



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Câmpus de São José do Rio Preto

Vitor Henrique Domingues

**Revisão Taxonômica e análise filogenética de *Brachymenes*, Soika
1961 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)**

**São José do Rio Preto
2025**

Vitor Henrique Domingues

**Revisão Taxonômica e análise filogenética de *Brachymenes*, Soika
1961 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)**

Trabalho de Conclusão de Curso (TCC)
apresentado como parte dos requisitos para
obtenção do título de Bacharel em Ciências
Biológicas, junto ao Conselho de Curso de
Bacharelado em Ciências Biológicas, do
Instituto de Biociências, Letras e Ciências
Exatas da Universidade Estadual Paulista
“Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São
José do Rio Preto.

São José do Rio Preto
2025

VITOR HENRIQUE DOMINGUES

**Revisão Taxonômica e análise filogenética de *Brachymenes*, Soika
1961 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)**

Trabalho de Conclusão de Curso (TCC)
apresentado como parte dos requisitos para
obtenção do título de Bacharel em Ciências
Biológicas, junto ao Conselho de Curso de
Bacharelado em Ciências Biológicas, do
Instituto de Biociências, Letras e Ciências
Exatas da Universidade Estadual Paulista
“Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São
José do Rio Preto.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto
Orientador

Me. Ana Helena Cruciol
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

Me. Gustavo Bellini Cortes
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, professor Fernando Barbosa Noll, pela oportunidade de integrar ao laboratório, e pelo suporte até último instante, que foram cruciais para o desenvolvimento deste projeto.

Agradeço também ao meu coorientador, Rogério Botion Lopes, pelo belíssimo apoio, pelos ensinamentos e conversas que levarei para vida toda, por todas as correções ao longo do trabalho, mas agradeço principalmente pela confiança depositada, essencial para o meu crescimento em todas as áreas da minha vida e que lembrarei com todo o carinho.

Agradeço aos colegas do Laboratório de Aculeata pelos conselhos e por toda a ajuda.

Agradeço a todos os professores e instituições que cederem exemplares por empréstimos para a realização deste trabalho: Prof. Dr. Alexandre Somavilla e Prof. Dr. Márcio Oliveira do INPA; Prof. Dr. Marcel Hermes da UFLA; ao Prof. Dr. James M. Carpenter (AMNH) e ao Prof. Dr. Alejandro Zaldívar (CNIN).

Agradeço a Fapesp pelos diferentes apoios. #2020/07895-7 e #2019/09215-6

RESUMO

Os Eumeninae são himenópteros solitários conhecidos por construir seus ninhos a partir do barro e são os mais diversos da família, correspondendo a 205 gêneros e 3.755 espécies ao redor do mundo. Dentre eles, se faz presente *Brachymenes*, um gênero neotropical de indivíduos de coloração preta com manchas avermelhadas que ocorre em toda a América do Sul e Panamá e atualmente compreende duas espécies: *Brachymenes dycherus* e *Brachymenes wagnerianus*. Porém, observações de espécimes depositados em coleções entomológicas com coloração alaranjada indicaram a possível existência de uma nova espécie. com isso, foi realizada uma revisão taxonômica para avaliar a possível espécie nova do gênero, a partir do trabalho de Giordani Soika, 1990. Constatado após revisão que realmente se tratava de uma espécie nova, foi realizada sua descrição e posteriormente a análise filogenética a partir de caracteres levantados tanto da morfologia externa (macho e fêmea), quanto de caracteres da genitália masculina. Foram codificados 36 caracteres, e foi obtida uma árvore mais parcimoniosa com 46 passos, onde foi corroborado que o gênero *Brachymenes* é monofilético e fortemente suportado na filogenia por reamostragem simétrica, além de apresentar *Brachymenes* sp.1 como integrante do grupo mais próximo de *Brachymenes dyscherus*.

Palavras-chave: Espécie nova; Filogenia; Morfologia externa; Vespas solitárias

ABSTRACT

Eumeninae are solitary hymenopterans known for constructing their nests out of mud and are the most diverse subfamily of the family, comprising 205 genera and 3,755 species worldwide. Among them is *Brachymenes*, a Neotropical genus of black wasps with reddish markings that occurs throughout South America and Panama, currently comprising two species: *Brachymenes dyscherus* and *Brachymenes wagnerianus*. However, observations of specimens deposited in entomological collections with orange coloration indicated the possible existence of a new species. Thus, a taxonomic revision was carried out to evaluate this potential new species within the genus, based on the work of Giordani Soika (1990). After the revision confirmed that it was indeed a new species, it was formally described. A phylogenetic analysis followed, based on characters from both external morphology (male and female) and male genitalia. A total of 36 characters were coded, and the most parsimonious tree obtained had 46 steps, corroborating that the genus *Brachymenes* is monophyletic and strongly supported in the phylogeny by symmetric resampling, and revealing *Brachymenes* sp. 1 as part of the group most closely related to *Brachymenes dyscherus*.

Keywords: New species; Phylogeny; External morphology; Solitary wasps

LISTA DE FIGURAS

Figura 01 – Filogenia de Hymenoptera (Fonte: Davies *et al*, 2010).

Figura 02 – Distribuição geográfica de *Brachymenes*.

Figura 03 – Cladograma gerado para *Brachymenes* através de análise implícita. Os círculos vazios indicam as homoplasias enquanto os cheios indicam as sinapomorfias. Os números acima (dos círculos) representam o caráter, e os números abaixo, os estados.

Figura 04 – Cladograma gerado através de análise por “ramo e limite”. Os números contidos em cada nó indicam o nível de suporte dos ramos.

Figura 06 – Mesoscuto em vista dorsal. a) *Brachymenes dyscherus*. b) *Brachymenes wagnerianus*. As setas pretas indicam a presença ou ausência de tubérculos, enquanto as setas vermelhas indicam a projeção do lobo posterior da tégula.

Figura 09 — Morfologia de *Brachymenes wagnerianus*. (a) Hábito. (b) Face. (c) propódeo. (d) T1 em vista dorsal. (e) T2 em vista lateral.

Figura 10 — Morfologia de *Brachymenes dyscherus*. (a) Hábito. (b) Face. (c) último flagelômero do macho. (d) Propódeo. (e) T1 em vista dorsal. (f) T2 em vista lateral.

Figura 11 – Genitália do macho de *Brachymenes dyscherus*. a) Edeago em vista ventral. b) Gonóstilo.

Figura 12 - Morfologia de *Brachymenes* sp.1. (a) Hábito. (b) Face. (c) último flagelômero do macho. (d) Propódeo. (e) T1 em vista dorsal. (f) T2 em vista lateral.

Figura 13 – Genitália do macho de *Brachymenes* sp.1. a) Edeago em vista ventral. b) Gonóstilo.

LISTA DE TABELA

Tabela 01 - Matriz gerada a partir de caracteres morfológicos. “–” são indicados por estados não aplicáveis e “?” pelos estados desconhecidos para a espécie.

LISTA ABREVIACES

F – Flagemmero;

T – Tergo;

S – Esterno.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
2. OBJETIVOS	13
3. MATERIAIS E MÉTODOS	13
3.1. Escolha dos terminais	13
3.2 Levantamento de Caracteres	14
3.3 Revisão Taxonômica	15
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	15
4.1. Lista de caracteres	15
4.2. Análise filogenética	19
4.3. Revisão Taxonômica	21
5. CONCLUSÃO	31
6. BIBLIOGRAFIA	31

1. Introdução

Hymenoptera é a ordem de insetos holometábolos popularmente conhecidos como abelhas, formigas e vespas e que, junto com Coleoptera, Diptera e Lepidoptera, corresponde a uma das quatro ordens megadiversas, com aproximadamente 150 mil espécies descritas até o presente (Aguiar *et al.*, 2013). Estima-se, porém, que existam cerca de 3 milhões de espécies para serem descritas (Sharkey, 2007).

Podemos definir a ordem principalmente pela presença de hâmulos, uma espécie de gancho presente nas asas posteriores que se fixa nas asas anteriores, auxiliando no voo (Melo & Dal Molin, 2024). Sharkey (2007) ainda listou algumas outras características contidas na ordem como a presença de espinhos modificados na prótibia, utilizada para limpeza da antena; sistema haplodiplobionte, sendo machos haploides a partir de ovos não fertilizados e fêmeas diploides e presença de anel basal na genitália. Tem como hábito mais comum o parasitoidismo, mas também existem grupos que vão apresentar hábitos xilófagos, fitófagos, predatórios e até mesmo polinívoros.

A ordem é comumente dividida em duas subordens. A primeira é “Symphyta”, um grupo não natural de hábito majoritariamente fitófago e composto de himenópteros basais que não possuem a constrição do abdômen. Já o segundo, Apocrita, é um grupo monofilético que compõe os indivíduos que possuem a fusão do tórax com o primeiro segmento do abdômen, chamado de propódeo, e a constrição entre este e o segundo segmento metassomal, formando a “cinturinha de vespa” (Grimaldi, 2005). Assim, se torna necessária uma nomenclatura própria desta tagmose, cujos tagmas, além da cabeça, são o mesossoma (tórax e propódeo) e metassoma (pecíolo e seguintes segmentos abdominais) (Sharkey, 2007). Os Apócrita, por sua vez, também estão divididos em dois grupos, “Parasitica”, grupo parafilético de insetos de hábito parasitoide e Aculeata, este sim monofilético. (figura 01).

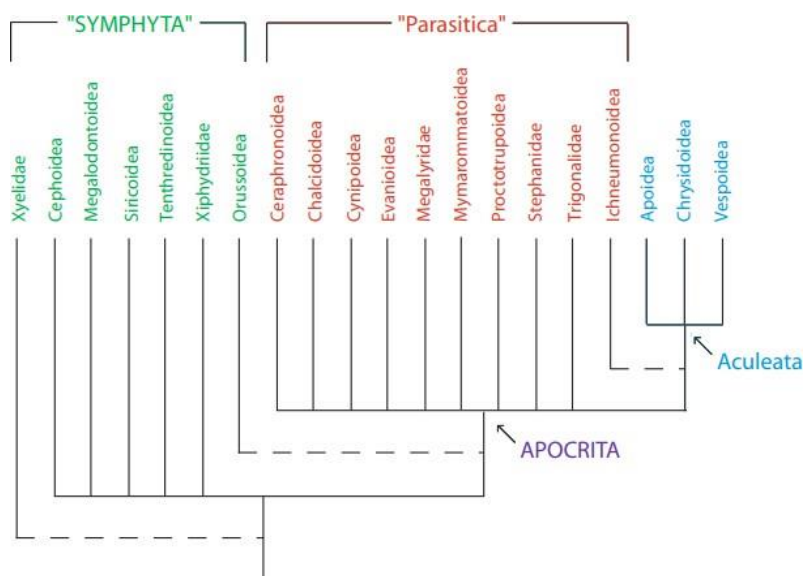


Figura 01 – Filogenia de Hymenoptera (Fonte: Davis *et al*, 2010).

Os aculeados são considerados um grupo monofilético tendo seu ovipositor modificado em um ferrão e consiste tradicionalmente em três superfamílias — Chrysidoidea, Apoidea e Vespoidea. A superfamília Vespoidea era um grupo que antes compreendia 10 famílias (Bradynobaenidae, Formicidae, Mutillidae, Pompilidae, Rhopalosomatidae, Sapygidae, Scoliidae, Sierolomorphidae Tiphidae e Vespidae). Porém, recentemente, vem sendo recuperado como parafilético (Branstetter *et al*. 2017), onde o termo Vespoidea possui uso mais restrito, incluindo apenas Rhopalosomatidae e Vespidae.

Vespidae é uma família cosmopolita que possui cerca de 5 mil espécies descritas e são subdivididas em seis subfamílias existentes (Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae) com três delas ocorrendo no Brasil (Masarinae, Polistinae e Eumeninae) (Carpenter & Marques, 2001). Dentre as subfamílias que ocorrem no Brasil, Polistinae apresenta comportamento social enquanto Masarinae e Eumeninae apresentam comportamento solitário e em algumas ocasiões comunal (Carpenter & Marques, 2001).

Popularmente chamadas de vespas oleiras (“potter wasps”), Eumeninae é uma subfamília cosmopolita composta por mais de 3.7 mil espécies descritas, sendo assim aquela com maior número de espécies na família. No Brasil, ocorrem 329 espécies em 30 gêneros (Hermes & Somavilla, 2025.), considerada a subfamília de vespídeos

com o maior número de espécies para o território nacional (Carpenter & Marques, 2001; Grandinete et al, 2019). São indivíduos que têm como sinapomorfia a presença de garras tarsais bifurcadas, presença de paratégula no mesoscuto e último flagelômero dos machos modificados para estimular as fêmeas no momento da cópula. São conhecidos por confeccionarem seus ninhos com barro, onde ingerem água e misturam com solo para formar material argiloso e construindo suas células com partições em cavidades preexistentes ou expostos, na forma de potes (Carpenter & Marques, 2001).

Após a oviposição, capturam e abastam alimento, antes de fechar a célula. Larvas de Eumeninae se alimentam majoritariamente de larvas de Lepidoptera e de Coleoptera (Carpenter & Marques, 2001). Por ter comportamento majoritariamente solitário, Eumeninae se torna uma subfamília muito difícil de se estudar e saber sobre seu comportamento e biologia, mesmo sendo o grupo com a maior diversidade dentro da família (Carpenter & Marques, 2001). Análises filogenéticas morfológicas a divide em três tribos: Eumenini, Zethini e Odynerini (Hermes *et al.* 2014), e dentre essas Odynerini é onde se encontra uma gigantesca diversidade, possuindo 167 gêneros e 3.070 espécies ao redor do mundo (Piekarski et al, 2018), com 159 espécies descritas até o momento para o Brasil (Hermes, Somavilla 2025).

Dentre os gêneros que ocorrem no Brasil, se faz presente *Brachymenes* Giordani Soika, 1961, grupo neotropical que muitas vezes é tratada dentro dos Odynerini, mas vem sendo recuperada como mais próximos de Eumenini, juntamente com *Pseudacaromenes* Ducke 1904, *Gamma* Zavattari, 1912 e *Hypodynerus* de Saussure, 1855 (Grandinete, 2017). Os *Brachymenes* são indivíduos robustos que possuem uma distribuição que engloba do Brasil até o Panamá (Fig. 02) e composto até o momento por apenas duas espécies, *B. wagnerianus* (de Saussure, 1875) com sua distribuição restringida ao norte da América do Sul, entre Bolívia, Peru, Colômbia e Venezuela, e *B. dyscherus* (de Saussure 1852), ocorrendo do sul do Brasil até o Panamá. *Brachymenes dyscherus* ainda possui uma divisão em duas subespécies, *B. dyscherus dyscherus*, com amplitude de ocorrência igual à da espécie, e *B. dyscherus catarinae* (Giordani Soika, 1990), com distribuição restrita a Santa Catarina.

O primeiro registo para o gênero se dá no trabalho do de Saussure (1852) na divisão II de *Eumenes* (era o único neotropical na divisão). Já em de Saussure (1875)

o grupo estava contido na divisão Alpha de *Eumenes* junto com integrantes de tamanho maior do que hoje é conhecido por *Pachymenes* Giordani Soika, 1961. A descrição do gênero como *Brachymenes* se dá apenas em Giordani Soika (1961) e estabelece *B. wagnerianus* como tipo. A Revisão de Giordani Soika (1990) estabelece a descrição de uma subespécie de *B. dyscherus* – *Brachymenes d. catharinae*.

O gênero é definido pela presença da carena pronotal, a sua gena maior ou igual ao tamanho do lobo superior do olho, que sofre uma diminuição do tamanho ao longo do comprimento, a extensão do primeiro tergo não “abraçando” o S1primeiro esterno, o deixando exposto e segundo tergo pontuado apicalmente (Giordani Soika 1990, Carpenter & Garcette Barret, 2002). Sua coloração varia tanto entre as suas espécies, como entre espécimes. *Brachymenes dyscherus* possui uma coloração que mescla entre a preta com manchas avermelhadas ao decorrer do seu corpo em um gradiente que varia entre os indivíduos. Enquanto *B. wagnerianus* se encontra inteiramente preto, mas também pode possuir partes em vermelho como manchas na cabeça ou em suas pernas (Giordani Soika, 1990).

Seus ninhos são feitos de barro, que podem apresentar variação de coloração e possuem um formato elíptico com aproximadamente oito centímetros de diâmetro e três de altura e suas câmaras construídas de cima para baixo (Camilo, 1999). As maiores ocorrências são em construções abandonadas e em pedras e são construídos um pouco acima do solo, em ambientes secos e com baixa luminosidade (Camilo, 1999). A construção inicia-se com três células dispostas lado a lado, compondo a primeira camada. Subsequentemente, são construídas mais camadas seguindo basicamente o mesmo processo até atingir seis camadas, o que aparenta ser o máximo (Zanger, 2004), com cada ninho podendo conter entre 16 e 25 células (Camilo, 1999).

Brachymenes, sendo um gênero que possui uma grande distribuição e registros significantes de sua biologia, aparenta, a priori, ser um grupo sem grandes novidades taxonômicas. Porém, machos de *Brachymenes* encontrados depositados na “Colección Nacional de Insectos” da Universidade Autônoma do México e oriundos daquele mesmo país, diferem muito não só em relação a sua distribuição (Fig. 02), mas também em relação ao seu padrão de coloração. A cor alaranjada, totalmente discrepante ao que se conhece para o gênero até então, torna indispensável uma revisão taxonômica do gênero, bem como uma

análise morfológica e filogenética desses espécimes, a fim de classificar e entender a posição que se encontra na filogenia o intrigante material em questão.



Fig. 02 - Distribuição geográfica de *Brachymenes* (Fonte: Autor).

2. Objetivos

Este trabalho tem como objetivo refinar a delimitação das espécies de *Brachymenes* através de uma revisão taxonômica e, a partir desses dados, propor a primeira hipótese filogenética para o grupo, permitindo compreender as relações entre suas espécies, além de uma chave de identificação.

3. Materiais e métodos

3.1 Escolha dos terminais

Como grupos externos foram utilizados *Zeta mendozanum* Schrottky 1909 para referência do enraizamento da árvore filogenética, além de *Hypodynerus tarabucensis* Saussure, 1856 e *Pseudacaromenes* sp..

Já para o grupo interno, foram utilizadas as espécies do gênero *Brachymenes* – *B. dyscherus* e suas subespécies; *Brachymenes wagnerianus* e a espécie mexicana.

Foram examinados um total de 34 espécimes pertencentes ao grupo interno. As coleções de onde pertencem o material examinado estão listadas abaixo:

AMNH – American Museum of Natural History, Nova York, Estados Unidos (James M. Carpenter);

CEUFLA – Coleção entomológica, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil (Marcel G. Hermes);

CNIN – Colección Nacional de Insectos, Universidad Nacional Autónoma de México, Cidade do México, México (Alejandro Zaldivar);

DZSJRP — Hymenoptera: Coleção de Hymenoptera, Depto. De Ciências Biológicas, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, Brasil; (Fernando B. Noll);

INPA – Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas, Manaus, Brasil (Márcio Oliveira).

3.2 Levantamento de caracteres

O levantamento dos caracteres se deu a partir da observação da morfologia externa, tanto de machos quanto de fêmeas, além dos caracteres da genitália masculina. Espécimes foram examinados através de lupa estereoscópica (Leica M205C) e fotografadas por uma câmera acoplada à lupa.

Para a extração das genitálias, primeiramente os indivíduos foram acondicionados em câmara úmida por tempo suficiente para o amolecimento do metassoma. Após, foi realizada a extração da genitália com o auxílio de uma pinça entomológica. Feita a extração, o material foi imerso em uma solução de hidróxido de

potássio, KOH, a 10%, para o clareamento das estruturas, por aproximadamente 24 horas. Depois desse processo, foram embebidas em ácido acético 10% para neutralizar a reação, enxaguados em água e, por fim, colocadas em glicerina para armazenamento e observação em lupa estereoscópica.

Foram utilizados como referências para terminologia os trabalhos de Giordani Soika (1990), Hermes et al, (2014) e Garcete-Barrett (2014) para morfologia externa e Bitsch (2012) para os caracteres de genitália.

Após o levantamento e obtenção dos caracteres, foi utilizado o software Winclada ver. 2.0 (Nixon, 1999-2002) para construir a matriz que foi importada pelo software TNT (Goloboff et al, 2008) para a busca de uma árvore filogenética mais parcimoniosa com o algoritmo ramo e limite (“Branch and bound”) sob o comando “Implicit Enumeration”. Foram utilizados apenas caracteres não ordenados em esquema de pesagem igual. O suporte foi calculado por meio de reamostragem simétrica e apresentados os valores de grupos contraditórios (Goloboff, 2003).

4. Resultados e discussão

4.1 Lista de Caracteres

No total, foram codificados 36 caracteres, sendo: 11 da cabeça, 15 do mesossoma, três do metassoma e sete caracteres da genitália masculina. Os caracteres e suas respectivas codificações estão listados abaixo, seguidos da referência caso obtidos de estudo prévio, bem como a matriz gerada a partir dessa lista (Tabela 1).

Cabeça

0. **Cabeça, formato** – (0) Mais larga que longa, (1) mais longa que larga; (figura 09.b)
1. **Ápice do clipeo** - (0) Reto; (1) Côncavo; (figura 09.b)
2. **Clipeo, cerdas** - (0) presentes; (1) ausentes; (figura 10.b)
3. **Largura apical do clipeo** - (0) metade da largura basal, (1) maior que a metade;

4. **Clípeo, distância dos dentes apicais comparada à distância dos soquetes antenais** - (0) menor, (1) maior;
5. **Clípeo, estriações** - (0) ausentes; (1) presentes;
6. **Olho, largura do lobo inferior** - (0) 3x o lobo superior (1) menos de 3x;
7. **Gena, largura em relação ao lobo superior do olho** - (0) menor; (1) Maior ou igual;
8. **Labro, formato** - (0) truncado, (1) arredondado;
9. **Antena do macho, F-11** - (0) formato irregular; (1) falciforme;
10. **Antena do macho, F-11 (aplicáveis apenas para o estado 9.1)** – (0) afilada; (1) arredondada; (figura 10.c 12.c)

Mesossoma

11. **Pronoto, carena pronotal** - (0) Lamelado; (1) não lamelado;
12. **Pronoto, margem posterior** - (0) quadrada; (1) arredondada;
13. **Pronoto, reentrância umeral** (0) ausente; (1) presente;
14. **Mesepímero, tubérculo** (0) ausente (1) presente;
15. **Mesoscuto, paratégula, formato** (0) lameliforme; (1) digitiforme;
16. **Lobo posterior da tégula** (0) ausente; (1) presente;
17. **Mesoscuto, notáulos** - (0) ausente; (1) presente;
18. **Mesoscuto, nótaulos (aplicáveis apenas para estado 17.1)** (0) raso, (1) pronunciado;
19. **Mesoscuto, macroprontoação** - (0) densa (1) esparsa da região média;
20. **Propódeo, lobos pronotais**, (0) expandido lateralmente; (1) expandido dorsolateralmente; (2) expandido dorsalmente;
21. **Propódeo**, (0) Reto; (1) Arredondado;

- 22. Propódeo, carena lateral** - (0) grande (1) restrita ao ápice, (2) inconspícua;
- 23. Propódeo, concavidade** - (0) Sem concavidade; (1) estreita; (2) profunda;
- 24. Propódeo, estriações transversais na linha da sutura média** - (0) ausente (1) presente;
- 25. Tarso posterior, tarsômero IV, formato (Garcette Barrett, 2014):** (0) com a margem ventral reta; (1) com a margem ventral claramente emarginada;

Metassoma

- 26. T1, largura máxima** - (0) metade ou superior a largura do T2; (1) menor que metade da largura total do T2;
- 27. T1, Fossa apical** - (0) ausente; (1) presente;
- 28. Macho, T6, projeções laterais** - (0) ausente (1) presente;

Genitália

- 29. Cúspide, cerdas (Hermes, 2011)** – (0) pouco abundante; (1) abundante;
- 30. Cúspide lâmina (Hermes, 2011)** – (0) sem projeção; (1) com projeção;
- 31. Dígito, lobo distal** – (0) expandido; (1) curto;
- 32. Edeago, expansão média, tamanho** – (0) curto, (1) alongado;
- 33. Edeago, expansão média, dentes** – (0) ausentes; (1) presentes;
- 34. Edeago, expansão média, ápice** (0) uniforme; (1) estreitamento no ápice;
- 35. Edeago, apódemas laterais** – (0) agudo; (1) arredondado.

Tabela 1. Matriz gerada a partir de caracteres morfológicos mostrando seus diferentes estados. “–” são indicados por estados não aplicáveis e “?” pelos caracteres não vistos.

	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Z. mendozanum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0
<i>H. tarabucensis</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pseudacaromenes</i> sp.	0	1	0	0	0	1	1	0	1	?	?	1	1	0	0	0	0	1
<i>B. dyscherus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>B. wagnerianus</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	?	0	1	1	0	1	0	1
<i>B. sp.</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1

Tabela 1 - Continuação

	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>Z. mendozanum</i>	-	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>H. tarabucensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pseudacaromenes</i> sp.	0	1	1	2	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>B. dyscherus</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>B. wagnerianus</i>	1	2	1	2	2	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?

B. sp.	1	2	1	2	2	2	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
--------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

4.2 Análise filogenética

A análise da matriz de caracteres morfológico (Tabela 1) gerou uma árvore mais parcimoniosa com 46 passos (Fig. 03), com o índice de retenção (RI) de 0,79 e índice de consistência (CI) de 0,86.

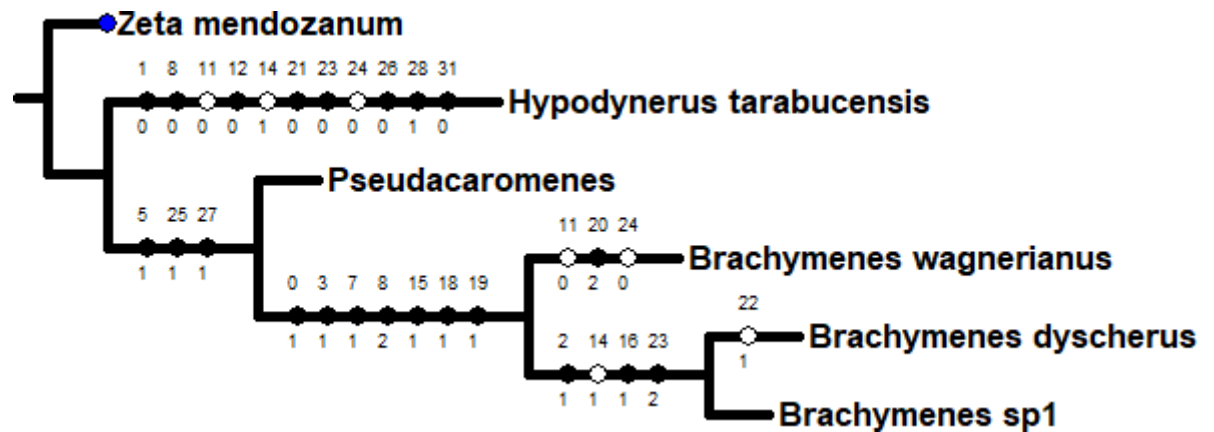


Fig. 03 - Cladograma gerado para *Brachymenes* através de análise de parcimônia. Os círculos vazios indicam as homoplasias enquanto os cheios indicam as sinapomorfias. Os números acima (dos círculos) representam o caráter, e os números abaixo, os estados.

O cladograma resultante demonstrou relações com alto suporte (Fig. 04) entre os grupos externos e o grupo interno, ressaltando a monofilia de *Pseudacaromenes* + *Brachymenes* (GC=73). Esses dois gêneros compartilham quatro sinapomorfias: as estriações no clipeo presentes (caráter 5.1); labro arredondado (caráter 8.1); tarsômero com a margem ventral emarginada (caráter 25.1) e fossa apical presente no T1 (caráter 27.2). Essa relação, no entanto, não é unânime. Os trabalhos de Hermes *et al.* (2014) e Garcette- Barrett (2013) acabam corroborando com o cladograma aqui apresentado, enquanto Grandinete (2017), ao integrar dados moleculares (não obtidos para esses gêneros) e morfológicos, mostra *Brachymenes* distante filogeneticamente de *Pseudacaromenes*, os separando em um clado

neotropical e um com distribuição mundial, respectivamente. Ainda, cada gênero representa a primeira linhagem a se divergir em seus respectivos clados.

Já o gênero *Brachymenes* foi muito bem sustentado por seis sinapomorfias (Fig. 03), sendo elas: Cabeça mais longa do que larga (Caráter 0.1); Largura apical do clípeo (Caráter 3.1); Gena maior ou igual ao lobo superior do olho (caráter 7.1); Mesoscuto com paratégula digitiforme (caráter 15.1); Notáulos pronunciados (caráter 18.1); e Macropontuação esparsa na região média do mesoscuto (caráter 19.1).

Nota-se que o gênero possui poucos caracteres homoplásicos com o grupo externo, o que indica que essas características podem ter surgido independentemente ao longo da história evolutiva desses grupos. Mesmo esses caracteres sendo únicos para o gênero neste trabalho, não podemos inferir como diagnósticos, pois seria necessário um trabalho mais diverso em relação ao número de indivíduos, visto a grande quantidade de Odynerini.

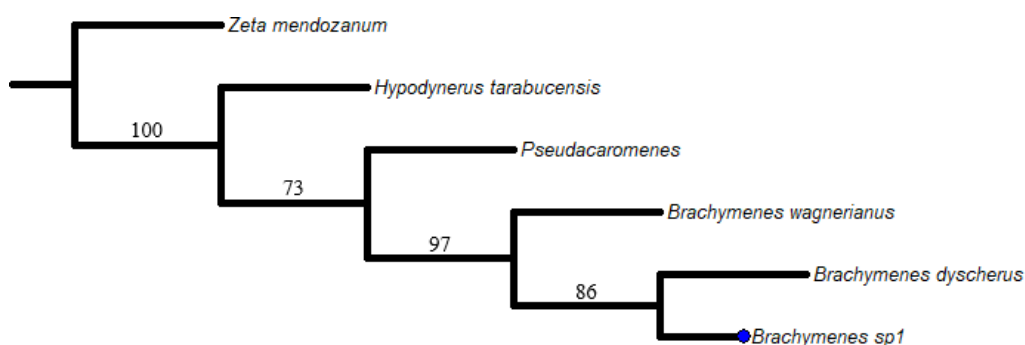


Fig. 04 – Cladograma gerado através de análise por “ramo e limite”. Os números contidos em cada nó indicam o nível de suporte dos ramos.

Apesar deste ser o primeiro estudo que visa estudar as relações entre as espécies de *Brachymenes*, Grandinete (2017) amostrou ambas as espécies então conhecidas, com caracteres diferentes dos presentes neste trabalho, pois buscava resolver relações profundas dentro de Eumenini, e não relações específicas.

A análise ainda suportou *B. dyscherus* e *Brachymenes* sp. 1 como espécies irmãs com um suporte robusto (GC=86) e com quatro sinapomorfias compartilhadas entre elas, como: Cerdas ausentes (caráter 2.1); tubérculos presentes no mesepíremo (caráter 14.1); projeção do lobo inferior da tégula (caráter 16.1) e concavidade do propodeo profunda (caráter 23.2). O tubérculo, antes caráter diagnóstico de *B. dyscherus* proposto por Soika (1990) agora se faz compartilhado com *Brachymenes* sp1.

4.3 Revisão taxonômica

A revisão taxonômica permitiu reconhecer a espécie mexicana como nova bem como atualizar as descrições para as espécies conhecidas para o gênero.

Seguindo o mesmo raciocínio, também foi proposta uma nova chave de identificação para as espécies visando incluir a espécie nova. Este passo se torna ainda mais importante, pois nas avaliações preliminares, quando corria a chave para os espécimes do México, eles eram classificados como *B. dyscherus*, sendo necessária uma atualização nos passos da chave proposta por Giordani Soika, 1990.

As seguintes descrições estão apresentadas abaixo, bem como a chave de identificação para as espécies:

Gênero *Brachymenes* Giordani Soika, 1961

Brachymenes Giordani Soika, 1961: 243; 1978: 16 (Fig. 04 (chave));
1990: 134-142 (revisão).

ESPÉCIE TIPO: *Eumenes wagnerianus*, de Saussure, 1875

Cabeça: Clípeo, em visão frontal um pouco mais comprido do que largo e convexo em vista lateral. Ápice do clípeo apresentando certa concavidade; distância entre os dentes apicais maior em relação à distância dos soquetes antenais. Gena bem desenvolvida, com sua largura maior que em relação ao lobo superior do olho e, em vista lateral, lembrando o formato de uma meia lua, onde

sua região posterior sofre uma diminuição de sua largura. Antenas possuem formato falciforme. Mesossoma: Pronoto com margem posterior arredondada, paratégula digitiforme, mais comprida que larga; Tégula mais longa que larga, margem externa regularmente convexa anteriormente, lobo posterior bem desenvolvido, formando um prolongamento. Mesoscuto e metanoto pouco convexos em vista lateral. Propódeo expandido, com uma depressão acentuada ao longo da linha média. Metassoma: T1 vai sendo alargado gradualmente com a margem lateral não abraçando o S1, o deixando totalmente exposto. Genitália: Cúspide contendo cerdas abundantes; lobo distal do dígito curto; Edeago com expansão média alongada e dotada de dentes apicais; apódemas laterais arredondados; placa basal longa.

Distribuição: O gênero encontra-se em vasta extensão territorial da América do Sul, bem como no Panamá e região oeste do México.

Espécies incluídas: *Brachymenes dyscherus* (de Saussure, 1852), *Brachymenes wagnerianus* (de Saussure, 1875) e a espécie nova descrita *Brachymenes* sp.1. Abaixo, se encontra a chave de identificação para as espécies:

Chave de identificação para as espécies de *Brachymenes* Giordani Soika

1. Mesepímero não apresenta tubérculos (figura 06.b); Tégula não apresenta projeção inferior.....*Brachymenes wagnerianus*
2. Presença de tubérculos no mesepímero (figura 06.a); tégulas apresentam projeção inferior (figura 06.a) 2
3. Último segmento antenal do macho com o ápice afilado (figura. a); T2 normal (Fig. 10.f) *Brachymenes dyscherus*
4. Último segmento antenal com o ápice mais arredondado (figura 07.b); T2 muito convexo em vista lateral (Fig.10.f)..... *Brachymenes* sp.1

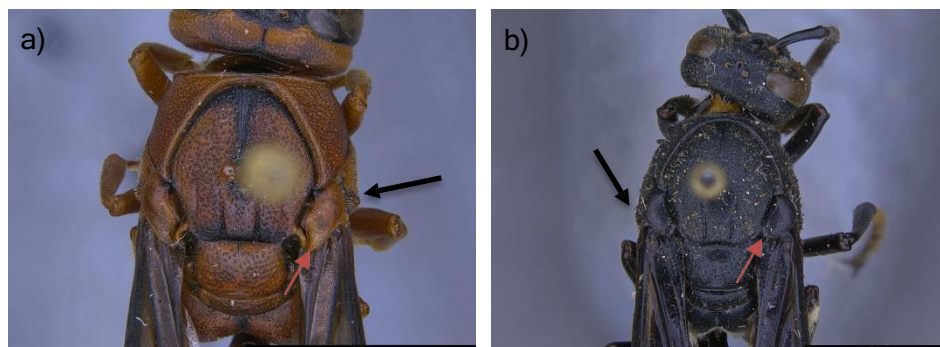


Figura 06 – mesoscuto em vista dorsal. a) *Brachymenes dyscherus*. b) *Brachymenes wagnerianus*. As setas pretas indicam a presença ou ausência de tubérculos, enquanto as setas vermelhas indicam a projeção do lobo posterior da tégula.

***Brachymenes wagnerianus* de Saussure, 1873**

Eumenes wagnerianus de Saussure, 1875: 94 (fêmea, na divisão *Alfa*)

Dalla Torre, 1894: 33 (cat.) 1904: 25 (cat); Zavattari, 1906: 120 (divisão *Alpha*, macho parecido com fêmea); Bertoni, 1918: 189 (comparado a *E. magna*, Equador); Bequaert, 1925: 137 (comparação com *E. dyscherus*); 1949: 126 (subgênero *Alphamenes*, Venezuela).

DADOS DO TIPO: Muséum d'histoire naturelle de Genève, Genebra.

LOCALIDADE DO TIPO: Istimo do Panamá, Panamá.

Eumenes flavicornis de Saussure, 1855: 31 (macho, na divisão *Alpha*, *Venezuela*); Smith 1857; (cat.); Dalla Torre, 1894: 24, (cat.), 1904: 22 (cat.); Bequaert, 1949: 126 (no subgênero *Alphamenes*, lista); Giordani Soika, 1990: 135 (syn *Brachymenes wagnerianus*, de Saussure)

DADOS DO TIPO: Muséum d'histoire naturelle de Genève, Genebra.

LOCALIDADE DO TIPO: Venezuela

Zeteumenes flavicornis, Bertoni, 1934: 110 (dentro do subgênero *Beteumenes*, Venezuela)

Zeteumenes wagneriana, Bertoni, 1934: 110 (dentro do subgênero *Beteumenes*, Venezuela)

Brachymenes wagnerianus, Giordani Soika, 1961: 243; 1990:135 (fêmea, macho; syn.: *E. flavicornis* de Saussure, Panama; Venezuela; Colômbia; Equador; Peru); (Fig. 58-59, 62-64(chave)), Rasmussen e Asenjo, 2009: 38 (lista).

Coloração: Corpo praticamente preto, apresentando as seguintes partes avermelhadas: ápice da mandíbula; base do escapo; região posterior das coxas e S1.

Estrutura: Clípeo com dentes apicais afilados e bem pronunciados; pronoto bastante arredondado e apresentando reentrância umeral bem pronunciada; tégula não apresentando projeção no lobo posterior (figura 09.c); ausência de tubérculos no mesepímero (figura 06.b); escutelo bem convexo, acompanhado pelo metanoto também apresentando maior convexidade; propódeo expandido na porção superior, linha média apresentando concavidade mediana; T1 com haste correspondente a $\frac{1}{3}$ do tamanho total (figura 09.d), com os dois terços apicais alargados continuamente. T2 mais largo que convexo, quase achatado (figura 09.e); S2 com uma ligeira convexidade basal que rapidamente cessa na porção médio apical (figura 09.e).

Escultura: Pontuações seguem o padrão para o gênero; Fóvea pronotal presente, carena pronotal curta; carena pré-tegular presente; Notáulos ocupando quase metade do comprimento do mesoscuto; T1 apresentando fóvea na região apical e não apresenta sulco apical, T1 apresenta um sutil sulco longitudinal (figura 09.d).

Pilosidade: Tomento dourado e regular pelo corpo, com

cerdas mais grossas e abundantes na região do propódeo e pernas; pronoto e mesoscuto com uma maior concentração de cerdas em sua região externa.



Figura 10 - Morfologia de *Brachymenes dyscherus*. (a) Hábito. (b) Face. (c) último flagelômero do macho. (d) T1 em vista dorsal. (e) T2 em vista lateral.

***Brachymenes dyscherus* (de Saussure 1852)**

Eumenes dyschera de Saussure, 1852: 50 (fêmea, África tropical [local errado].

Smith, 1857: 27 (cat). Dalla Torre, 1894: 23 (cat.); 1904: 22 (cat.).

DADOS DO TIPO: Holótipo fêmea - Museum of Natural History, Londres.

LOCALIDADE DO TIPO: África tropical [Local errado]

Eumenes dyscherus; Bequaert, 1925: 135 (concordância correta, *dyscherus*, não *dyschera*; syn. sr. de *E. chalicodoma* de Saussure, *E. magna* Brèthes e *E. centralis* Cameron; distribuição Neotropical e não africana); 1928: 170 (syn. sr. de *E. centralis* Cameron, dentro do subgênero *Delta*); 1949: 126 (no subgênero *Alphamenes*).

Eumenes chalicodoma de Saussure, 1875: 108 (fêmea, na divisão *Zeta*, Brasil: Pernambuco). Schulz, 1906: 214 (no subgênero *Zeta*; Paraguai); Bequaert, 1925: 135 (syn. *E. dyscherus* na divisão *Delta*); Dalla Torre, 1894:20 (cat); 1904:21 (cat).

DADOS DO TIPO: Holótipo fêmea - Muséum d'histoire naturelle de Genève, Genebra.

LOCALIDADE DO TIPO: Brasil, Pernambuco.

Eumenes magna Brèthes, 1903: 258 (fêmea, Brasil, Nova Friburgo; Jundiaí); 1905: 33 (Argentina); 1906: 335 (Argentina).

DADOS DO TIPO: Holótipo fêmea – Museu Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires.

LOCALIDADE DO TIPO: Brasil, Nova Friburgo

Eumenes magnus Zavattari 1911: 53 (Paraguai), 1912 (*E. magnus* na divisão *Alpha*); Bequaert, 1925: 135 (*magnus*; syn. de *E. dyscherus* de Saussure na divisão *Delta*). Strand, 1912: 305. (Fig. 07).

Eumenes centralis, Cameron, 1906: 128 (fêmea, Panamá); Bequaert, 1925: 135 (syn de *Eumenes dyscherus* de Saussura na divisão *Delta*); 1928: 170.

DADOS DO TIPO: Holótipo, fêmea – Londres

LOCALIDADE DO TIPO: Panamá

Eumenes caffer Bequaert, 1918: 275 (cat. Africa tropical) [Identificação incorreta!].

Zeteumenes chalicodoma Bertoni, 1921: 11 (novo gênero, seção *Beta*); 1923 (comparação com *E. magna*); 1934 (no subgênero *Beteumenes*; Pernambuco).

Zeteumenes magna Bertoni, 1921 (seção *Beta*); 1923 (comparação com *chalicodoma*, 1934 (no subgênero *Beteumenes*; Paraguai).

Brachymenes dyscherus Giordani Soika, 1961: 243 (macho); 1990: 135 (chave); 139 (figura 60-61, 64-65): syn (*E. chalicodoma* de Saussure, *E. magna* Brèthes e *E. centralis* Cameron; Panama; Guiana; Colômbia; Ecuador; Bolívia; Peru; Brasil; Paraguai; Argentina); Camilo, 1999: 949-958; 2001: 1005-1012; Rasmussen e Asenjo, 2009 (lista).

Coloração: Possui coloração majoritariamente preta com as seguintes regiões em vermelho: cabeça, mesossoma com inúmeras manchas na região externa do Mesoscuto, tégula, parategula e praticamente todo o metanoto; região da metapleura e pernas.

Estrutura: Pronoto possuindo uma reentrância na região umeral; mesoscuto com uma ligeira depressão na região apical, dando uma falsa impressão de convexidade do escutelo e do metanoto; mesepímero possuindo tubérculos bem pronunciados (figura 06. a); Ângulos propodeais expandidos apicalmente com a linha média do propódeo apresentando uma depressão leve e contínua. T1 com haste apresentando 1,4x o comprimento total e expandindo apicalmente em duas vezes o comprimento da haste (figura 10.e).

Escultura: Pontuações seguem o padrão para o gênero; Fóvea pronotal presente, carena pronotal curta; carena pré-tegular presente; Notáulos ocupando quase metade do comprimento do mesoscuto; T1 apresentando fóvea na região apical e não apresenta sulco apical, T1 apresenta um sutil sulco longitudinal. **Genitália:** Dentes da expansão média pronunciados; Válvula peniana sofrendo alargamento no terço basal.

Notas sobre a fêmea: clipeo um pouco mais largo que comprido; ápice do clipeo com dentes arredondados; distância entre soquetes e olho maior que no macho.



Figura 10 - Morfologia de *Brachymenes dyscherus*. (a) Hábito. (b) Face. (c) último flagelômero do macho. (d) Propódeo. (e) T1 em vista dorsal. (f) T2 em vista lateral.

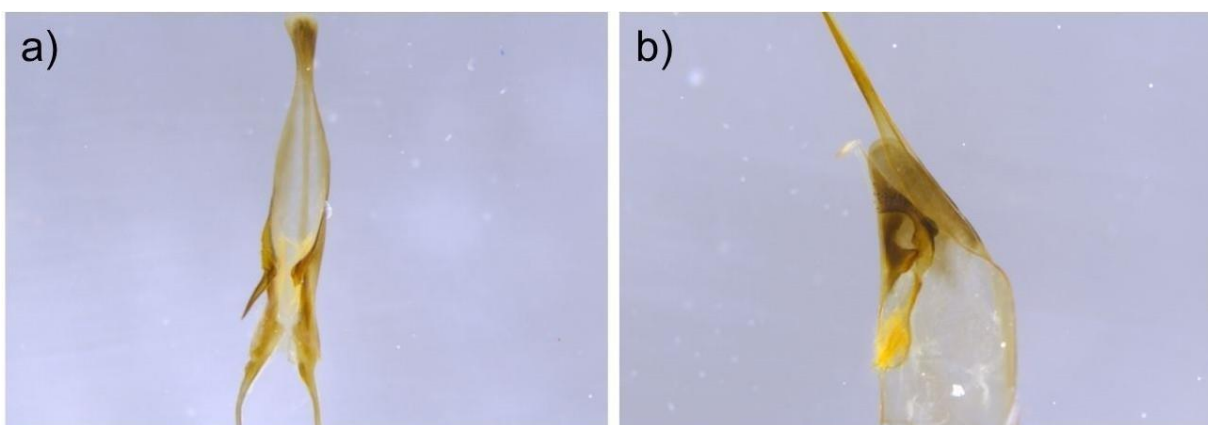


Figura 11 – Genitália do macho de *Brachymenes dyscherus*. a) Edeago em vista ventral. b) Gonóstilo.

Observações: As subespécies *B. d. dyscherus* e *B. d. catharinae* são muito semelhantes morfologicamente sendo separadas apenas por sua coloração. Porém, foi observado que o gradiente de coloração é muito amplo ao ponto de existirem indivíduos que compartilham padrões de coloração de outra subespécie. Outro ponto que separava as subespécies, era o fato da distribuição de *B. d. catharinae* não ser restrita ao sul do Brasil como se imaginava. No entanto, pela falta de machos nas observações, decidimos por não sinonimizar as subespécies.

***Brachymenes* sp.1, Domingues & Lopes, sp. nov.**

DADOS DO TIPO: Holótipo macho - CNIN, Chamela.

LOCALIDADE DO TIPO: México, Jalisco.

Coloração: Alaranjado com as seguintes regiões em preto: Cabeça: fina linha transversal na base da mandíbula; grande mancha que vai da região superior dos alvéolos antenais à região ocelar, ligadas entre si por três linhas longitudinais, uma medial e duas nas laterais; faixa estreita saindo posteriormente e formando um “T” ao chegar na carena occipital; antenas apresentando um degradê base-ápice. Mesoscuto com uma mancha em formato de âncora na região apical que é ligada através de uma mancha longitudinal a uma mancha que ocupa da metade a base do mesoscuto, mancha esta que é confluenta com uma pequena linha na base do escutelo. Sulcos e suturas do metanoto, propódeo além de uma faixa no metepisterno; Metassoma, com exceção da lateral do T1 e S1 e gáster.

Estrutura: Tubérculos no mesepímero presentes; Escutelo um pouco convexo em vista lateral assim como o metanoto; Ângulos propodeais expandidos; linha média longi do propódeo possuindo uma quebra em sua continuidade que faz com que o propódeo apresente uma concavidade mais acentuada apicalmente. T1, em aproximadamente $\frac{2}{3}$ de seu comprimento expandido tanto dorsal quanto lateralmente, com uma leve constrição em seu ápice. S1 completamente

exposto, T2 muito convexo, mais comprido do que alto e um pouco mais comprido do que largo em relação aos outros. **Genitália:** Dentes da expansão média presentes, porém sutis; placa basal do edeago com um leve alargamento no ápice; Válvula peniana mais larga em vista ventral, alargando a partir da metade do comprimento da válvula.

Nome sugerido: Foi escolhido o epíteto *quasimodoi* em homenagem ao personagem Quasímodo do romance “A corcunda de Notre-dame” de Victor Hugo, por conta de seu T2 consideravelmente convexo, lembrando uma corcunda.



Figura 12 - Morfologia de *Brachymenes* sp.1. (a) Hábito. (b) Face. (c) último flagelômero do macho. (d) Propódeo. (e) T1 em vista dorsal. (f) T2 em vista lateral.

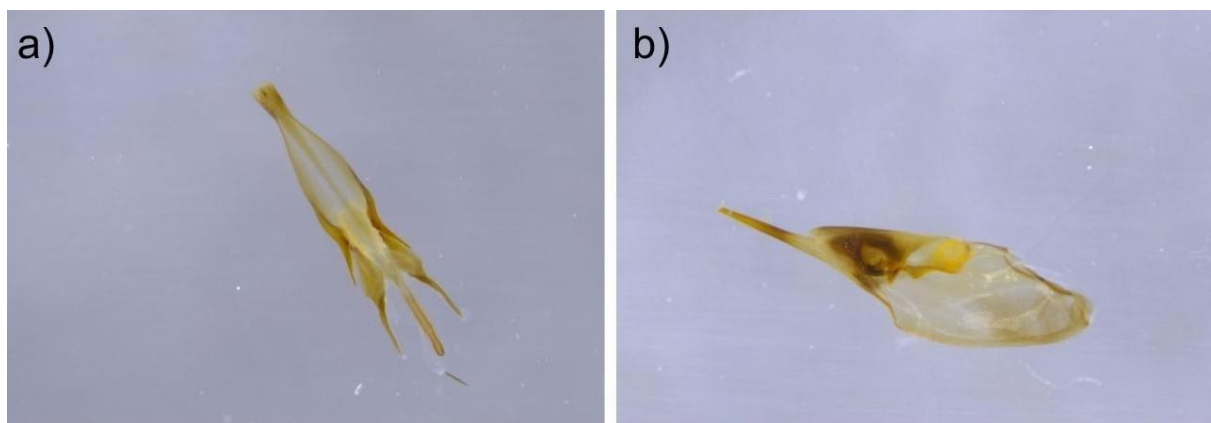


Figura 13 – Genitália do macho de *Brachymenes* sp.1. a) Edeago em vista ventral. b) Gonóstilo.

5. Conclusão

Com a realização desse trabalho, foi possível demonstrar a monofilia de *Brachymenes* Giordani Soika, 1961 e suas relações com os seus grupos mais próximos. Ainda, a revisão taxonômica foi indispensável, pois além de obter uma diagnose mais atualizada para as espécies existentes, foi possível descrever uma nova espécie e ampliar o raio de distribuição para o gênero.

O trabalho ainda demonstrou a importância das coleções entomológicas, uma vez que os materiais que estavam depositados nas coleções entomológicas foram depositados anteriormente à revisão taxonômica de Giordani Soika, 1990.

6. Referências bibliográficas

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**, [s. l.], vol. 117, nº 2, p. 199–218, 2012.

BRANSTETER, M. G. *et al.* Phylogenomic Insights into the Evolution of Stinging Wasps and the Origins of Ants and Bees. **Current Biology**, [s. l.], vol. 27, nº 7, p. 1019–1025, 2017.

CAMILLO, E. A solitary mud-daubing wasp, <i>Brachymenes dyscherus</i> (Hymenoptera: Vespidae) from Brazil with evidence of a life-cycle polyphenism. **Revista De Biología Tropical**, 47(4), 949–958. <https://doi.org/10.15517/rbt.v47i4.19300>. 1999.

CAMILLO, E. Inquilines of *Brachymenes dyscherus* nests with special reference to *Monobia schrottkyi* (Hymenoptera, Vespidae, Sphecidae). **Revista De Biologia Tropical**, [s. l.], vol. 49, nº 3–4, p. 1005–1012, 2001.

CARPENTER, J. M. & MARQUES, O. M. Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). [CD – ROM]. Cruz das Almas — BA, Brasil. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia. Série Publicações Digitais 2. 2001.

CARPENTER, J. M. & GARCETE-BARRET, B. R. A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay** v. 14, p. 52-73. 2002.

CRUCIOL, A. H, et al. Análise Cladística e Revisão Taxonômica das espécies do grupo *Zethus spinosus* (de Saussure) (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). Dissertação (mestrado) — Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, 2022.

DAVIS R. B, et al. The origins of species richness in the Hymenoptera: insights from a family-level supertree. **BMC Evol Biol**. Apr 27;10:109. doi: 10.1186/1471-2148-10-109. PMID: 20423463; PMCID: PMC2873417 2010.

DE SAUSSURE, H.F. 1852–1853. *Etudes sur la famille des vespides 1. Monographie des Guepes solitaires ou de la tribe des Eumeniens*. V. Masson, Paris & J. Cherbuliez, Genebra.

FERNÁNDEZ, F. Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas. In: **[S. l.]: [s. d.]**, 2006. p. 8–35.

GRANDINETE, Y. C. “Cladistic analysis of the neotropical Eumenini (Hymenoptera; Vespidae: Eumeninae)”. Dissertação (doutorado) – Universidade de São Paulo, 2017.

GRIMALDI, D. & ANGEL, M. S. Evolution of the Insects. New York, **Cambridge University Press**, 755p. 1995.

HERMES M. G, et al. On the nesting biology of eumenine wasps yet again: *Minixi brasilianum* (de Saussure) is a builder and a renter... at the same time! (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). **Revista Brasileira de Entomologia**, [s. l.], vol. 59, nº 2, p. 141–142, 2015.

HERMES, et al. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. Cladistics, [s. l.], vol. 30, nº 5, p. 453–484, 2014.

LOPES R. B, et al. Cladistic analysis of *Zethus* Fabricius, 1804 (Hymenoptera, Vespidae): a new subgeneric classification. **Journal of Hymenoptera Research** 82: 253-283. <https://doi.org/10.3897/jhr.82.65760>. 2021.

PETERS, R. S. *et al.* Evolutionary History of the Hymenoptera. **Current Biology**, [s. l.], vol. 27, n° 7, p. 1013–1018, 2017.

PIEKARSKI, P. K *et al.* Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution in Wasps (Vespidae). **Molecular Biology and Evolution**, [s. l.], vol. 35, n° 9, p. 2097–2109, 2018.

GIORDANI SOIKA, G. A. 1961. Notulae vespilogicae XVI. Le specie etiopiche dei generi *Pterocheilus* Kl., *Pseudochilus* SAUSS., *Parachilus* n. gen., e *Pteromenes* n. gen. **Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano** 99: 389–409.

GIORDANI SOIKA, G. A. Revisione degli Eumenidae Neotropici Appartenenti ai generi *Pachymenes* Sauss., *Santamenes* N. Gen., *Brachymenes* G.S., *Pseudacaromenes* G.S., *Stenosigma* G.S. e *Gamma* Zav. (Hymenoptera). **Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia**, v. 39. 1990

SHARKEY, M. J. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. *Zootaxa*, 1668: 521-548. Smith, F. 1857. **Catalogue of Hymenopterous insects in the collection of the British Museum**. 5, Vespidae, London. 2007.