ALMEIDA, E. A. Clearing and dissecting insects for internal skeletal morphological research with particular reference to bees. **Revista Brasileira de entomologia**, v. 60, n. 1, p. 109-113, 2016.

PRENTICE, M. A. The comparative morphology and phylogeny of apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea). **University of California, Berkeley**, 1998.

RADOVIC, I. T.; HURD, P. Skeletal parts of the Sting Apparatus of selected species in the family Andrenidae. **PROC. ENTOMOL. SOC. WASH**, v. 82, n. 4, p. 562-567, 1980.

RASNITSYN, A. P. An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). **Oriental Insects**, v. 22, n. 1, p. 115-145, 1988.

RICHARDS, O. W. Hymenoptera, introduction and key to families. Handbooks for the identification of British insects. **Royal Entomological Society of London**, London, v. 6, 2 ed., 100 pp, 1977.

ROBERTSON, P. L. A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. **Australian Journal of Zoology**, v. 16, n. 1, p. 133-166, 1968.

RONQUIST, F.; NORDLANDER, G. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera: Ibaliidae). **Entomologica Scandinavica**, Supplement, v.33, p.1-60, 1989.

SADLER, E. A.; PITTS, J. P.; WILSON, J. S. Stinging wasps (Hymenoptera: Aculeata), which species have the longest sting?. **PeerJ**, v. 6, p. e4743, 2018.

SARMIENTO, C. E.; CARPENTER, J. M. Familia Vespidae. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, p. 539-556, 2006.

SCHMIDT, J. O. **The sting of the wild**. Johns Hopkins University Press, 2016.

SCHROTTKY, C. Himenopteros de Catamarca. **Anales de la Sociedad Científica Argentina**, v. 68, p. 233-272, 1909.

SCUDDER, G. G. E. The comparative morphology of the insect ovipositor. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, v. 113, n. 2, p. 25-40, 1961.

SELIS, M. A new species of *Minixi* Giordani Soika, 1978 from Argentina (Hymenoptera Vespidae, Eumeninae). **Linzer Biol. Beitr.**, v. 49, n. 1, p. 687-690, 2017.

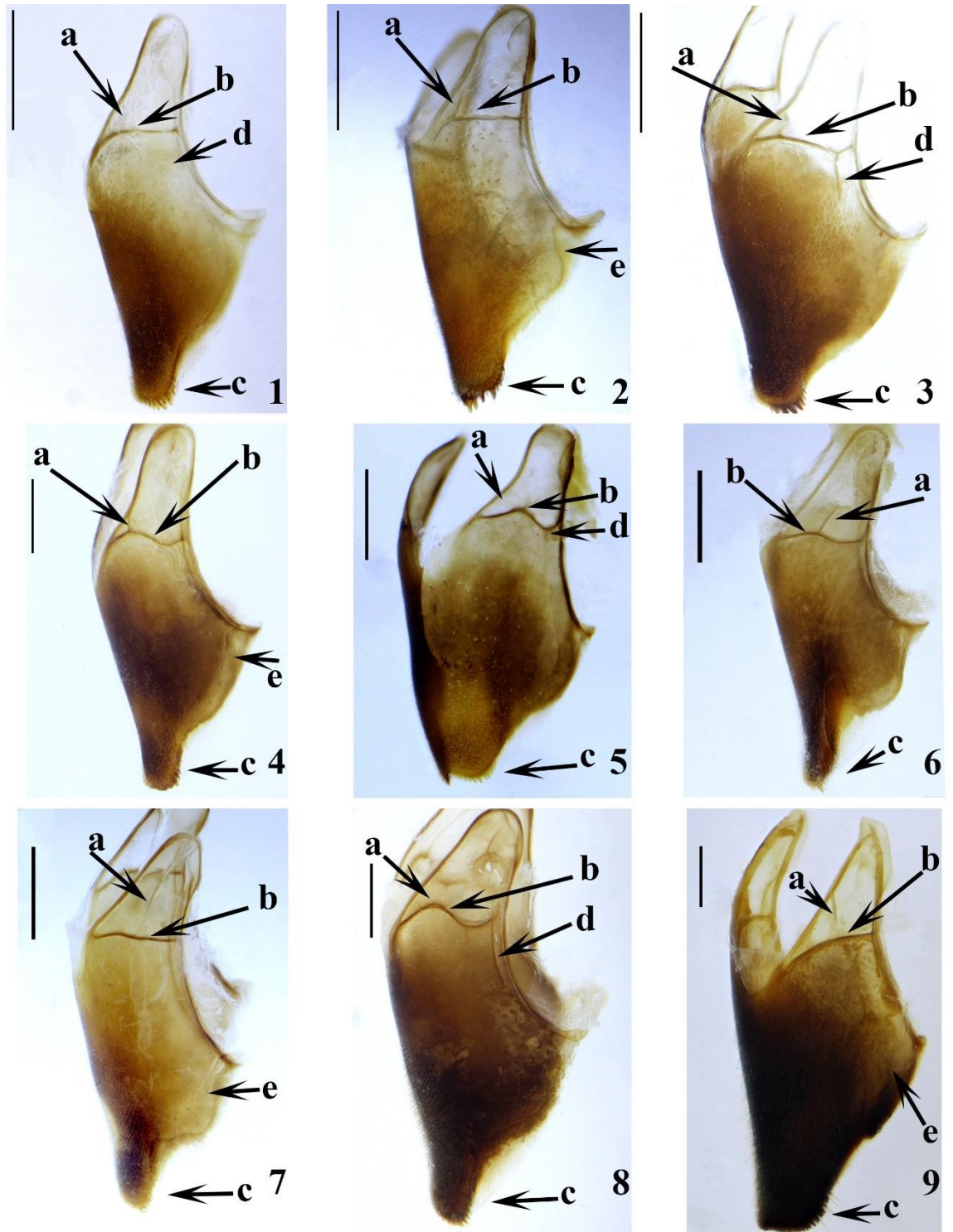
SHARKEY, M. J. *et al.* Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. **Cladistics**, v. 28, n. 1, p. 80-112, 2012.

SHARKEY, M. J. Morphology and terminology. **Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**, p. 19-37, 1997.

- SHARKEY, M. J., 2007, Phylogeny and Classification of Hymenoptera. Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. **Zootaxa**, v. 1668, p. 1–766, 2007.
- SILVA, M. da, NOLL, F. B.; CARPENTER, J. M., 2014, The usefulness of the sting apparatus in phylogenetic reconstruction in Vespids, with emphasis on the Epiponini: more support for the single origin of eusociality in the Vespidae. **Neotrop. Entomol.**, v. 43, (2)134-142.
- SILVEIRA, O.; SILVEIRA, A. Comparative morphology of skeletal parts of the sting Apparatus in Neotropical Polistinae social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Sociobiology**, v. 25, n. 2, p. 295-327, 1994.
- SMITH, E. L. Evolutionary morphology of the external insect genitalia. 2. Hymenoptera. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, v. 63, p. 1-27, 1970.
- SNODGRASS, R. E. 1935. **Principles of insect morphology**. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York & London 667 pp.
- SNODGRASS, R. E. **Anatomy of the honey bee**. Ithaca: Cornell University Press, 1956.
- SPRADBERY, J. P. Wasps. **An account of the biology and natural history of social and solitary wasps**, 1973.
- STARR, C. K. A simple pain scale for field comparison of hymenopteran stings. **Journal of Entomological Science**, v. 20, n. 2, p. 225-232, 1985.
- STARR, C. K. In reply, is the sting the thing? **Ann Entomol Soc Am.**, v. 82, p. 6-8, 1988.
- STETSUN, H. *et al.* Functional morphology of the sting in two digger wasps (Hymenoptera: Crabronidae) with different types of prey transport. **Arthropod structure & development**, v. 52, p. 100882, 2019.
- THOMSON, C. G. Hymenoptera scandinaviae. **Typis Expressit Fr. Berling**, v. 3 (*Vespa*, *Sphex* et *Mutilla* Lin.), p. 1-295, 1874.
- TOWNES, H.; GUPTA, V. Ichneumon-flies of America North of Mexico: 4 subfamily Gelinae, tribe Hemigasterini. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 2, p.1-305, 1962.
- VAN DER VECHT, J. Notes on American Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea). **Proceedings. Series C. Biological and medical sciences**, 1977.
- VILHELMSSEN, L. The ovipositor apparatus of basal Hymenoptera (Insecta): phylogenetic implications and functional morphology. *Zoologica Scripta*, v. 29, n. 4, p. 319-345, 2000.

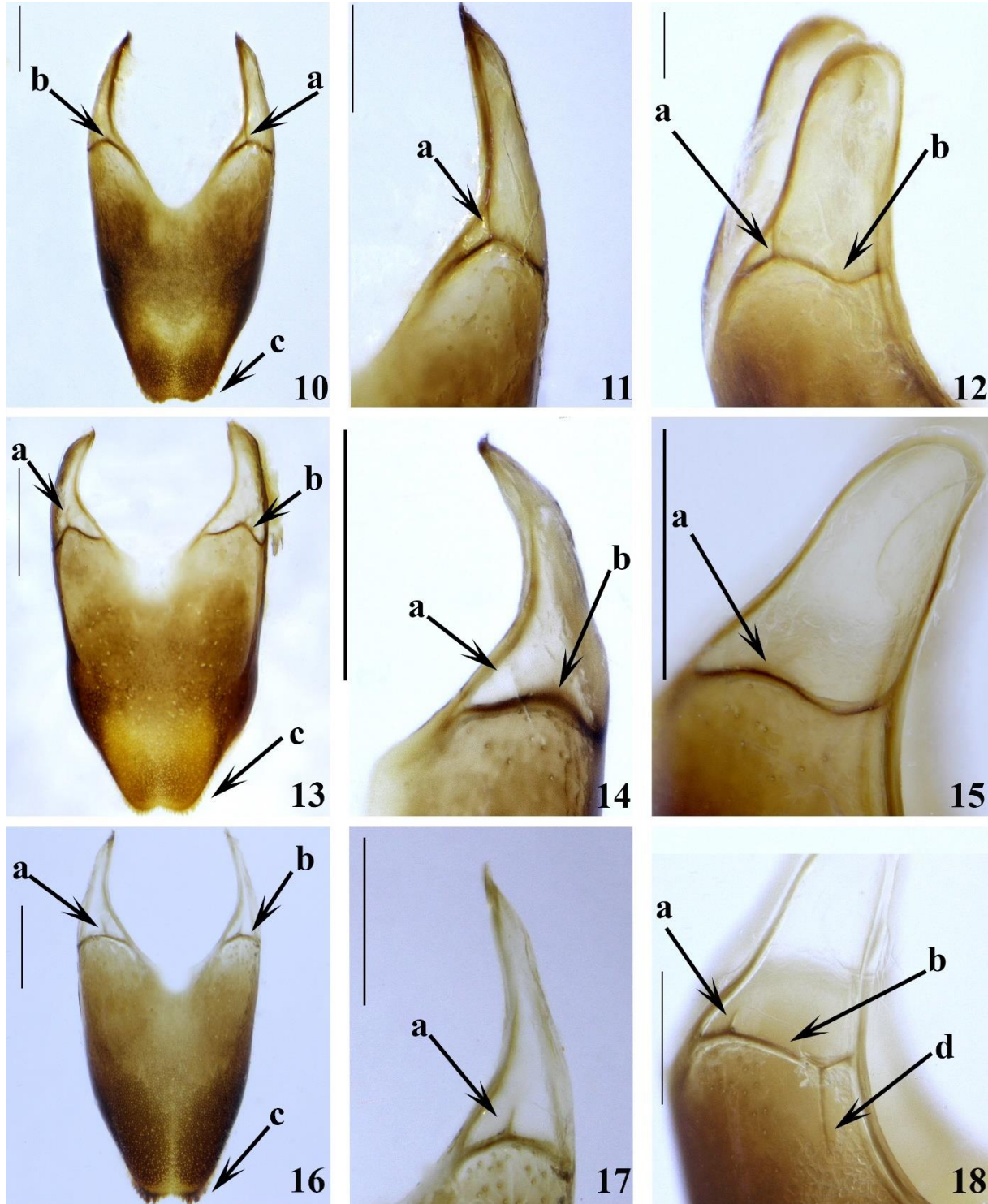
- VILHELMSSEN, L.; MIKO, I.; KROGMANN, L. Beyond the wasp-waist: structural diversity and phylogenetic significance of the mesosoma in apocritan wasps (Insecta: Hymenoptera). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 159, n. 1, p. 22-194, 2010.
- VON SCHULTHESS, A. Beiträge zur Kenntnis der Nortonia-Arten (Hym. Vesp.). **Zeitschrift für Systematische Hymenopterologie und Dipterologie**, 4, 270–283, 1904.
- WEST-EBERHARD, M. J.; CARPENTER, J. M.; HANSON, P. E. Familia Vespidae. Hanson P, Gauld L. Hymenoptera de la región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute**, p. 617-644, 2006.
- YODER, M. J. *et al.* A gross anatomy ontology for Hymenoptera. **PloS one**, v. 5, n. 12, p. e15991, 2010.
- YODER, M. J. Revision of the North American species of the genus *Entomacis* (Hymenoptera: Diapriidae). **The Canadian Entomologist**, v. 136, n. 3, p. 323-405, 2004.
- ZAVATTARI, E. Beiträge zur Kenntnis der Hymenopterenfauna von Paraguay. **Zoologische Jahrbucher**, v. 31, p. 39–58, 1911.
- ZHAO, Zi-Long *et al.* Structures, properties, and functions of the stings of honey bees and paper wasps: a comparative study. **Biology open**, v. 4, n. 7, p. 921-928, 2015.
- ZOMBORI, L.; STEINMANN, H. **Dictionary of insect morphology**. W. de Gruyter, 1999.

Apêndice I: Figuras



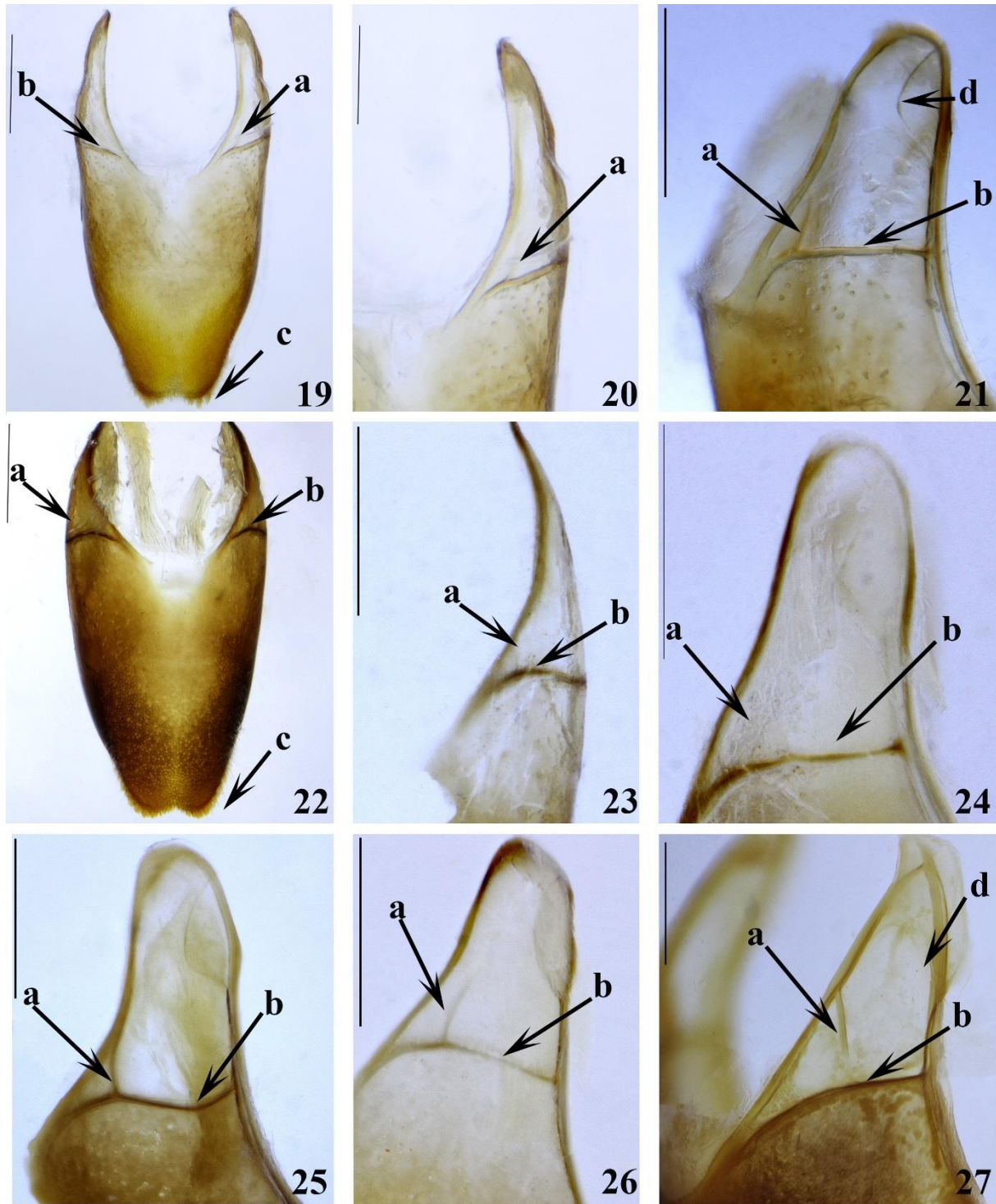
Figuras. 1 – 9. Esterno metassomal 6 (S6) das fêmeas, superfície lateral. 1. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); 2. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); 3. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; 4. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); 5. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); 6. *Alphamenes campanulatus*; 7. *Pachymenes picturatus*; 8. *Pachymenes ater*; 9. *Monobia angulosa*. (a) carena longiesterno distal superior (b) carena transesternal mediana; (c) ápice do S6, denticulos; (d) carena longiesterno distal inferior; (e) carena lateroesternal. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



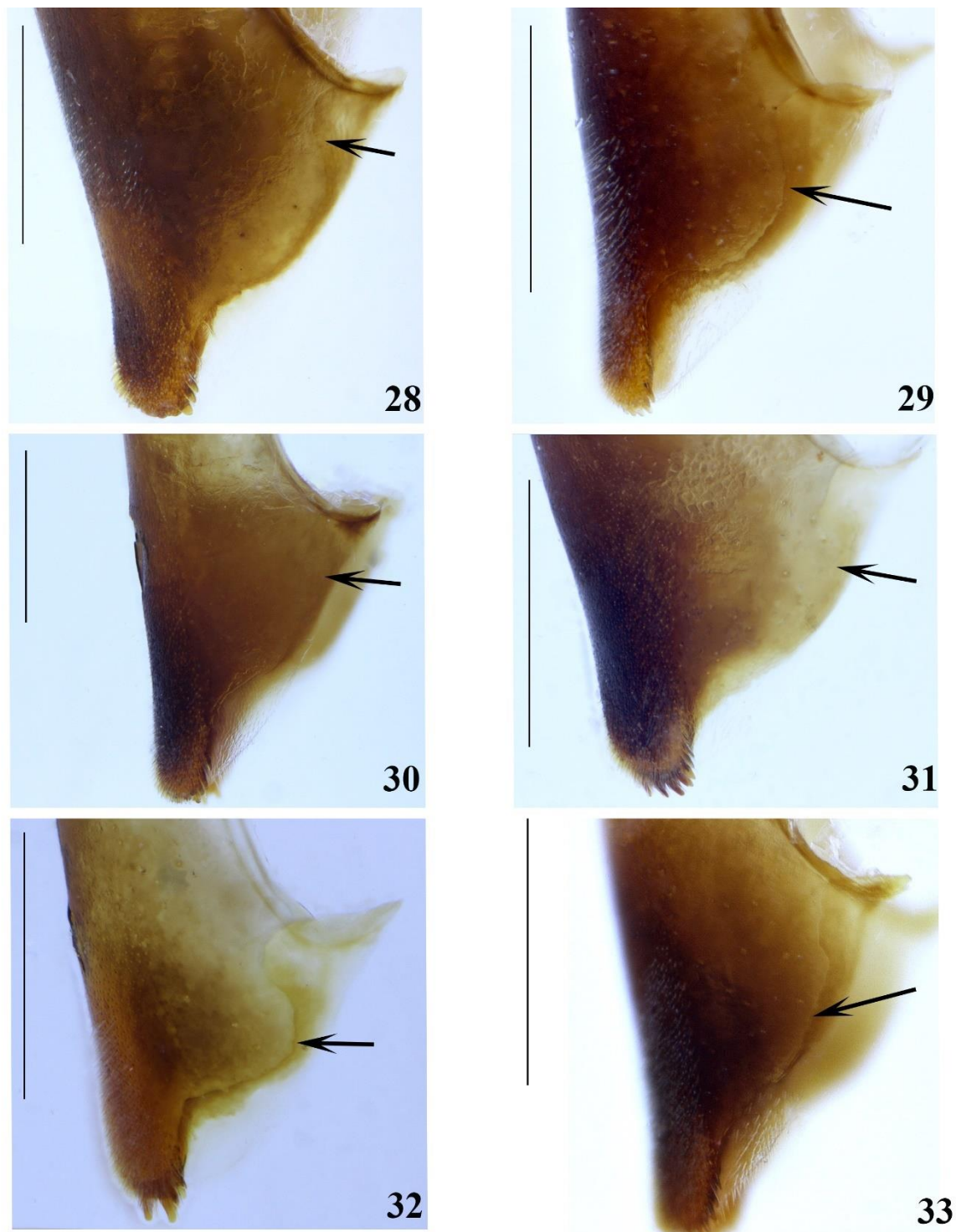
Figuras. 10 – 18. Esterno metassomal 6 (S6) das fêmeas. Figs. 10-11, 13-14, 16-17: visão dorsal; Figs. 12, 15 e 18: visão lateral. Figs. 10-12. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Figs. 13-15. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); Figs. 16-18. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; ((a) **carena longiesterno distal superior** (b) **carena transesternal mediana**; (c) **ápice do S6, denticulos**; (d) **carena longiesterno distal inferior**; (e) **carena lateroesternal**. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



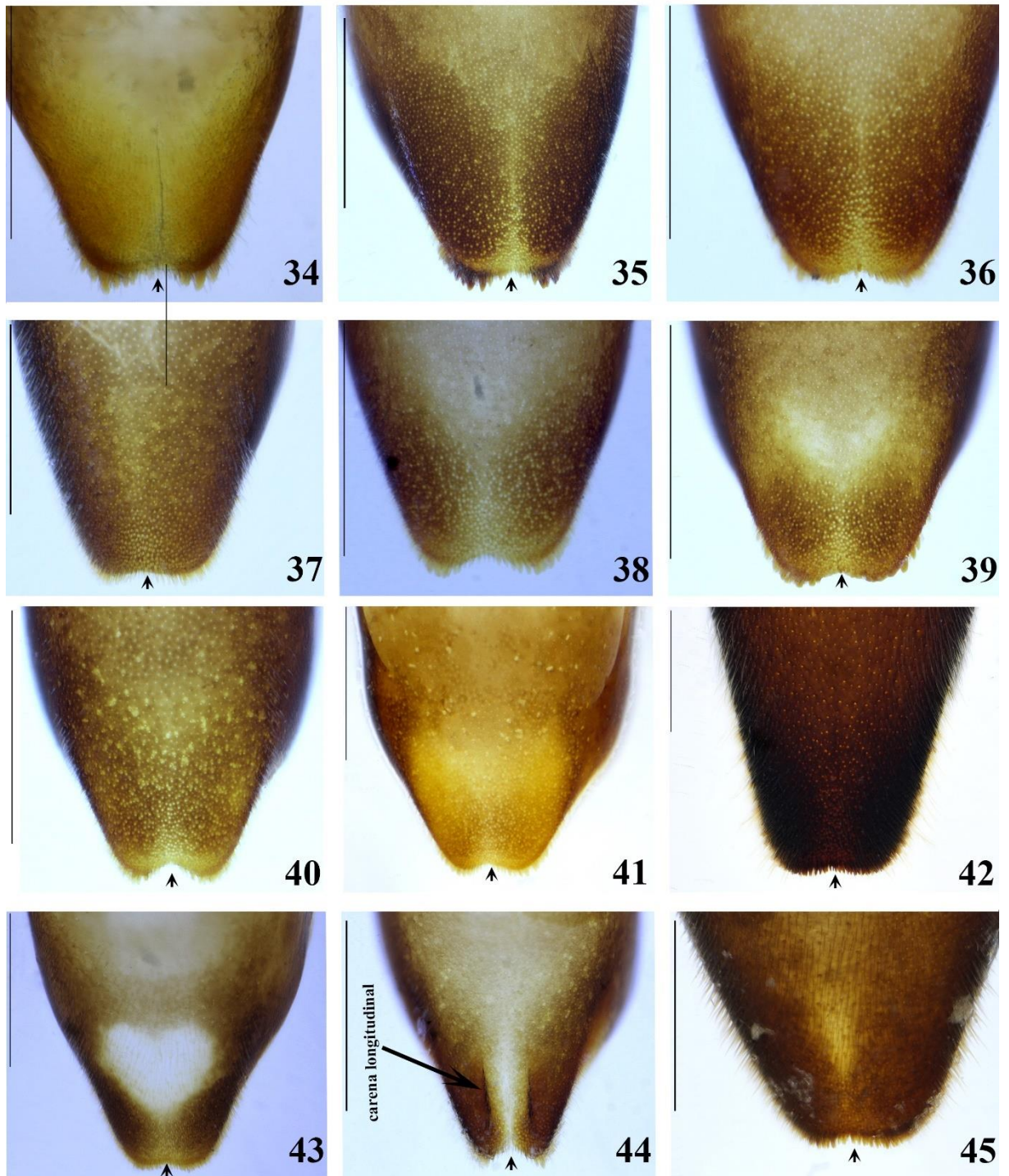
Figuras. 19 – 27. Esterno metassomal 6 (S6) das fêmeas. Figs. 19-20, 22-23: visão dorsal; Figs. 21, 24-27: visão lateral. Figs. 19-21. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Figs. 22-24. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); Fig. 25. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); Fig. 26. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); Fig. 27. *Monobia angulosa* (a) **carena longiesterno distal superior** (b) **carena transesternal mediana**; (c) ápice do S6, dentículos; (d) **carena esternolongitudinal**. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



Figuras. 28 – 33. Esterno metassomal 6 (S6) das fêmeas, visão lateral: localização da **carena lateroesternal** (setas) e forma dos denticulos ápice no S6. Fig. 28. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Fig. 29. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); Fig. 30. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); Fig. 31. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; Fig. 32. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Fig. 33. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875). Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



Figuras. 34 – 45. Esterno metassomal 6 (S6) das fêmeas, visão dorsal: cerdas e dentículos, setas indicam emarginação mediana. Fig. 34. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Fig. 35. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; Fig. 36. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); Fig. 37. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); Fig. 38. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); Fig. 39. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Fig. 40-41. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); Fig. 42. *Monobia angulosa*; Fig. 43. *Pachymenes picturatus*; Fig. 44. *Alphamenes campanulatus*; Fig. 45. *Pachymenes ater*. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).

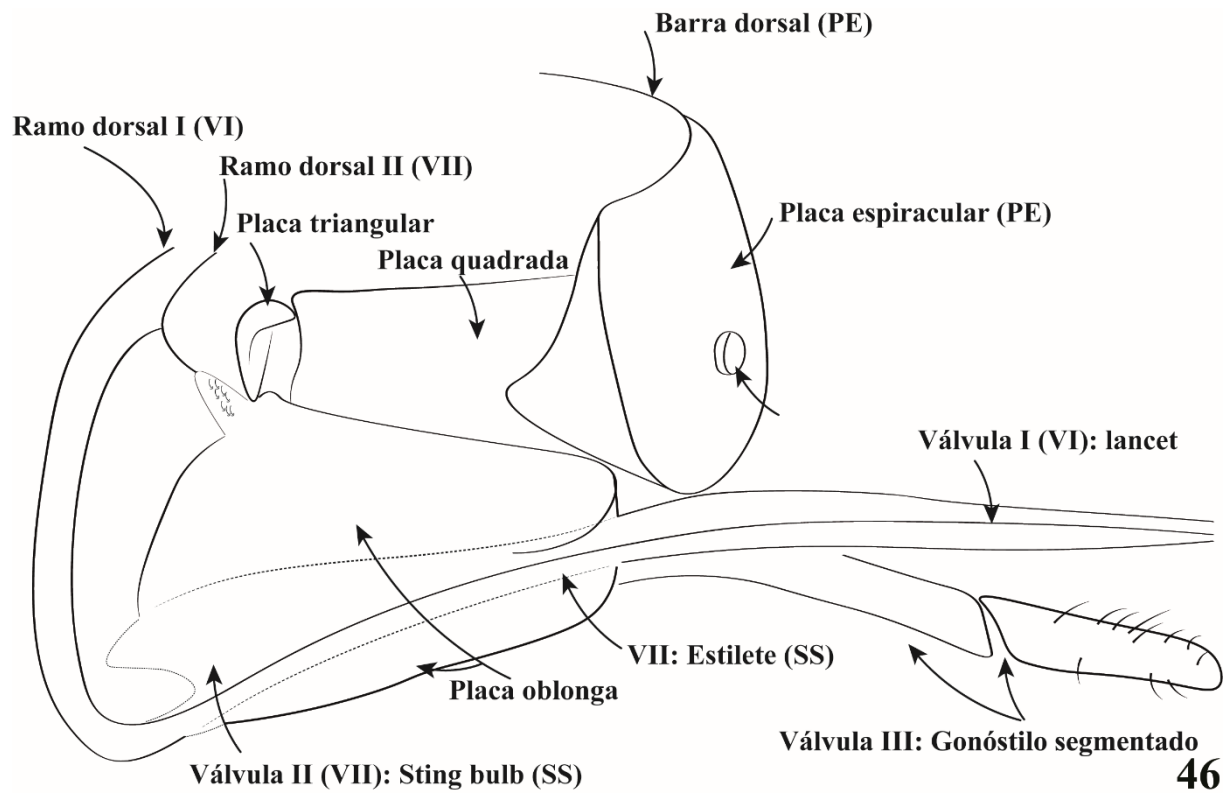
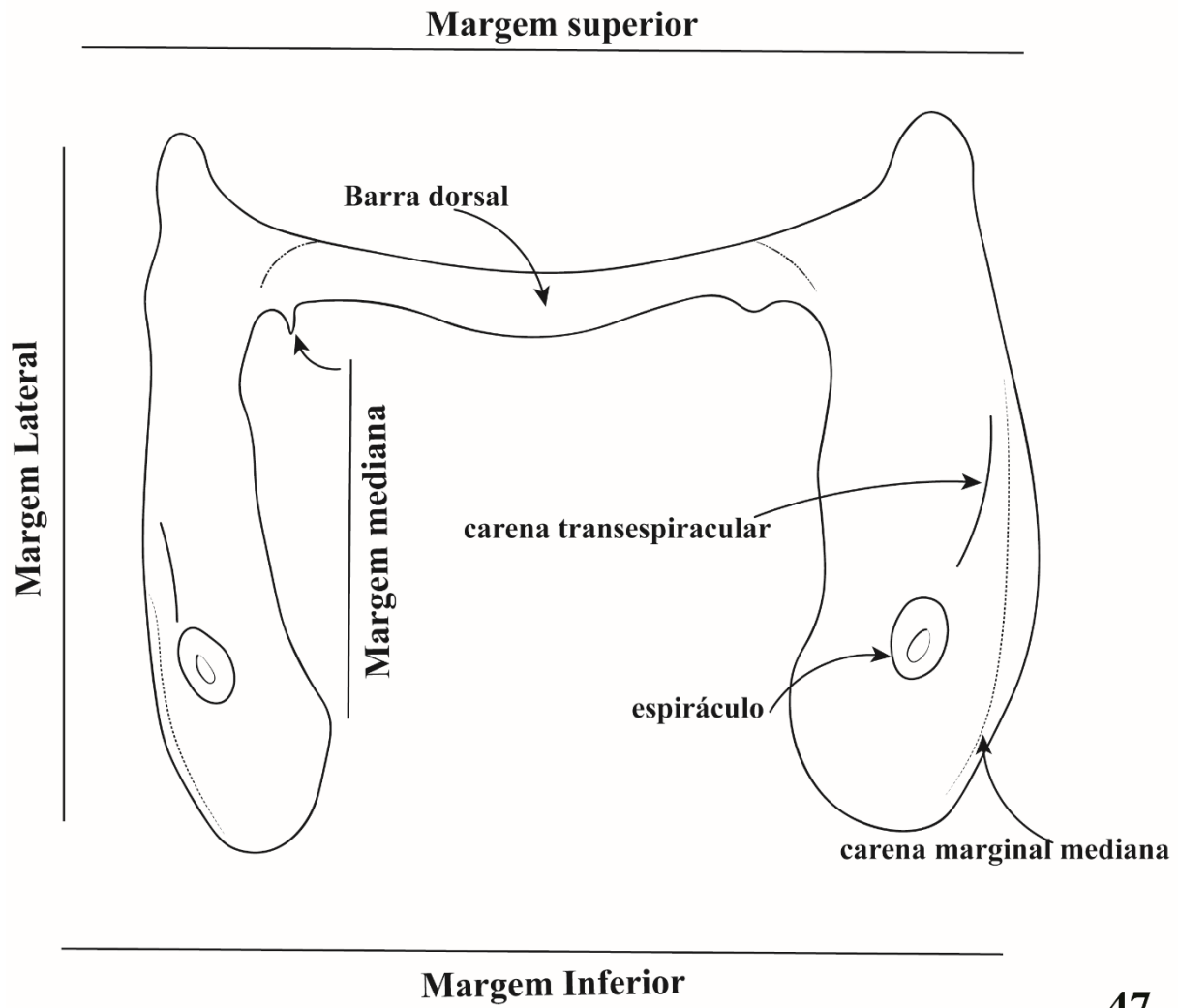


Figura 46. Representação esquemática externa do aparelho de ferrão e estruturas associadas de *Minixi* Giordani Soika, 1978.

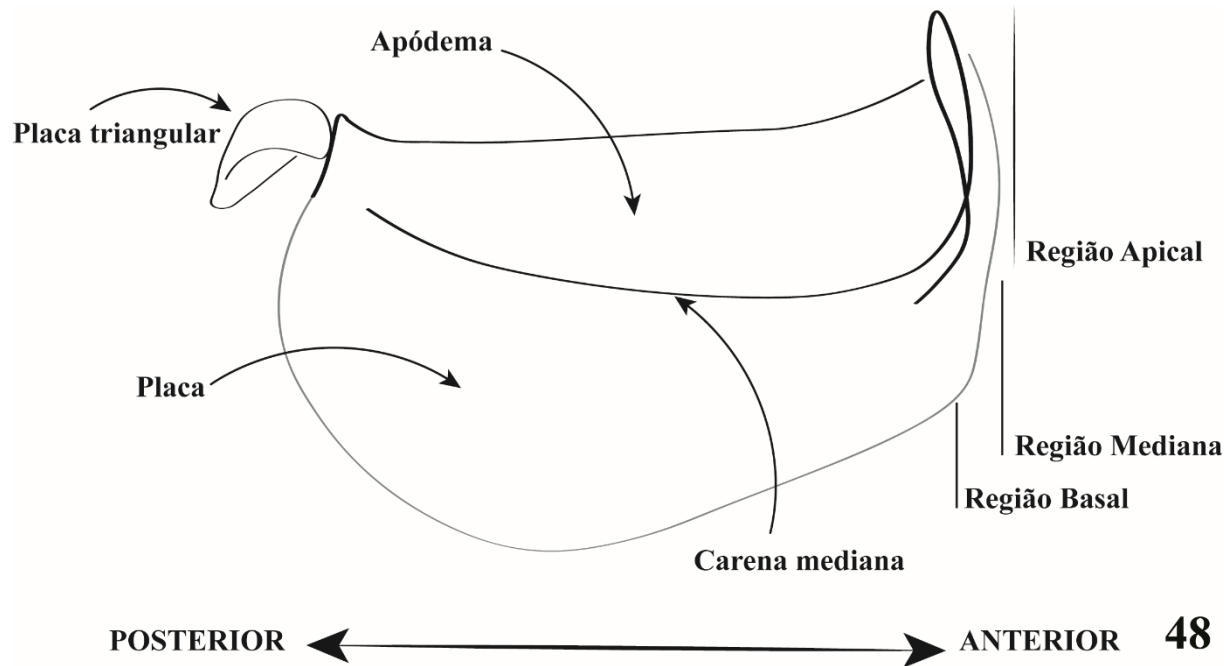
Fonte: Do autor (2022).



47

Figura 47: Placa espiracular de *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903), ilustrando as diferentes margens: **superior, inferior, mediana e lateral** indicadas no texto e as regiões.

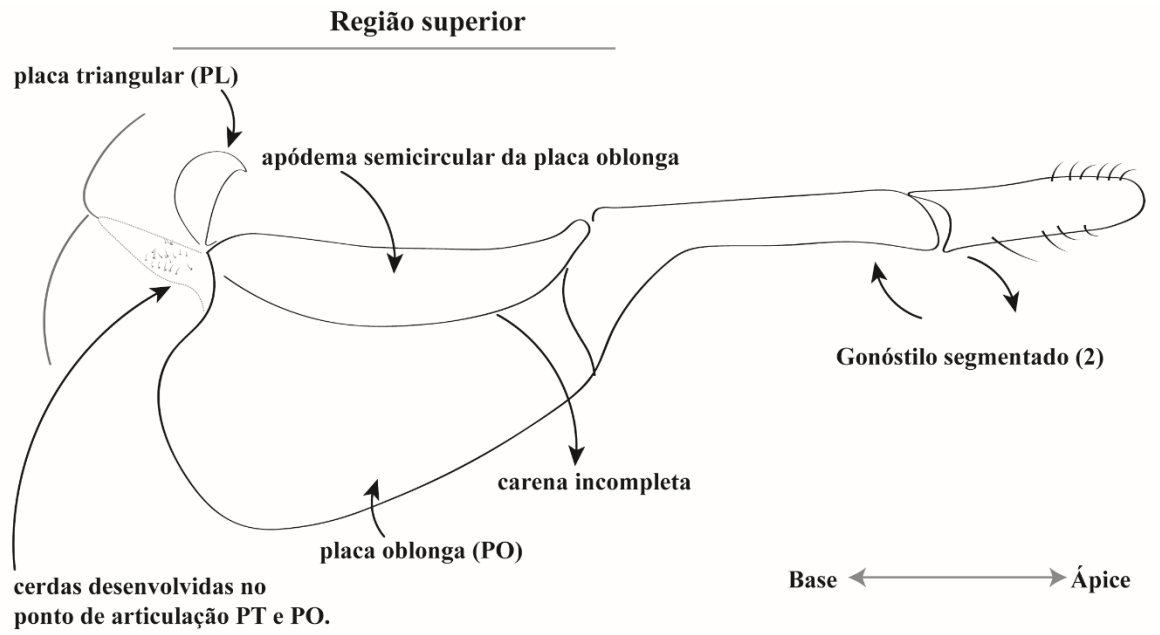
Fonte: Do autor (2022).



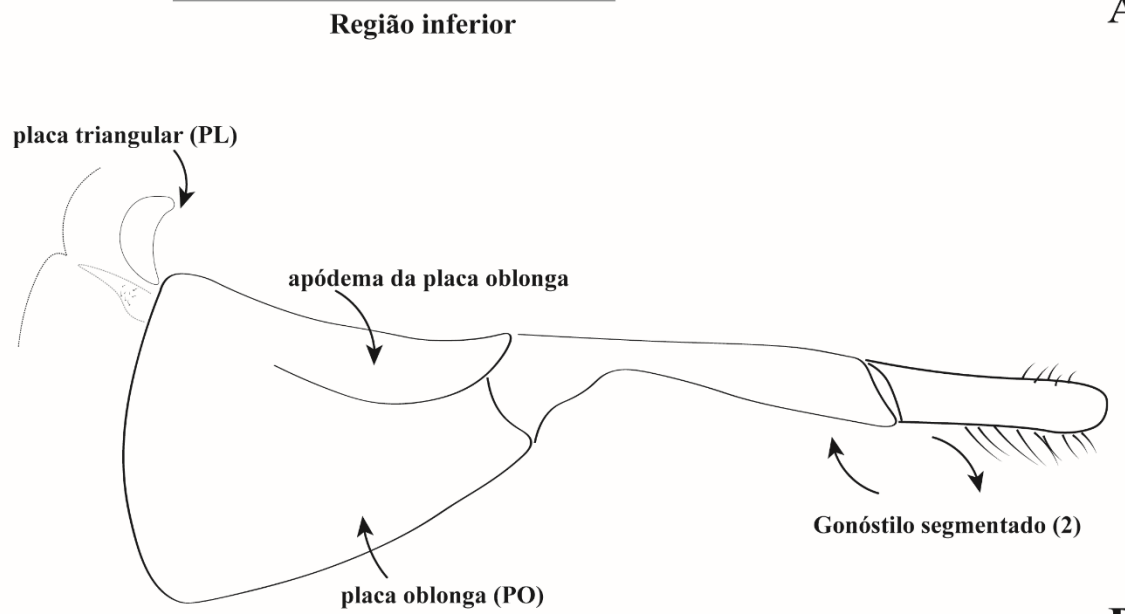
48

Figura 48: Placa quadrada e placa triangular (valvífero II) de *Minixi suffusum* (Fox, 1899) ilustrando as **regiões apical, mediana e basal**, propostas neste trabalho para a placa quadrada, bem como a orientação das regiões no texto, áreas e forma geral da placa triangular.

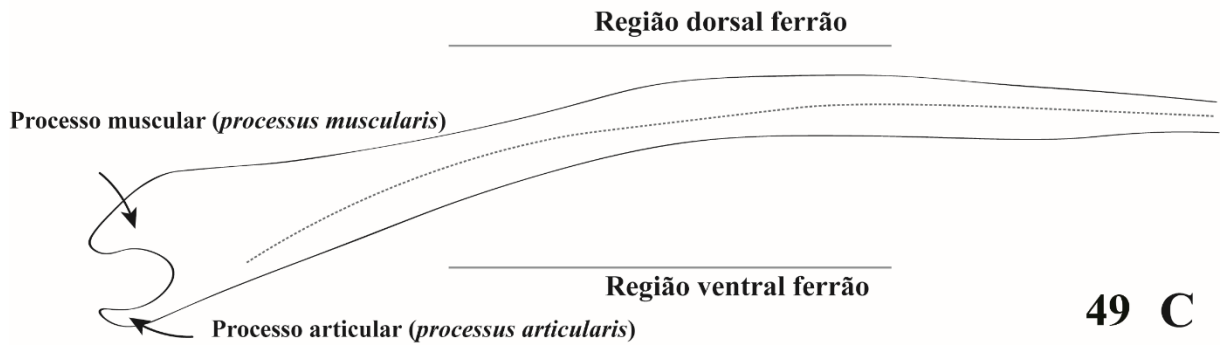
Fonte: Do autor (2022).



A



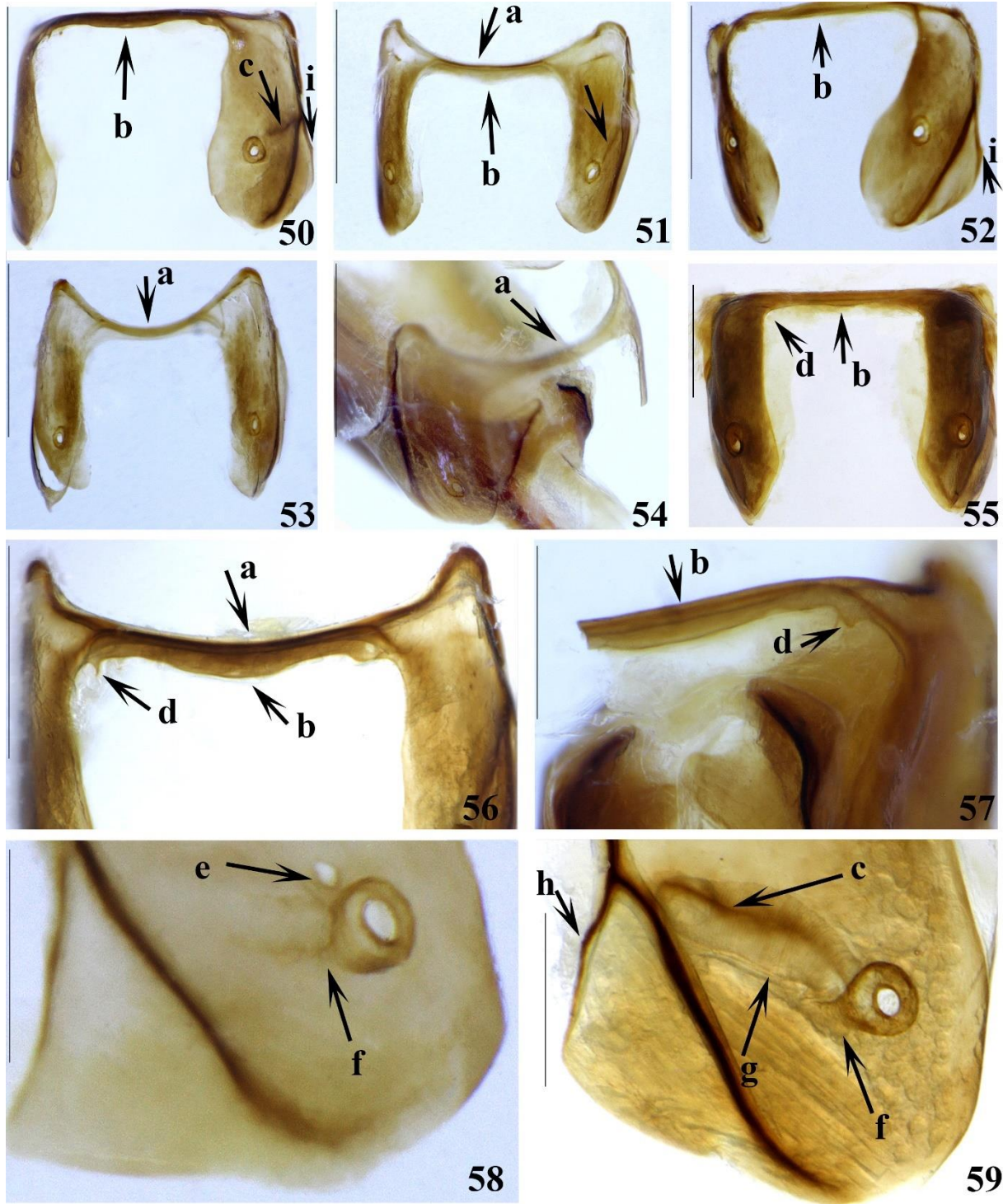
B



49 C

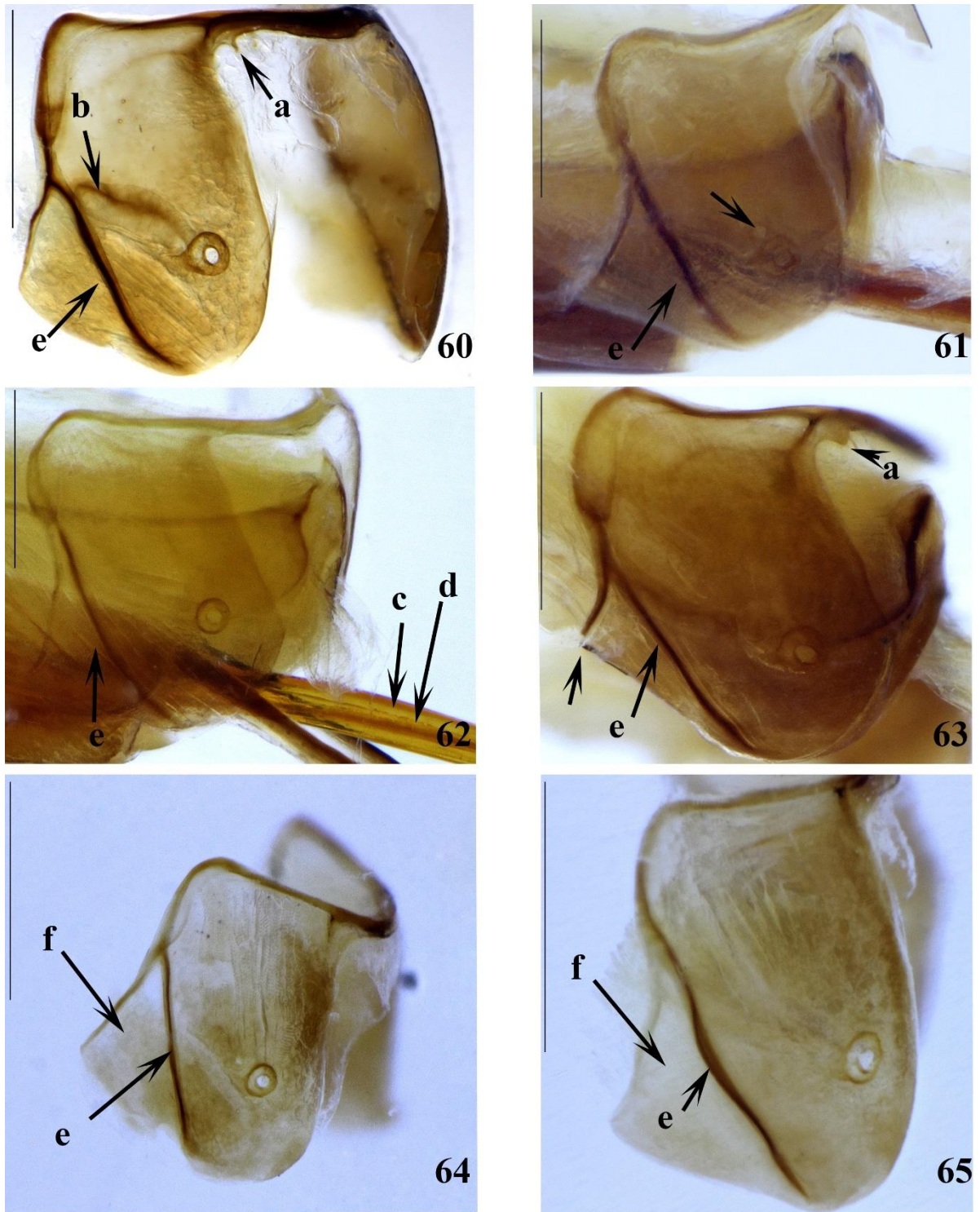
Figura 49: A-B: Placa Oblonga (Valvífero II); **C:** Final do aparelho de ferrão: setas indicam o local dos processos articular e muscular. Fig. 47 e 49: *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875; Fig. 48. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016.

Fonte: Do autor (2022).



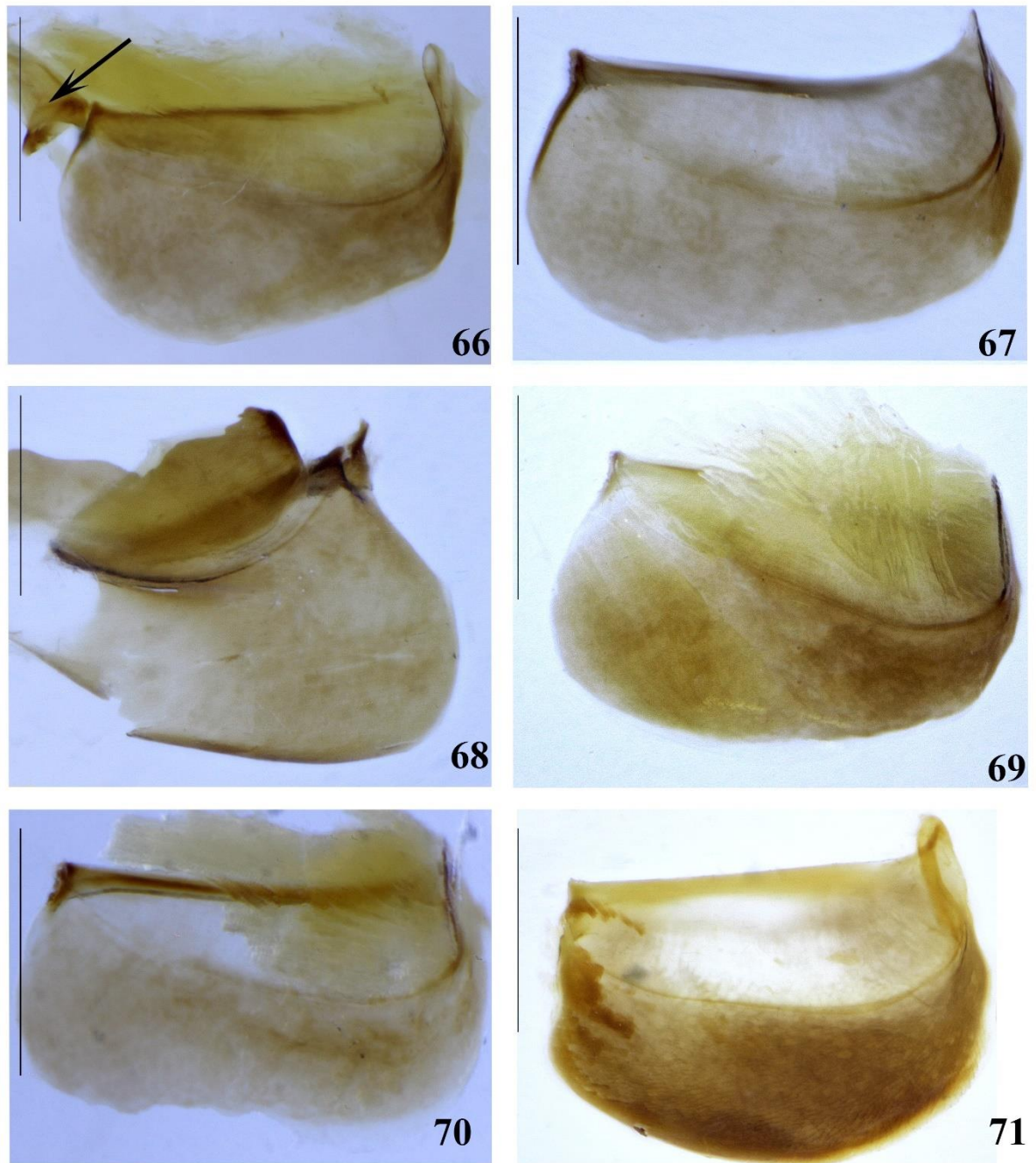
Figuras. 50 – 59. Placa espiracular, visão dorsal. Fig. 50, 56 e 59. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Fig. 51. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; Fig. 52. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); Fig. 53. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Fig. 54. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); Fig. 55. *Monobia angulosa*; Fig. 57. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); Fig. 58. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911). (a) forma geral da placa espiracular (“U” alongado); (b) barra dorsal (c) **carena transespiracular**; (d) projeção lateral da barra dorsal (e) abertura acima do espiráculo; (f) apódema (g) traqueia em forma de “tornado”; (h) processo lateral; (i) processo lateral projetado. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



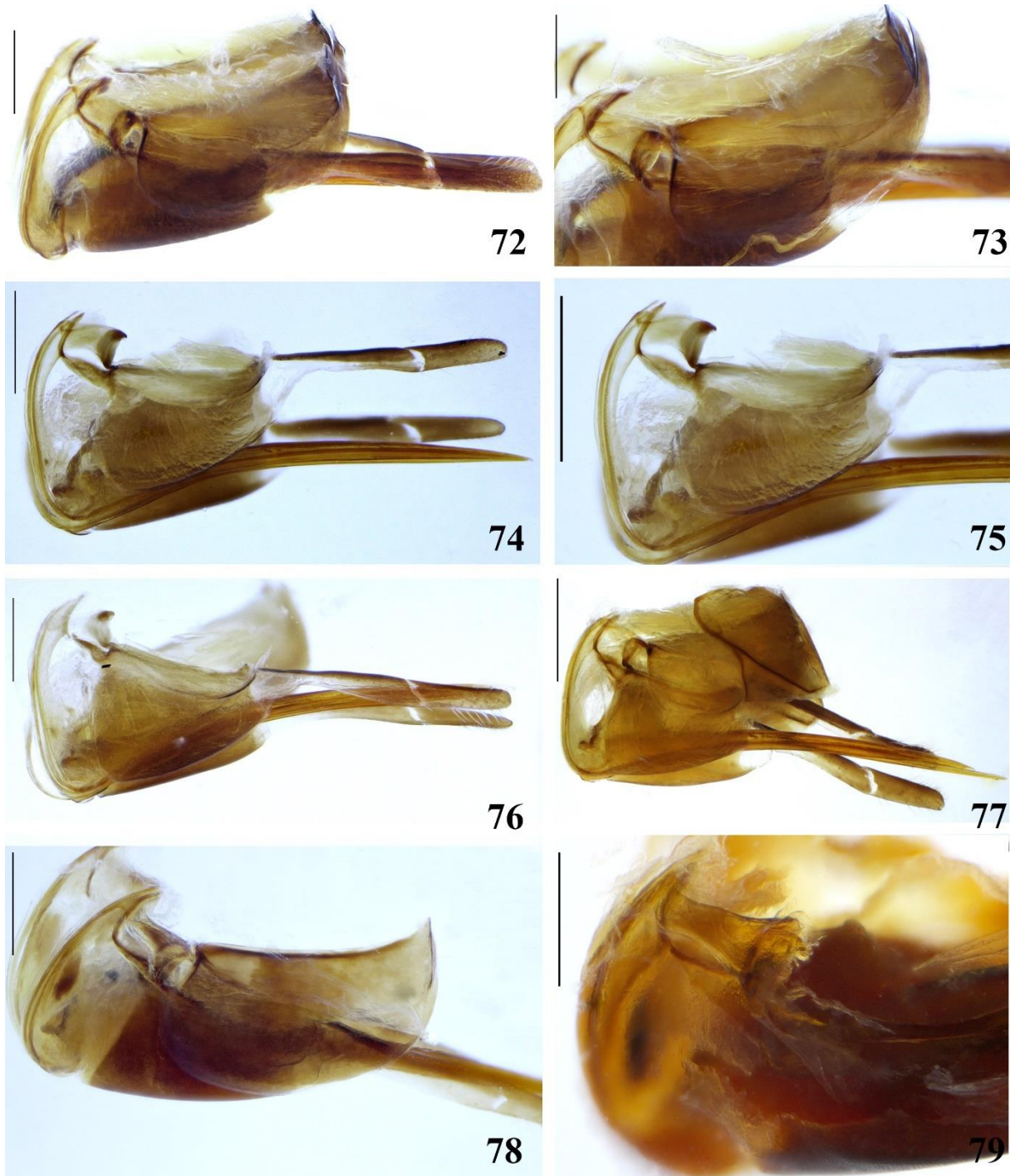
Figuras. 60 – 65. Placa espiracular, visão lateral. Fig. 60. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Fig. 61. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911); Fig. 62. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); Fig. 63. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); Fig. 64. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Fig. 65. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016. (a) projeção lateral da barra dorsal; (b) **carena transespiracular**; (c) válvula II (estilete); (d) válvula I (lancet); (e) **carena marginal mediana**; (f) “*lateral lamella*”, área triangular. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



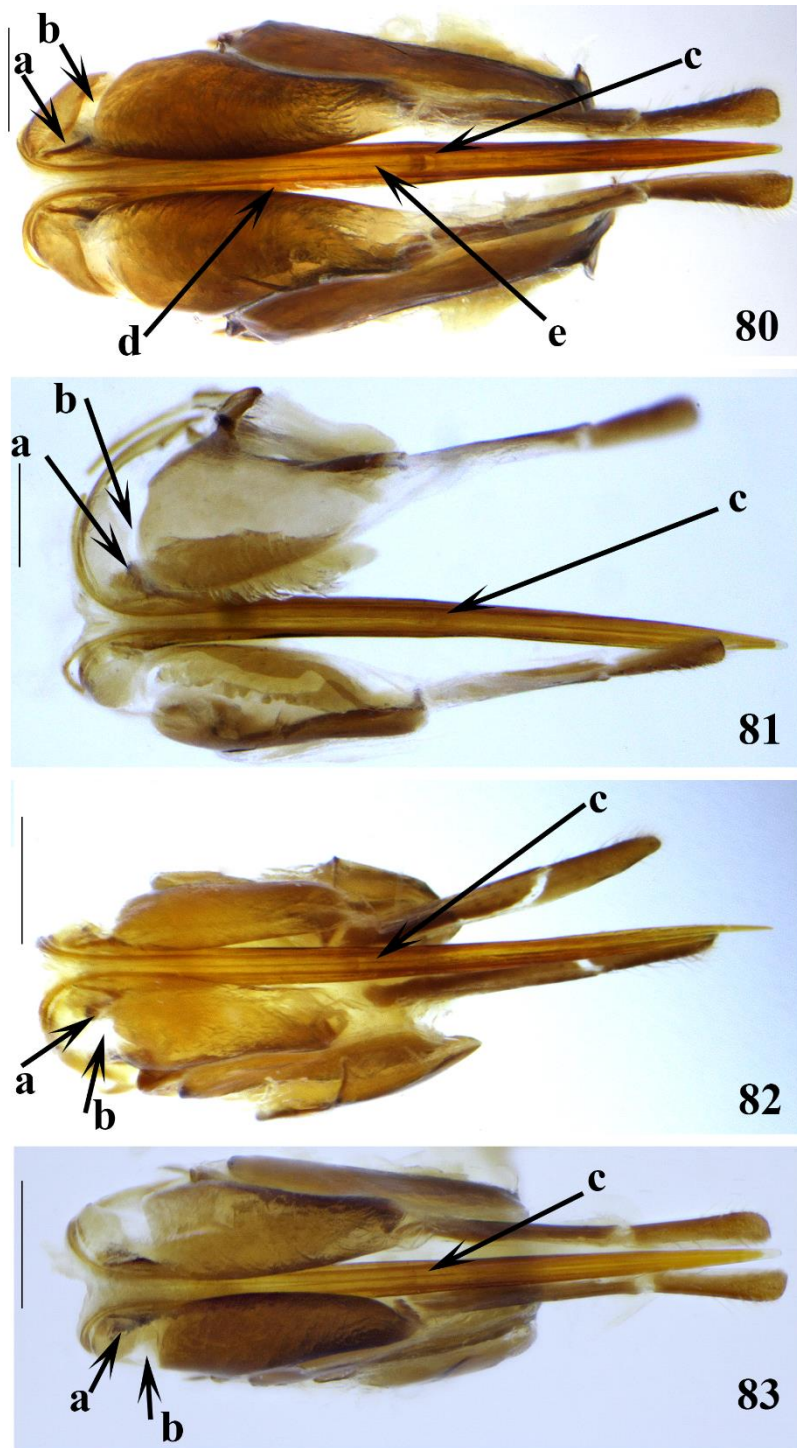
Figuras. 66 – 71. Placa quadrada: forma geral e carenas. Fig. 66-67. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); Fig. 68. *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909); Fig. 69. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; Fig. 70. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Fig. 71. *Monobia angulosa*. Fig. 66: seta indica a placa triangular (valvífero I): Seta indica a placa triangular (= valvífero I). Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



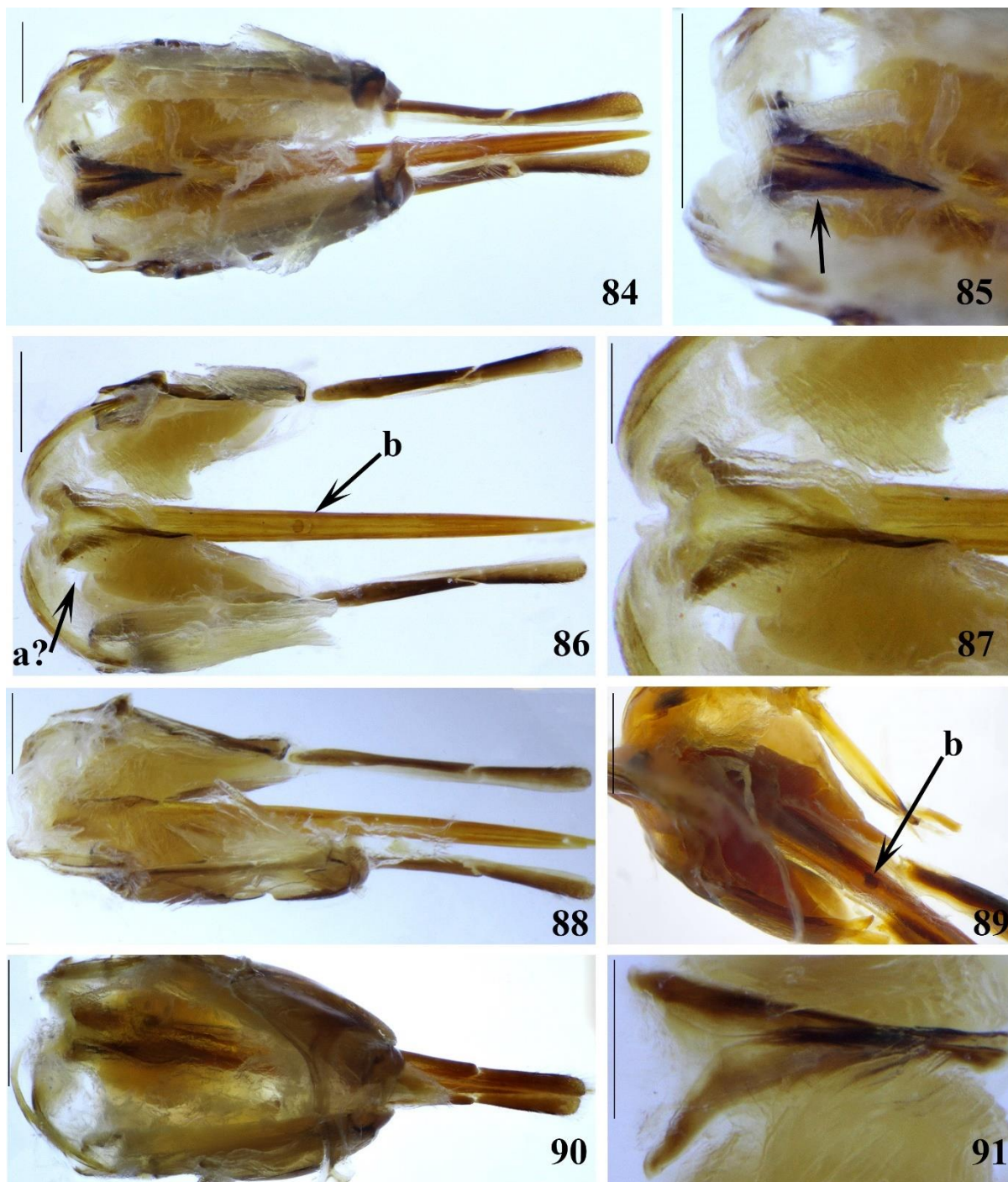
Figuras. 72– 79. Aparelho de ferrão e estruturas associadas: visão lateral. Fig. 72-73. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Fig. 74-75. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); Fig. 76. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; Fig. 77. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); Fig. 78.; Fig. 78. *Pachymenes picturatus*; Fig. 79. *Monobia angulosa*. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



Figuras. 80 – 83. Aparelho de ferrão e estruturas associadas: visão ventral. Fig. 80. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Fig. 81. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Fig. 82. *Minixi sumichrasti* (de Saussure, 1875); Fig. 83. *Minixi tricoloratum* (Zavattari, 1911). (a) par articular; (b) incisura postarticular; (c) **abertura mediana ventral**; (d) válvula II (sting shaft); (e) válvula I (lancet). Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).



Figuras. 84 – 91. Aparelho de ferrão e estruturas associadas: visão dorsolateral do aparelho de ferrão, furcula, gonóstilo e válvulas. Fig. 84-85. *Minixi arechavaletae* (Brèthes, 1903); Fig. 86-87. *Minixi brasilianum* (de Saussure, 1875); Fig. 88. *Minixi mariachii* Hermes & Oliveira, 2016; Fig. 89. *Monobia angulosa*; Fig. 90. *Minixi suffusum* (Fox, 1899); Fig. 91. Fúrcula de *Minixi joergenseni* (Schrotthy, 1909). (a?) possível local da *incisura praearticular*; (b) **abertura mediana ventral**. Barra de escala para as figuras= 1mm.

Fonte: Do autor (2022).

Apêndice II: dados das etiquetas dos espécimes examinados de *Minixi Giordani* Soika, 1978 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)

Nota: (‘ ’ indicam etiquetas diferentes e \ indicam diferentes linhas das etiquetas)

Minixi arechavaletae (Brèthes, 1903)

Argentina, Buenos Aires: one female (AMNH), ‘ARG. – B. AIRES\ MORENO-XII. 71\ FRITZ col.’ ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brethes)♀\ Fritz det. 89’ (partially handwritten label). **Argentina, Corrientes:** one female (AMNH), ‘ARG. – CORRIENTES/ ITUZAINGO\ Fritz – IX. 79’ ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brethes)♀\ Fritz det. 89’ (partially handwritten label); one male, (AMNH), ‘ARG. – CORRIENTES\ PELLEGRINI\ Fritz – X 11. 74’ ‘PACHYMENES\ ARECHAVALETAE\ ♂\ (BRETH.)\ M. A. Fritz det. 75’ (partially handwritten label). **Argentina, Entre Rios:** one female (AMNH), ‘ARG. – E. RIOS\ Liebig\ Zelich’; one female (AMNH), ‘ARG. – E. RIOS\ PALMAR COLON\ ZELICH COL. -1.74’ (handwritten label) ‘PACHYMENES ♀\ ARECHAVALETAE\ (BRETH.)\ M. A. Fritz det. 75’ (partially handwritten label); one male (AMNH), ‘ARG. – E. RIOS\ SALTO GRANDE\ FRITZ\ - 4.78’ (handwritten label) ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brethes)♂\ Fritz det. 89’ (partially handwritten label). **Brazil, Amazonas:** one female (HYMSJRP), ‘BRAZIL, AM, Manaus,\ Reserva F. Adolpho Ducke\ 04- 11. x. 2010\ Somavilla, A., et al. Leg.’ ‘Grade do PPBio\ NS3 (L05/L06)\ Vespidae – Eumeninae’ ‘Pachyminixi\ Somavilla, A. 2011 (det.)’ (partially handwritten label) ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ (Brèthes, 1903) ♀\ Y. C. Grandinete det. 2013’ ‘INPA0002’ (back of the label). **Brazil, Paraná:** one female (CECUFLA), ‘Brazil, Paraná, Campo Magro\ 25° 20’ 52’’ S 49° 21’ 43’’ W\ 05. iv. 2008 – 1070 m\ P. C. Grossi col.’; one female (CEUFLA), ‘Brazil, PR, Tibagi\ P. E. Guartelá\ 02. XI. 2009 Grossi & Parizotto cols.’; one female (AMNH), ‘BRAZIL, PARANÁ:\ Vila Velha\ February 9, 1974’ ‘J. G. Rozen\ F. C Thompson\ J. S. Moure\ Collectors’ ‘Pachyminixi\ arechavaletae\ ♀ (Brethes)\ det. J. v. d. Vecht 1979’ (partially handwritten label); one male (CEUFLA), ‘Brazil, Paraná, São\ José dos Pinhais,\ Aeroporto, 19. i. 2005;\ Aguiar’; one female (CEUFLA), ‘Brazil, Paraná, 8 km ao\ S de Palmas, 1140m,\ 26°33’S 51°59’W,\ 20. Xi. 2009, G. Melo,\ K. Ramos & V. Kanamura’ ‘Pachyminixi ♀\ B. Garcete det. 2009’ (partially handwritten label); one male (CEUFLA), ‘Brazil, PR, Tibagi\ P. E. Guartelá\ 02. XI. 2009 Grossi & Parizotto

cols.'. **Brazil, São Paulo:** two females (CEUFLA), 'Brazil, SP, 10 Km a SW\ de S. J. Barreiro, Serra\ da Bocaina, 1560m,\ 22. 721°S 44.625°W,\ 24. x. 2011. M. G. Hermes'; one female (AMNH), 'BRAZIL- S. P. – 11.57\ CAMPOS do JORDAO' (handwritten label) 'Pachymenes\ arachevaetae\ Br\ Giordani Soika det. 1972' (partially handwritten label); one male (CEUFLA), 'BOCAINA – SP\ RECANTO DA FLORESTA\ 23/ x / 2011\ G. A. R. Melo' (handwritten label).; **Brasil, Minas Gerais:** one female (CEUFLA), 'Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22°12'S\ 44°47'W, 26. i. 2014\ L. Martins col.'; one female (CEUFLA), ' Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22° 12'S\ 44°47'W, 19. iv. 2014\ L. Martins col.'; one female (CEUFLA), 'Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22°12'S\ 44°47'W, 29. i. 2014\ L. Martins col.'; one male (CEUFLA), 'Brasil, Minas Gerais,\ Parque Estadual Serra do\ Papagaio 22°12'S\ 44°47'W, 26. i. 2014\ J. Batista col.'.

Minixi bifasciatum (von Schulthess, 1904)

Argentina, Salta: one male (AMNH), 'Arg. – SALTA\ Altures Amblayo\ 3200 m – XII. 86\ Fritz' 'Pachyminixi\ bifasciatum ♂\ (Schulthess)\ Carpenter det 89' (partially handwritten label); one female (AMNH), 'Arg. – SALTA\ Cuesta Obispo\ 3.000 mts.\ Fritz- 11. 85' 'Pachyminixi\ bifasciatum ♀\ (Schulthess) \ Carpenter det 89' (partially handwritten label). **Peru, Cuzco:** one male (AMNH), 'PERU: Lucre,\ Cuzco II - 2 - \1968 A. Garcia\ & C. Porter' (partially handwritten label) 'Pachyminixi\ bifasciatum\ Giordani Soika det. 1978' (partially handwritten label).

Minixi brasilianum (de Saussure, 1875)

Brazil, Amazonas: one female (HYMSJRP), 'Brazil, AM, Iranduba\ Ramal do Caldeirão\ -3.2615; -60.2207' '17-18.xi.2011\ Oliveira, Tonon,\ Somavilla & Azevedo leg.'. **Brazil, Paraná:** one male (CEUFLA), 'Brazil, Paraná Altamira do\ Paraná, Estrada d'Água da\Bota, 24°52'S 52°42'W\ 22.iii.2011, G. Weiss & P.\ Grossi'; one female (CEUFLA), 'Brazil, Paraná Altamira do\ Paraná, Estrada d'Água da\Bota, 24°52'S 52°42'W\ 22.iii.2011, G. Weiss & P.\ Grossi'. **Brazil, São Paulo:** one female (HYMSJRP), '*Minixi brasilianum*\ (de Saussure) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Pindorama – EEP\ Estação Experimental de\ Pindorama\ 26/VII/2010\ Coleta ativa\

CAPUSSO, O.L. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi brasilianum* (de Saussure) ♀ \ M. G. Hermes det. 2011’ ‘Pindorama – EEP\ 06/VIII/2009\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.I. Col.’; one male (HYMSJRP), ‘Bebedouro\ Faz. Córrego dos Bois\ 21/XII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘Magda-SP-Brazil\ 19/vi/ 2007\ BIOTA-FAPESP’; one male (HYMSJRP), ‘Magda-SP-Brazil\ 19/vi/2007\ *Minixi brasilianum* (de Saussure) ♂ \ R. B. Lopes det. 2013’; one female (HYMSJRP), ‘Icém-SP-Brazil\ 2/ x/ 2011\ Grandinete, Y. C. col.’ ‘*Minixi brasilianum compactum* (Fox, 1899) ♀ \ Y. C. Grandinete det. 2013’; one female (HYMSJRP), ‘Macaubal-SP-Brazil\ 19/xi/2007\ BIOTA-FAESP’; one female (HYMSJRP), ‘Matão-SP-Brazil\ 03/viii/2007\ BIOTA-FAPESP’; one female (HYMSJRP), ‘Icém-SP-Brazil\ 2/ x/ 2011/ Grandinete, Y. C. col.’ ‘*Minixi Brazilianum compactum* (Fox, 1899) ♀ \ Y. C. Grandinete det. 2013’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi Brazilianum* (de Saussure) ♀ \ M. G. Hermes det. 2011’ ‘Pindorama – EEP\ 02/II/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.I. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘Planalto-SP-Brazil\ 19/xi/2007\ *Minixi* sp ♀’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi Brazilianum* (de Saussure) ♀ \ M. G. Hermes det. 2011’ ‘Barretos\ Faz. Vista Bonita\ 15/XII/2009\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.L. Col.’; one female (HYMSJRP), ‘*Minixi tricoloratum* (Zavattari) ♀ \ Y. C. Grandinete det. 2013’ ‘Paulo de Faria-SP-Brazil\ 17/ii/2005\ Gomes, B. col.’. **Paraguay, Concepción:** two males (CEUFLA), ‘Paraguay, Concepción\ Horqueta, Estancia Don\ Carlos, 230m, 11.ii.2007\ 23°24’13’’S 56°31’18’’W\ M. G. Hermes coll.’; three females (CEUFLA), ‘Paraguay, Concepción\ Horqueta, Estancia Don\ Carlos, 230m, 11.ii.2007\ 23°24’13’’S 56°31’18’’W\ M. G. Hermes coll.’. **Paraguay, San Pedro:** two females (AMNH), ‘PARAGUAY – 2.79\ SAN PEDRO – CORORO\ RIO YPANE – Fritz’; two females (AMNH), ‘PARAGUAY: San\ Pedro. Rio Ypane\ Cororo\ XII. 1983\ M. A. Fritz’ (partially handwritten label); two males (AMNH), ‘PARAGUAY: San\ Pedro. Rio Ypane\ Cororo\ XII. 1983\ M. A. Fritz’ (partially handwritten label). **Suriname, Raleigh Vallen:** two males (AMNH), ‘SURINAME: Raleigh\ Vallen-Voltzberg Res\ Foengoe 4° 43’, 56° 12’\ 26 Jan.-15 Feb. 1982\ J. Carpenter & D. Trail’ ‘MINIXI BRASILIANUM (SAUSS.)\ Det. J. M. Carpenter 82’ (partially handwritten label). **Labels without locality:** one female (AMNH), ‘Oucatopi Isd.\ S. M. Klages,\ C. M. Acc. 6178’ ‘*Minixi brasilianum*\ Giordani Soika det. 1978’.

Minixi brethesi (Bertoni, 1927)

Paraguay, Itanar: one male (MNHPY), ‘Itanar\ 18.IV.20’ ‘Nortoni\ bertonii\ Brths.’ ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 41\ Garcete rev.’ ‘IBNPY-INVERT\ 000000007366’ ‘Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000’. **Paraguay, Vista Alegre:** one female (MNHPY), ‘Vista Alegre\ ...\ 25.IV.20’ (partially handwritten label) ‘Nortonia\ Bertoni\ Brth.’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 158\ Garcete rev.’ ‘IBNPY-INVERT\ 000000007373’ ‘Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000’ (partially handwritten label); one female (MNHPY), ‘Vista Alegre\ IV.1920’ (handwritten label) ‘Nortonia\ Bertoni\ Brth.’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 9\ Garcete rev.’ ‘IBNPY-INVERT\ 000000007367’ ‘Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000’; one female (MNHPY), ‘V. Alegre\ 26.IV.20’ (handwritten label) ‘Parazumia\ Bertonii\ Breth’ (handwritten label) ‘0212’ (back of the label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 45\ Garcete rev.’ ‘IBNPY-INVERT\ 000000006772’ ‘Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000’; one female (MNHPY), ‘2.IV.1920\ A. W. Bertoni’ (handwritten label) ‘Vista Alegre\ Ag. guani’ (handwritten label) ‘Parazumia\ Bertonii\ Breth’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 22\ Garcete rev.’ ‘IBNPY-INVERT\ 000000007374’ ‘Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000’; one female (MNHPY), ‘58’ (handwritten label) ‘V. Alegre\ 16.IV.20’ ‘Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000’ ‘IBNPY-INVERT\ 000000007370’ ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 56\ Garcete rev.’; one male (MNHPY), ‘V. Alegre\ III.20’ (handwritten label) ‘Nortonia\ alegresis\ Brths’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ D. 26\ Garcete rev.’ ‘IBNPY-INVERT\ 000000007369’ ‘Pachyminixi\ brethesi\ (Bertoni)\ det. B. Garcete 2000’.

Minixi joergenseni (Schrottky, 1909)

Argentina, Mendoza: one female (MNHNPY), ‘Ch. Coxia\ 4.IV.07\ Mendoza’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 81\ Garcete rev.’ ‘0215’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008185’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 1997’ (partially handwritten label); one male (MNHNPY), ‘Ch. Coxia\ 4.IV.07\ Mendoza’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 171\ Garcete rev.’ ‘0222’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008186’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 2000’ (partially handwritten label); one male (MNHNPY), ‘Mendoza\ R. A. 11’ (handwritten label) ‘3018’ (handwritten label) ‘Pachymenes\ joergenseni ♂\ Schr’ ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 171\ Garcete rev.’

‘0224’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008183’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 2000’ (partially handwritten label); one male (MNHNPY), ‘Mendoza\ Argentina’ ‘Eumenes\ argentina’ (handwritten label) ‘Pachymenes ♂\ joergenseni\ forma típica’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 126\ Garcete rev.’ ‘0214’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008182’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 1997’ (partially handwritten label); one female (MNHNPY), ‘...’ (unreadable label) ‘cotype’ (handwritten label) ‘3018’ (handwritten label) ‘...’ (unreadable label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 158\ Garcete rev.’ ‘0213’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008179’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 1997’ (partially handwritten label), ‘Ch. Coria\ Mendoza’ (handwritten label) ‘Pachymenes ♀\ joergenseni\ Schr. var.’ ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ F. 127\ Garcete rev.’ ‘0221’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008184’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 2000’ (partially handwritten label). **Argentina, Rio Negro:** one male (AMNH), ‘ARG – RIO NEGRO\ LUIS BELTRAN\ Fritz’ ‘Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes) ♂\ Fritz det. 89’; one male (AMNH), ‘ARG. – RIO NEGRO\ Darwin\ Fritz – VII.84’ ‘Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes) ♂\ Fritz det. 89’; one male (AMNH), ‘ARG. – RIO NEGRO\ Darwin – 12.84\ Fritz col.’ ‘Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes) ♂\ Fritz det. 89’. **Argentina, Salta:** one female (HYMSJRP), ‘ARG. – SALTA\ Rosario Lerma\ Fritz – XI 92’ ‘Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatum\ (Zav, 1912)’ ‘AMNH 0012’; one male (AMNH), ‘ARG. – SALTA\ Rosario Lorma\ Fritz – 10.92’ ‘Pachyminixi\ jorgenseni\ bicingulatus\ (Brethes)\ Fritz det.’; one female (AMNH), ‘ARG. – SALTA\ La Viña\ Fritz – 2.85’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus ♀\ (Brethes)\ Fritz det. 89’. **Argentina, San Juan:** one female (AMNH), ‘Nr. Calingasta\ San Juan, ARGENT.\ Feb. 13, `66\ C. C. Porter’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ bicigulatum (Zav.)\ Det. J. M. Carpenter’ (partially handwritten label). **Argentina, San Luís:** one female (AMNH), ‘ARG. – SAN LUIS\ SAN LUIS – 2.74\ FRITZ – H. MARTINEZ’ ‘PACHYMENES\ JOERSENSENI ♀\ (BR.)\ M. A. Fritz det. 75’ (partially handwritten label); one female (AMNH), ‘Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus ♀\ (Brethes)\ Fritz det. 89’ ‘ARG. – SAN LUIS\ SAN JERONIMO\ Fritz – 2.80’; one female (AMNH), ‘ARG-SAN LUIS\ SAN LUIS 3.74\ H. MARTINEZ – FRITZ’ ‘PACHYMENES\ JOERGENSENI\ BICINGULATUS ♀\ (BR.)\ M. A. Fritz det. 75’. **Argentina, Santa Fé:** one female (MNHNPY), ‘Sta. Fé\ R. A.’ (handwritten label) ‘3091\ Bertoni’ (handwritten label) ‘...’

(unreadable label) ‘Eumenes\ arachaeavaletae\ ♀?’ (handwritten label) ‘MNHNP\ A. W. Bertoni\ F. 159\ Garcete rev.’ ‘0220’ (back of the label) ‘IBNPY-INVERT\ 000000008180’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ (Schrottky)\ det. B. Garcete 2000’ (partially handwritten label). **Chile, Santiago:** one female (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ PROV. DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ BORDS DE RIO SALADO\ ENV. DICAÑO\ E. R. WAGNER 1909’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus\ Giordani Soika det. 197’; one female (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ CHACO DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ ENVIRONMENT DICAÑO \ GUARDA ESCOLTA\ E. R. WAGNER 1909’ ‘Pachyminixi\ joergenseni\ bicingulatus\ Giordani Soika det. 197’ ‘3 ex missing: van\ der Vecht 1975’; one male (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ PROV. DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ BORDS DE RIO SALADO\ ENV. DICAÑO\ E. R. WAGNER 1909’ ‘Zavattari\ det. 1912’ (handwritten label) ‘Eumenes\ joergenseni\ Schrott\ Var. bicingulatus\ Zavatt.’ (handwritten label) ‘Pachyminixi\ joergenseni\ ssp. bicingulatum (Zav.)\ det. J. v. d. Vecht 1980’; one female (MNHN), ‘MUSEUM PARIS\ PROV. DE SANTIAGO\ DEL ESTERO\ BORDS DE RIO SALADO\ ENV. DICAÑO\ E. R. WAGNER 1909’ ‘...’ (unreadable label) ‘Pachyminixi ♀\ joergenseni\ bicingulatum\ var. (Zav.)\ det. J. v. d. Vecht 1979’.

Minixi mariachii Hermes & Oliveira, 2016

Holotype female: Mexico, Morelos (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 9-VII-1996\ Alt. 940 m\ 18°27’.671 N 99°02’.475 O\ sobre suelo húmedo\ Col. A. Rodríguez’ ‘Minixi ♀ Sp.\ Det. A. Rodríguez, 1997’ (partially handwritten label).

Paratypes: Mexico, Morelos: one male (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 7-X-1996 Alt. 940 m\ 18°27’.671 N 99°02’.475 O\ Col. B. Rodríguez 186 RA’; one male (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 10-VIII-1996 Alt. 940 m\ 18°27’.671 N 99°02’.475 O\ sobre suelo húmedo\ Col. M. E. Guardado’; one male (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 9-X-1996 Alt. 940 m\ 18°27’. 671 N 99°02’.475 O\ Col. C. Uribe 200 RA’ ‘Minixi ♂ Sp\ Det. A. Rodríguez, 1997’; one male (AMNH), ‘ MEXICO: Morelos\ 2,5 km O Ajuchitlán \16-III-1996 Alt. 950 m\ 18°28’.065 N 98°59’. 546 O\ sobre suelo húmedo\ Col. A. Rodríguez’; one male (AMNH), ‘MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\

Estación CEAMISH\ 9-VII-1996 Alt. 940 m\ 18°27'. 671 N 99°02'.475 O \ Col. A. Marín'; one female (CEUFLA), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 16-XI-1995 Alt. 940 m\ 18°27'. 671 N 99° 02'. 475 O\ Col. E. Ramirez'; one female (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km O Ajuchitlán\ 18-XI-1995 Alt. 950 m\ 18°28'.065 N 98°59'.546 O\ Col. F. A. Noguera'; one female (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla\ Estación CEAMISH\ 12-VII-1996 Alt. 940 m\ 18°27'.671 N 99°02'.475 O/ Col. M. E. Guardado'; one female (AMNH), 'MEXICO: Morelos\ 2,5 km N, 4 km, O Hualutla/ Estación CEAMISH/ 10-V-1996 Alt. 940 m\ 18°27'.671 N 99°02'.475 O \ Col. B. Rodríguez 95 RA'.

Minixi mexicanum (de Saussure, 1857)

United States, Texas: one female (AMNH), 'TEXAS: HIDALGO COUNTY\ BENTSEN RIO GRANDE\ VALLEY ST. PARK\ 16- III- 82\ C. PORTER' (partially handwritten label) 'Minixi/ MEXICANUM/ (Saussure)/ ♀ det. J. M. Carpenter/ 1984' (partially handwritten label) 'Minixi/ n. sp./ det. J. M. Carpenter' (partially handwritten label).

Minixi suffusum (Fox, 1899)

Brazil, São Paulo: one male (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det 2011' 'Onda Verde\ Faz. Fischer\ 21/I/2011\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; two males (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Bebedouro\ Faz. Córrego dos Bois\ 21/XII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Bebedouro\ Faz. Córrego dos Bois\ 21/XII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀\ M. G. Hermes det. 2011' 'Pindorama – EEP\ 08/VII/2010\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O.I. Col.'; one female (HYMSJRP), 'Jundiaí-SP-Brazil\ Serra do Japi\ 14/x/2008\ *Minixi* sp'; one male (HYMSJRP), 'Matão-SP-Brazil\ 30/vi/2009\ *Minixi* sp ♀'; one male (HYMSJRP), 'Matão-SP-Brazil\ 17/ xii /2007\ BIOTA-FAPESP' '*Minixi suffusum*\ (Fox) ♀\ Y. C. Grandinete det. 2013'; one female (HYMSJRP), 'Minixi ♀\ *suffusum* (Fox)' (handwritten label) 'Matão, SP, Brazil\ 03/VIII/07\ Ativa – interior\ Eumeninae\ SP 8' (partially handwritten label); one female (HYMSJRP), 'Matão-SP-Brazil\ 18/ii/2009\

Minixi suffusum (Fox) ♀ R. G. Lopes det 2013'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀ M. G. Hermes det. 2011' 'Barretos\ Faz. Vista Bonita\ 27/I/2011\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), '*Minixi suffusum* (fox) ♀ M. G. Hermes det. 2011' 'Barretos\ Fazenda Vista Bonita\ 15/XII/2009\ Coleta ativa\ CAPUSSO, O. I. Col.'; one female (HYMSJRP), 'Sales-SP-Brazil\ 24/x/2007 – Malaise\ *Minixi suffusum* (Fox) ♀ M. G. Hermes det. 2011'; one female (HYMSJRP), 'Barretos-SP-Brazil\ 23/x/2008\ *Minixi suffusum* (Fox) ♀ R. G. Lopes det. 2013'; one female (HYMSJRP), 'Barretos-SP-Brazil\ 08/v/2009\ *Minixi* sp'. **Paraguay, Concepción:** one male (CEUFLA), 'Paraguay, Concepción,\ Horqueta Estancia Don\ Carlos, 203 m, 11.ii.2007\ 23°24'13''S 56°31'18''W\ M. G. Hermes coll.'; four females (CEUFLA), 'Paraguay, Concepción,\ Horqueta Estancia Don\ Carlos, 203 m, 11.ii.2007\ 23°24'13''S 56°31'18''W\ M. G. Hermes coll.'. **Paraguay, Paraguari:** one female (CEUFLA), 'Paraguay, Paraguari,\ Monumento Natural\ Macizo Acahay,\ 169 m, 8.ii.2007\ 25°52'01''S 57°08'41''W\ M. G. Hermes coll.'. **Paraguay, San Pedro:** one male (AMNH), 'PARAGUAY – 2.79\ SAN PEDRO – CORORO\ RIO YPANE – Fritz'.

Minixi sumichrasti (de Saussure, 1875)

Argentina, Buenos Aires: one female (AMNH), 'ARG.-B. AIRES\ MORENO\ Fritz – 12.81' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Saussure)\ Carpenter det 89'. **Argentina, Catamarca:** one female (AMNH), 'Arg. –CATAMARCA\ Santa Maria\ 4.1.91 – Fritz' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Saussure)\ Fritz det. 91'; one female (AMNH), 'ARG – CATAMARCA\ PUNTA BALASTO\ Fritz – 2.88' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Saussure)\ Carpenter det 89'. **Argentina, Jujuy:** one male (AMNH), 'ARGENT.: Jujuy,\ Huacalera\ III-24-27-69\ C. C. Porter' 'Pachyminixi\ sumichrasti (Sc)\ Giordani Soika det. 1978' (partially handwritten label). **Argentina, Mendoza:** one female (AMNH), 'Potrerillos\ Mendoza, ARGENT.\ Feb.20 66\ O. O. Porter' 'Pachyminixi\ sumichrasti (ss)\ = argentinus (B.)\ Giordani Soika det. 1979' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ hh.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 206\ Garcete rev.' '0219' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008189' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ 4.IV.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 207\ Garcete rev.' '0218' (back of the

label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008190' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Ch. Coxia\ 10.I.07\ Mendoza' (handwritten label) 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ B. 88\ Garcete rev.' '0217' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008191' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one female (MNHNPY), 'Sta. Fé\ 3017a' '326\ 24.XII.910\ S. Fé\ barranco' 'Eumenes\ argentina\ (Berq)' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 209\ Garcete rev.' '0216' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008195' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 1997' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), 'Mendoza\ argentina' '3017' 'Eumenes\ argentina\ (Berq)' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 204\ Garcete rev.' '0226' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008194' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), '3017' 'Eumenes\ argentina' 'Mendoza' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 203\ Garcete rev.' '0227' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008192' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label); one male (MNHNPY), 'Mendoza\ R. Arg.' '3017' 'Eumenes ♂\ argentina Berq' 'MNHNP\ A. W. Bertoni\ C. 205\ Garcete rev.' '0225' (back of the label) 'IBNPY-INVERT\ 000000008193' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure)\ det. B. Garcete 2000' (partially handwritten label). **Argentina, Rio Negro:** one female (AMNH), 'Arg. -RIO NEGRO\ Choele-Choel\ U. Fritz - I. 91' 'Pachymminixi sumichrasti\ (Saussure) ♀\ Fritz det. 91'; one female (AMNH), 'ARG. -RIO NEGRO\ Choele Choel\ Fritz-5.XII.89' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Sauss.) ♀\ Fritz 90' (handwritten label); one male (AMNH), 'ARG. -RIO GRANDE\ LUIS BELTRAN\ Fritz - I.77' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ (Saussure) ♂\ Carpenter det89'. **Argentina, Salta:** one female (AMNH), 'ARGENTINA: Salta\ 29 Km N Cafayate\ Quebrada Cafayate\ 16 Jan. 1989 1600m\ Carpenter & Bowers' 'Pachyminixi\ det. J. M. Carpenter'; one female (AMNH), 'ARG. - SALTA\ La Viña\ Fritz - 2.85'; 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀\ (Saussure)\ Carpenter det 89'; one female (AMNH), 'ARGENTINA: Salta\ 2km.S Cnel Moldes\ 25°16'S 65°29'W\ 23 Jan. 1989 1150m\ James M. Carpenter'; one female (AMNH), 'ARG.-SALTA\ El Maray\ Fritz - 3.97'; one female (AMNH), 'ARG-SALTA\ CHORRILLO. 4.70\ RUTASI-KM-48\ EASAL COL.' (handwritten label) 'Pachymenes\ argentinus (Ber.)\ Giordani Soika det. 1972' (partially handwritten label); one female (AMNH), 'ARG.- SALTA\ El Maray\ Fritz-1.98' (partially handwritten label); one female (AMNH), 'ARG. - SALTA\ Sumalao\

Fritz I.90' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Sauss.)\ Fritz 90' (handwritten label); one female (AMNH), 'ARG. – SALTA\ El Alisal 2.90\ Fritz-2 . 200m' (partially handwritten label) 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Sauss.)\ Fritz 90' (handwritten label); one male (AMNH), 'ARGENTINA: Salta\ 29 Km N Cafayate\ Quebrada Cafayate\ 16 Jan. 1989 1600m\ Carpenter & Bowers'; one male (AMNH), 'ARG. –SALTA\ La Viña\ Fritz-3.92'; one male (AMNH), 'ARG. – SALTA\ Quebr. Escolpa\ Fritz – 1.91' 'Pachyminixi\ sumichrasti\ Sauss. ♂\ Fritz det. 91'; one male (AMNH), 'ARGENTINA: Salta\ Cuesta del Obispo\ 31Km. W. Chicoana\ 22 Jan. 1989 2100m\ James M. Carpenter'; one male (AMNH), 'ARGENTINA: Salta\ Cachí, 2400m\ at Rio Calchaqui\ 17 January 1989\ Carpenter & Bowers'. **Argentina, San Luis:** one female (AMNH), 'ARG. –SAN LUIS\ SAN JERONIMO\ Fritz – 2.80' 'Pachyminixi\ sumichrasti ♀ (Saussure)\ Carpenter det89'. **Argentina, Tucumán:** four males (AMNH), 'ARGENTINA, Tucumán\ Amaichá det. Valle\ 26°36'S.65°55'W\ 14 Janaury 1989\ Carpenter & Bowers'.

Minixi tricoloratum (Zavattari, 1911)

Argentina, São Pedro: one male (AMNH), 'S. Pedro Colalao\ Tucuman, ARGENT.\ XII- 15/19- 64\ O. O. Porter' '...' (unreadable label); one female (UFMG), 'BRA, MG, Serra do\ Salitre, RPN Cachoeira\ do Campo 23-26.x.2009,\ A. F. Kumagai; R. B. Lopes;\ A. R. Lima leg.\UFMG IHY\ 1522449' 'Minixi\ tricoloratum' (handwritten label); one male (UFMG), 'BRA, MG, Serra do\ Salitre, RPN Cachoeira\ do Campo 23-26.x.2009,\ A. F. Kumagai; R. B. Lopes;\ A. R. Lima leg.\UFMG IHY\ 1522450'; one male (UFMG), 'BRA, MG, Serra do\ Salitre, RPN Cachoeira\ do Campo 23-26.x.2009,\ A. F. Kumagai; R. B. Lopes;\ A. R. Lima leg.\UFMG IHY\ 1522451'.

Minixi uruguayense (de Saussure, 1855)

Holotype female: Uruguay, Montevideo (MNHN), 'MUSEUM PARIS\ MONTEVIDEO\ D' ORBIGNY 1834' '...' (unreadable label) 'TYPE' (red handwritten label) 'Eumenes\ uruguayensis\ Sauss.\ type.\ H. DE SAUSSURE DET.' (partially handwritten label) '1♀ Type (Without abdomen)\ is missing – (borrowed by\ Van der Vecht 1975).' (yellow handwritten label).

Argentina, Salta: one female (AMNH), 'ARG. – SALTA\ Rosario Lerma\ Fritz – XI. 93'.