



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

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Ana Helena Cruciol

“Análise cladística e revisão taxonômica das espécies do grupo *Zethus spinosus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)”

São José do Rio Preto

2022

Ana Helena Cruciol

“Análise cladística e revisão taxonômica das espécies do grupo *Zethus spinosus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)”

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof.Dr. Fernando Barbosa Noll

Co-orientador: Dr. Rogério Botion Lopes

São José do Rio Preto

2022

Cruciol, Ana H

Análise cladística e revisão taxonômica das espécies do grupo *Zethus spinosus* de
Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) / Ana Helena Cruciol. -- São José do Rio
Preto, 2023.

71p.: il, tabs., fotos

Orientador: Fernando Barbosa Noll

Coorientador: Rogério Botion Lopes

Dissertação de Mestrado – Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de
Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto.

1. Entomologia. 2. Sistemática Filogenética. 3. Taxonomia. 4. *Zethus*.

“Análise cladística e revisão taxonômica das espécies do grupo *Zethus spinosus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)”

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

Orientador

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes

UFLA – Universidade Federal de Lavras

Dr. Francisco Langeani Neto

UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

São José do Rio Preto

19 dezembro de 2022

Dedicatória

Àqueles que apesar das adversidades, dificuldades e obstáculos,
não desistem antes do fim.

Agradecimentos

É com imensa gratidão e admiração que inicio esses agradecimentos.

Aos meus pais, Enéias e Quézia, pelo incentivo, amor e apoio incondicional ao longo desses anos.

Ao meu irmão, Daniel, pela ajuda e paciência, por me ouvir inúmeras vezes contar do meu trabalho sobre as vespas.

Ao Prof. Dr. Fernando B. Noll, pela oportunidade de ser sua aluna, pela confiança no mestrado, pelo conhecimento e disposição. Obrigada pelo auxílio nesses anos pandêmicos.

Ao meu co-orientador, Dr. Rogério Botion Lopes, por sempre acreditar no meu trabalho e capacidade. Agradeço por todo conhecimento compartilhado, por cada dúvida tirada, discussão, paciência e aprendizado. Obrigada por me ajudar a tornar esse trabalho possível. Agradeço ao Rogério, por dividir comigo a curiosidade sobre ciência, entomologia e, também por compartilhar a vida, obrigada pelo constante apoio.

Aos meus amigos e familiares, por estarem ao meu lado.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Aculeata, pelas conversas e cafezinho. Agradeço em especial ao Gustavo, por me ajudar nas dúvidas burocráticas e a Lara, pelas conversas e parceria na viagem de campo.

Aos professores do PPG em Biodiversidade e ao IBILCE/ UNESP pelo caminho de aprendizado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Epígrafe

“Ninguém ignora tudo. Ninguém sabe tudo. Todos nós sabemos alguma coisa. Todos nós ignoramos alguma coisa. Por isso aprendemos sempre.”

Paulo Freire (1989, p. 39)

RESUMO

Dentre os gêneros neotropicais de Eumeninae, *Zethus* Fabricius, 1804, possui o maior número de espécies e divide-se em seis subgêneros nessa região. A primeira revisão do gênero foi realizada por Bohart & Stange, em 1965, onde propuseram divisões e um dendograma sobre as relações de parentesco entre os grupos de espécies. Entretanto, essas as relações de parentesco propostas não foram obtidas por meio de uma análise filogenética, ou seja, a relação evolutiva do grupo não era apropriadamente estabelecida. Alguns estudos trataram sobre hipóteses filogenéticas de Eumeninae e *Zethus*, porém ainda há uma falta de clareza quanto à relação entre alguns grupos de espécies de *Zethus*, como é o caso do grupo de espécies *Zethus spinosus*. Dessa maneira, o presente trabalho buscou testar a monofilia do grupo *Zethus spinosus* e o seu relacionamento com os demais subgêneros de *Zethus*. Foi realizada uma análise filogenética utilizando como base a morfologia externa dos adultos (machos e fêmeas) e características da genitália masculina. Adicionalmente, foi realizada uma revisão taxonômica do grupo. Foram codificados 60 caracteres morfológicos, os quais foram submetidos a pesagem implícita. Foram obtidas duas árvores cujo consenso recuperou a monofilia de *Zethus spinosus*, bem como *Z. spinosus* foi recuperado como grupo-irmão do subgênero *Zethusculus*. Com base nessa topologia de árvore, o grupo *spinosus* passa a ser considerado um novo subgênero de *Zethus*. Ademais, a revisão taxonômica auxiliou a designar e descrever cinco espécies novas, as quais pertencem agora, ao novo subgênero de *Zethus*.

Palavras-chave: Taxonomia. Filogenia. Dados morfológicos. Análise filogenética. *Zethus*.

ABSTRACT

Among the Neotropical genera of Eumeninae, *Zethus* Fabricius, 1804 has the largest number of species and is divided into six subgenera in this region. The first revision of the genus was carried out by Bohart & Stange in 1965, where they proposed divisions and a dendrogram on the relationships among the species groups. However, these hypotheses were not obtained through a phylogenetic analysis, and therefore, the evolutionary relationship of the group is not properly established. Although some studies have dealt with phylogenetic hypotheses of Eumeninae and *Zethus*, there is still a lack of clarity about the relationship between some species groups, as is the case of the *Zethus spinosus* species group. Thus, the present project sought to test the monophyly of the *Zethus spinosus* group and its relationship with the other subgenera of *Zethus*. Additionally, a taxonomic review of the group was performed. Sixty morphological characters were coded, which were submitted to implied weighting. Two trees were obtained which consensus recovered *Zethus spinosus* as a monophyletic group. In addition, the *spinosus* group was recovered as a sister group to the subgenus *Zethusculus*, making it a new subgenus of *Zethus*. Also, the taxonomical revision helped to assign and describe five new species belonging to this new subgenus of *Zethus*.

Keywords: Taxonomy. Phylogeny. Morphological data. Phylogenetic analysis. *Zethus*.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Modificações no subgênero do gênero <i>Zethus</i>	16
Figura 2 – Árvore Filogenética para o gênero <i>Zethus</i>	17
Figura 3 – Recentes modificações no subgênero <i>Zethus</i>	18
Figura 4 – Caracteres diagnósticos do grupo <i>Zethus spinosus</i>	19
Figura 5 – Espécies do grupo <i>Zethus spinosus</i>	20
Figura 6 – Cladograma do grupo <i>Zethus spinosus</i>	32
Figura 7 – Árvore de suporte <i>Zethus spinosus</i>	33
Figura 8 – Caracteres 22 e 26, sinapomorfias	34
Figura 9 – Tubérculos no metanoto	35
Figura 10 – Clados 1 e 2	36
Figura 11 – Lobo ventral (genitálias)	38
Figura 12 – Clado <i>anisitsii</i>	39
Figura 13 – Arco do gonóstilo (genitálias)	41
Figura 14 – Caracteres diagnósticos do subgênero proposto	45
Figura 15 – Diferença nas pontuações e intensidade	47
Figura 16 – Diferença nos pronotos	47
Figura 17 – Diferença nas pontuações dos tergos II	48
Figura 18 – Neótipo de <i>Zethus anisitsii</i>	51

Figura 19 – <i>Zethus</i> sp.1	54
Figura 20 – <i>Zethus</i> sp. 2	56
Figura 21 – <i>Zethus</i> sp. 3	58
Figura 22 – <i>Zethus</i> sp. 4	60
Figura 23 – <i>Zethus</i> sp. 5	62

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Lista de espécies (anexo I)	68
Tabela 2 – Matriz de caracteres (anexo II)	69

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

T	Tergos
S	Esternos
F	Flagelômeros

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	OBJETIVOS	22
3	MATERIAIS E MÉTODOS	23
3.1	Amostragem taxonômica	23
3.2	Revisão Taxonômica	25
3.3	Análise Filogenética	26
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
4.1	Análise Filogenética	28
4.2	Revisão Taxonômica	42
5	CONCLUSÃO E CONSIDERAÇÕES FINAIS	63
	REFERÊNCIAS	64
	ANEXO I – Lista de Espécies	67
	ANEXO II – Matriz de caracteres	68

INTRODUÇÃO

Hymenoptera corresponde a uma das quatro maiores ordens de insetos, compreendendo abelhas, formigas e vespas e estão representadas até o momento por cerca de 130 mil espécies (Melo *et.al.*, 2012). Esse táxon apresenta muitas espécies que têm valor como parasitas ou predadores de outros insetos e inclui um importante papel na polinização (Triplehorn & Johnson, 2015). Exibem uma grande diversidade de hábitos e complexidade de comportamentos, os quais são observados na organização social e também nas espécies solitárias e subsociais (Triplehorn & Johnson, 2015). Hymenoptera é considerado um grupo monofilético apoiado por 15 sinapomorfias, sendo exemplos: o sistema haplo-diploide de determinação do sexo, a presença dos hámulos (“ganchinhos”) nas asas posteriores e o esporão tibial anterior modificado para outras funções (Melo *et.al.*, 2012).

A ordem divide-se em Symphyta e Apocrita, sendo o primeiro representado basicamente por himenópteros com abdome não peciolado e segmentos abdominais semelhantes entre si. Além disso, o grupo é recuperado como parafilético e a grande maioria das espécies são fitófagas. O segundo, são os que possuem uma constrição entre os dois primeiros segmentos abdominais e possuem uma estrutura denominada propódeo. No caso, Apocrita, é considerado monofilético e tem algumas espécies com o hábito de fitofagia, mas a maior parte das espécies se alimentam de outros pequenos artrópodes (Melo *et.al.*, 2012). Em Apocrita, encontra-se Aculeata, correspondendo às vespas que possuem o ovipositor modificado em ferrão e são divididos em três superfamílias: Chrysidoidea, Apoidea e Vespoidea (Melo *et.al.*, 2012). Dentro de Vespoidea, cuja monofilia não tem sido recuperada (Pilgrim *et. al.*, 2008; Peters *et. al.*, 2017 & Branstetter *et. al.*, 2017), encontramos Vespidae, uma família de vespas amplamente diversificada e cosmopolita.

Atualmente, Vespidae é composta por mais de 5.000 espécies (Piekarski *et al.*, 2018) e está representada por seis subfamílias viventes: Polistinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Euparagiinae, Vespinae. No Brasil, encontram-se apenas as três primeiras delas (Carpenter e Marques, 2001), apesar de Euparagiinae fósseis terem sido recentemente recuperados (Jouault *et.al*, 2021).

Popularmente, no Brasil, as vespas mais conhecidas são os marimbondos (Polistinae) por exibirem comportamento social. Contudo, elas representam somente um quinto das espécies de Vespidae (Pickett e Carpenter, 2010). A subfamília mais diversa corresponde aos chamados eumeníneos, a qual possui majoritariamente hábitos solitários. Eumeninae apresenta cerca de 205 gêneros com mais de 3.755 espécies no mundo (Piekarski *et.al.*, 2018). No Brasil, encontram-se aproximadamente 326 espécies em 30 gêneros (Hermes & Somavilla, 2023). Além do comportamento solitário já mencionado, Eumeninae também é conhecida por apresentar a formação dos seus ninhos em cavidades pré-existentes ou utilizar barro na construção dos ninhos, lembrando em várias construções o formato de “potinhos” ou “panelas” por isso a referência de vespas-oleiras ou potter wasps.

Em 1985, Carpenter & Cumming, realizaram a primeira filogenia centrada em Eumeninae, porém incluindo somente espécies neárticas. Já em 2014, Hermes e colaboradores, realizaram uma análise filogenética mais robusta e Eumeninae passou a ser dividida em três tribos: Zethini, Odynerini e Eumenini.

Os Zethini, tem distribuição global e compõem a tribo com o menor número de espécies, incluindo pouco mais de 350 espécies, distribuídas em 15 gêneros pertencentes às antigas Discoeliinae (=Zethinae) e Raphiglossinae como definidos por Richards (1962). Embora, seja a menor tribo, possui o gênero mais diverso de Eumeninae – *Zethus* Fabricius, 1804, com 279 espécies (Lopes, *et. al*, 2021). Independentemente do gênero estar bem distribuído em grande

parte do mundo, sua diversidade é marcante na região Neotropical (Carpenter & Marques, 2001).

Vale ressaltar que o gênero conta com aproximadamente 230 espécies nas Américas e *Zethus* ainda abrange espécies africanas, australianas, filipinas e orientais (Bohart & Stange, 1965; Giordani Soika, 1979).

No Brasil, Zethini é representada somente pelo gênero *Zethus*, segundo o recente Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil – Vespidae (Hermes & Somavilla, 2023), Zethini está representada por 100 espécies.

Em 1852, De Saussure iniciou o processo de divisão dentro de *Zethus*, criando três divisões: I, II e III (a última denominada div. Didymogastra) podemos observar na figura 1 elucidada por Lopes, 2018. No suplemento de sua monografia (De Saussure, 1855) nomeou os grupos e rearranjou algumas espécies, passando para cinco divisões: Iª Divisão – *Calligaster*; IIª Divisão – *Heros*; IIIª Divisão – *Zethus*; IVª – *Zethusculus* (subdividido em A: a e b; B); Vª Divisão – *Didymogastra* (também subdividido em A, B e C). De Saussure (1875) manteve todas as suas divisões, exceto a primeira, pois a espécie foi realocada de volta ao gênero *Calligaster* de Saussure, 1852. É visto que posteriormente, de Saussure, alterou pouco a pouco o que cada divisão incorporava. Entretanto, mesmo após as modificações, nenhuma delas representava por completo um dos subgêneros atualmente válidos. O que as divisões propostas trazem são agrupamentos baseados em possíveis homoplasias. A divisão *Zethusculus* ainda atingiu o nível de subgênero, mas não contendo as espécies estabelecidas por Saussure (Lopes *et. al.*, 2018).

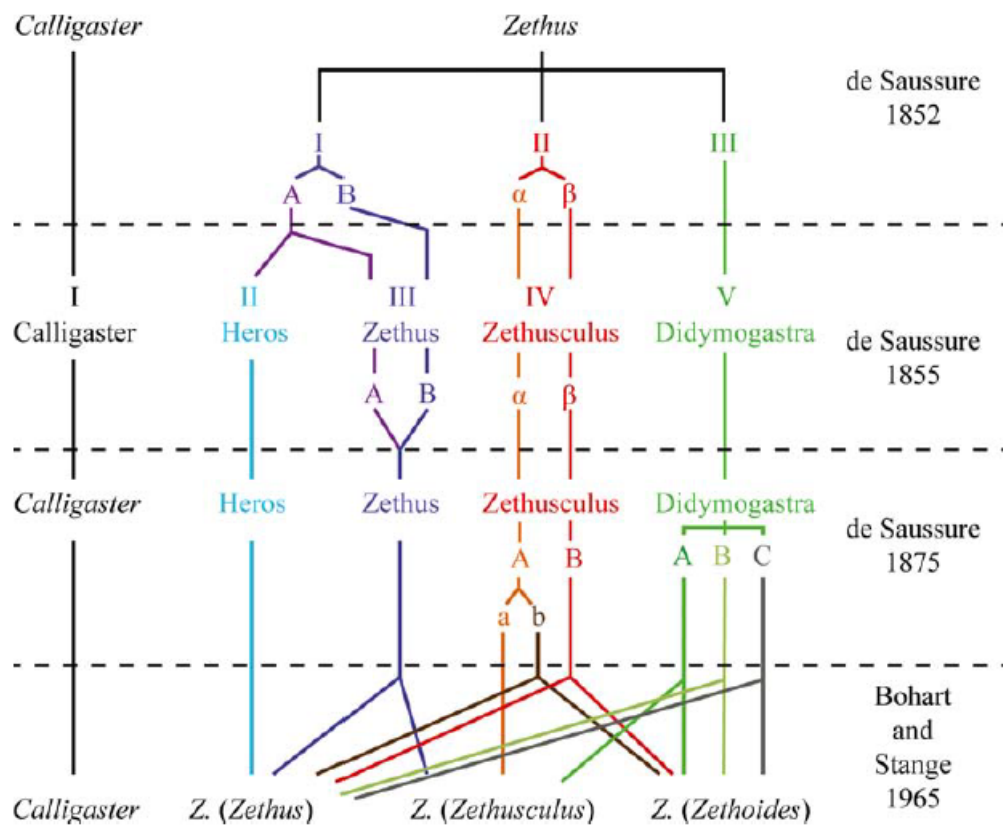


Figura 1. Modificações nos subgêneros do gênero *Zethus* de acordo com o autor e o ano. Fonte: elaborada por Lopes *et. al.*, 2018.

Bohart & Stange (1965) elaboraram uma revisão de *Zethus* Fabricius do Novo Mundo, na qual, os subgêneros de *Zethus* Fabricius, 1804, foram agrupados pela grande similaridade morfológica e então, subdivididos em 29 grupos de espécies. Além disso, dividiram as espécies em grupos que são considerados unidades filogenéticas e propuseram um dendograma, o qual mostra as supostas relações de parentesco entre esses grupos. Para o Novo Mundo, *Zethus*, a priori, ficou dividido em três subgêneros: *Zethus*, *Zethusculus* e *Zethoides*.

Lopes *et. al.*, 2021, realizaram a primeira análise filogenética (figura 2) de *Zethus* Fabricius, 1804, não recuperando sua monofilia. Entretanto, após realizarem alguns ajustes taxonômicos, como por exemplo as mudanças para subgêneros e sinonímias de *Ischnocoelia* e *Ctenochilus*, o gênero *Zethus* foi estabelecido como monofilético.

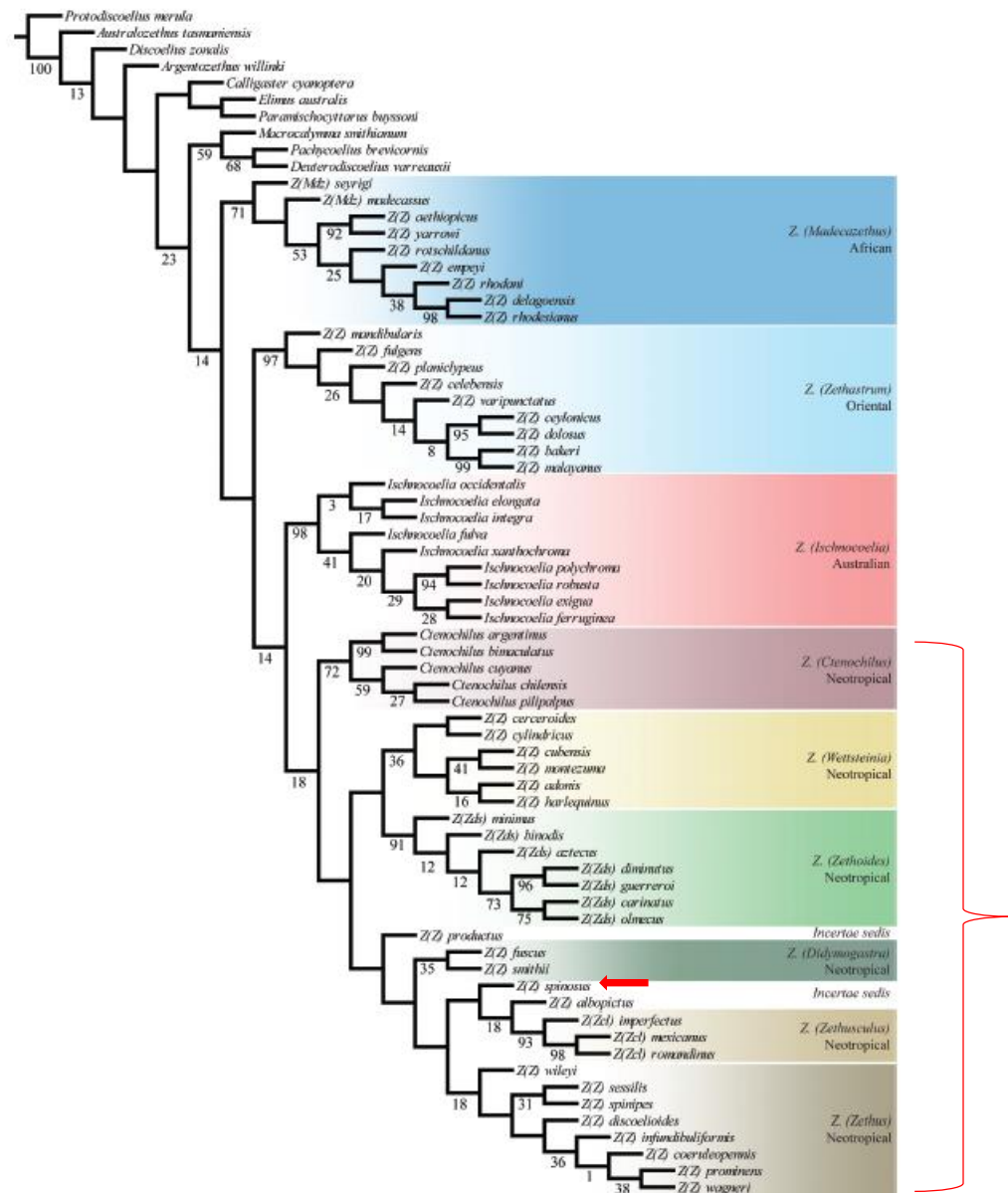


Figura 2. A árvore filogenética para o gênero *Zethus*, proposta por Lopes *et.al.*, 2021. A chave vermelha indica o clado neotropical, o interesse do trabalho. E a seta vermelha, indica a posição de *Zethus spinosus*, incerta na filogenia. Fonte: Lopes *et. al.*, 2021.

Então, com isso propuseram uma nova classificação dos subgêneros, sendo agora, divididos em seis subgêneros no Novo Mundo: *Zethus*, *Zethusculus*, *Zethoides*, *Ctenochilus*, *Didymogastra* e *Wettsteinia* (figura 3). Interessante destacar que *Zethus* foi o subgênero que

mais se modificou taxonomicamente, pois era parafilético, já *Zethusculus* e *Zethoides* mantiveram-se sem alterações.

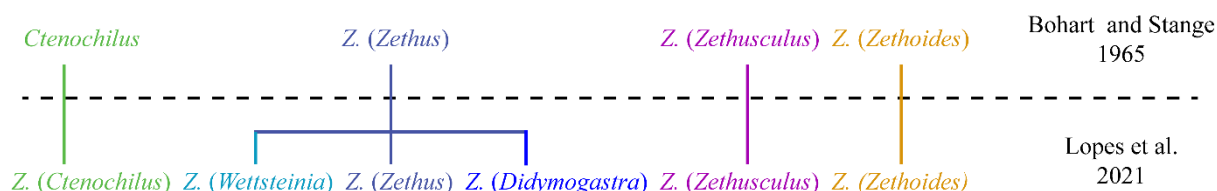


Figura 3. Recentes modificações nos subgêneros do gênero *Zethus* de acordo com o autor e o ano.

Todavia, Lopes *et al.*, 2021, ainda revelaram incongruências na classificação atual de alguns grupos de espécie, como é o caso do grupo *Zethus spinosus*, uma vez que o clado que contém *Zethus spinosus* apoia-se em apenas uma única sinapomorfia – a posição do tubérculo adjacente no T3. Desse modo, a validade do posicionamento do grupo é questionável, uma vez que essa relação de caráter foi confirmada apenas em alguns terminais (*Z. (Zethoides)*, *Z. spinosus* e *Z. coeruleopennis*) e não para outros, pois não apresentam o tubérculo, configurando em baixo suporte para o clado (Lopes *et al.*, 2021). No entanto, vale mencionar que o grupo *Z. spinosus*, foi agrupado por Bohart & Stange (1965) no subgênero *Zethus* e na filogenia sugerida por Lopes *et al.*, 2021, ficou posicionado próximo a *Zethusculus* (figura 2), mas deixado como *Incertae sedis* pelo baixo suporte para a relação. Entretanto, vale esclarecer que o grupo de espécies *Zethus spinosus*, ficou incerto na filogenia, pelo baixo suporte apresentado, porém mesmo assim, há um posicionamento do grupo na árvore.

O grupo *Zethus spinosus* encontra-se distribuído nas áreas tropicais da América do Norte e Sul. Apresentam como diagnose: o macho com o esternito 7 (S7) plano com um entalhe amplo e raso, com uma fina membrana translúcida e a genitália superdesenvolvida, principalmente no gonocoxito, característica única e exclusiva que relaciona o grupo. As fêmeas

apresentam o clípeo apenas pontuado, sem estrias e o tergo VI com uma depressão mediana obtusa (figura 4).



Figura 4. Caracteres diagnósticos do grupo *Zethus spinosus*: *Zethus nicaraguenses*, **a)** Macho, com entalhe e lamela translúcida no S7; *Zethus sinuostylus*, **b)** é possível notar a genitália externalizada e desenvolvida; *Zethus excavatus*, **c)** clípeo da fêmea apenas pontuado; *Zethus anisitsii*, **d)** T6 exibindo uma depressão mediana obtusa profunda. Entretanto, nas imagens **e** e **f**, *Zethus nicaraguenses*, podemos notar a depressão, porém rasa.

O grupo *Zethus* (*Zethus*) *spinosus* é formado pelas seguintes espécies (imagem 2): *Z.* (*Zethus*) *anisitsii* Brèthes, 1906; *Z.* (*Zethus*) *coroicae* Bohart e Stange, 1965; *Z.* (*Zethus*) *dubius*

Smith, 1857; *Z. (Zethus) excavatus* Bohart e Stange, 1965; *Z. (Zethus) gonostylus* Bohart e Stange, 1965; *Z. (Zethus) nicaraguenses* Zavattari, 1912; *Z. (Zethus) spinosus* Saussure, 1857 e *Z. (Zethus) sinuostylus* Lopes, 2014.

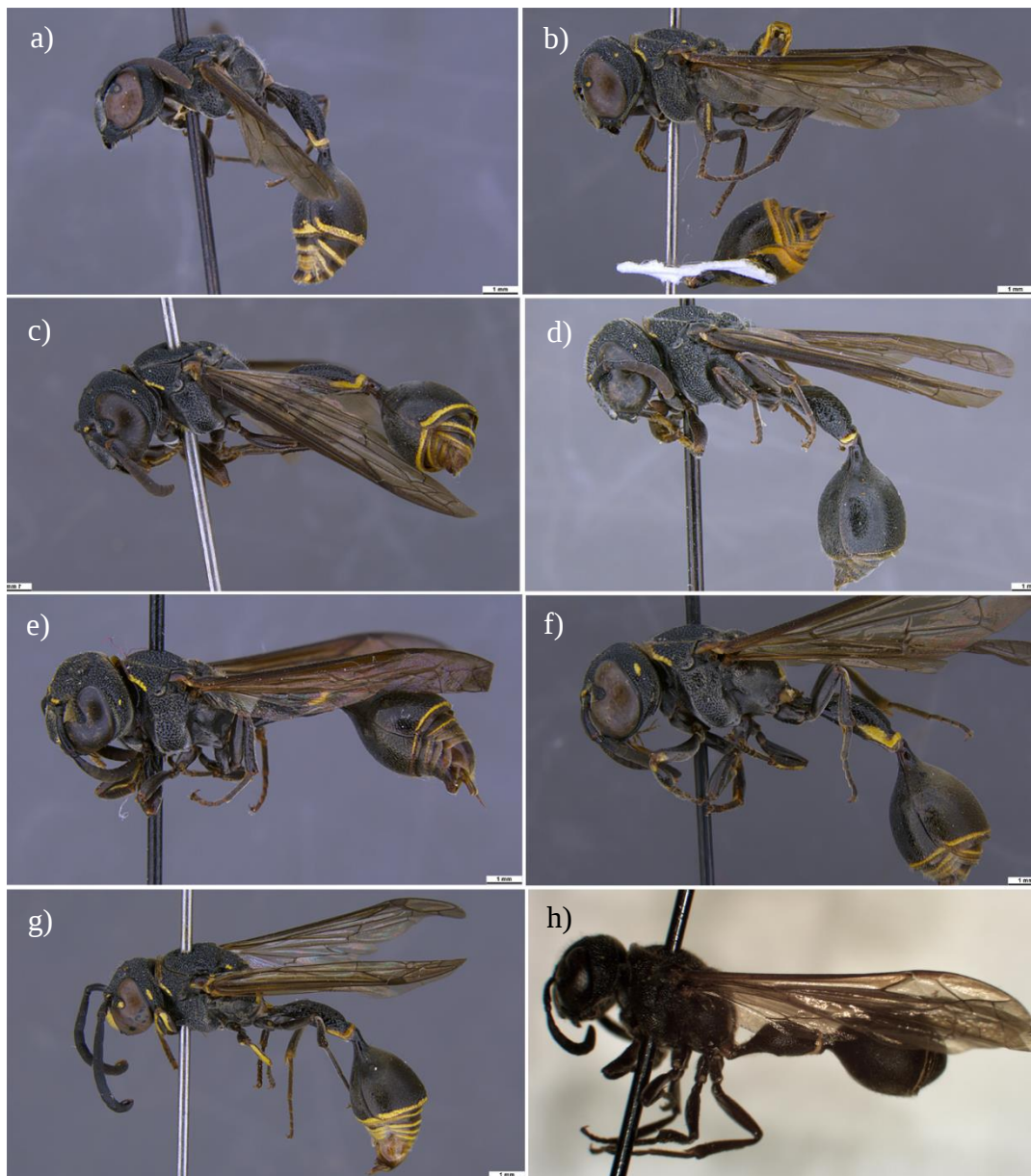


Figura 5. Espécies que compõem o grupo *spinosus*, respectivamente: a) *Zethus anisitsii*; b) *Zethus excavatus*; c) *Zethus nicaraguenses*; d) *Zethus gonostylus*; e) *Zethus spinosus*; f) *Zethus dubius*; g) *Zethus sinuostylus*; h) *Zethus coroicae*, fotografia do holótipo fornecida pelo “Entomological Collection of Swiss Federal Institute of Technology”.

Tendo em vista a necessidade de estabelecer uma proposta filogenética para o grupo, o projeto buscou testar a monofilia, bem como compreender a relação filogenética entre as espécies do grupo *Zethus spinosus* e os demais grupos de espécie.

Além disso, foi proposta a realização de uma revisão taxonômica para o grupo como forma de auxiliar e subsidiar de maneira mais coerente a recuperação da filogenia que depende de uma boa delimitação de seus terminais. Também é importante mencionar que o holótipo da espécie *Z. (Zethus) anisitsii* Brèthes, 1906, encontra-se desaparecido. No caso, a designação de uma espécie como neótipo, fez-se necessária pela dificuldade em identificar a espécie *Z. (Zethus) anisitsii* e comparar com as demais espécies. Também, haviam espécimes que não estavam enquadradas em nenhum grupo de espécie, portanto, a revisão taxonômica corroborou para designar ao táxon correspondente e, logo na descrição dessas novas espécies. Esses elementos sem sombra de dúvida poderão contribuir para um melhor entendimento do grupo, subgênero e gênero.

1. OBJETIVOS

Testar a monofilia do grupo *Zethus (Zethus) spinosus* e as suas relações filogenéticas com os outros grupos de espécies, empreender uma revisão taxonômica e elaborar uma nova chave de identificação.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Amostragem taxonômica

As espécies utilizadas como grupo interno foram: *Z. (Zethus) anisitsii* Brèthes, 1906; *Z. (Zethus) coroicae* Bohart e Stange, 1965; *Z. (Zethus) dubius* Smith, 1857; *Z. (Zethus) excavatus* Bohart e Stange, 1965; *Z. (Zethus) gonostylus* Bohart e Stange, 1965; *Z. (Zethus) nicaraguenses* Zavattari, 1912; *Z. (Zethus) spinosus* Saussure, 1857 e *Z. (Zethus) sinuostylus* Lopes, 2014.

Para os grupos externos foram utilizadas: *Zethus (Ischnocoelia) fulvus* von Schultess, 1910; *Zethus (Ctenochilus) pilipalpus* Spinola, 1851; *Z. (Zethus) cylindricus* Fox, 1899; *Z. (Zethoides) diminutus* Fox, 1899; *Z. (Zethoides) aztecus* Saussure, 1857; *Z. (Zethus) fuscus* Perty, 1833; *Z. (Zethus) smithii* Saussure, 1855; *Z. (Zethusculus) imperfectus* Fox, 1899; *Z. (Zethusculus) mexicanus* Linnaeus, 1767; *Z. (Zethusculus) romandinus* Saussure, 1852; *Z. (Zethus) spinipes* Say, 1837; *Z. (Zethus) infundibuliformis* Fabricius, 1804; *Z. (Zethus) coeruleopenis* Fabricius, 1798; *Z. (Zethus) prominens* Fox, 1899; *Z. (Zethus) discoelioides* Saussure, 1852 e *Z. (Zethus) wagneri* Bohart e Stange, 1965.

Vários táxons foram usados como grupos externos, pois o grupo *Zethus spinosus* tem posicionamento incerto (*insertae sedis*), e suas relações filogenéticas não são bem estabelecidas. Foi escolhido *Zethus (Ischnocoelia) fulvus* como referência para o enraizamento da árvore filogenética por ser considerado grupo-irmão do clado neotropical, com isso torna-se possível acompanhar as alterações dos caracteres ao longo do gênero até o cerne do problema, a relação entre o grupo *spinosus*, *Zethus (Zethus)* e *Zethus (Zethusculus)*.

Abaixo, estão as instituições com as coleções cujo material do grupo *Zethus (Zethus) spinosus* foi examinado:

FSAC: Florida State Arthropod Collection, Gainesville, EUA.

DZUP: Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.

DZSJR – Hymenoptera: Coleção de Hymenoptera, Depto. De Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, Brasil.

MHNG: Muséum d'Histoire Naturelle, Genebra, Suíça.

MCNG: Museo Civico di Storia Naturale di Genova, Genova, Itália.

MPEG: Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil.

RPSP: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil.

CEUFLA: Coleção entomológica, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil.

Foram examinadas um total de 57 espécimes distribuídos em 13 morfoespécies enquadradas no grupo *Z. spinosus*. A lista de material examinado com as informações de identificação e coleta, encontram-se no material suplementar, no anexo I.

Ademais, foi identificado que a espécie em mãos, *Zethus coroicae*, não correspondia com as descrições, portanto sendo potencialmente uma possível espécie nova. Para as análises foi solicitado o holótipo que se encontra na “Entomological Collection of Swiss Federal Institute of Technology”, em Zurich. Porém, somente obtivemos algumas fotos do material, das quais não foram suficientes e claras para tornar viável a inclusão da espécie nas análises.

2.2 Revisão Taxonômica e dados morfológicos

Os caracteres utilizados para a revisão taxonômica foram levantados a partir da morfologia externa dos adultos – machos e fêmeas – e caracteres da genitália masculina. Foram examinados por meio de estereoscópio (Leica M205C). Os caracteres observados foram fotografados por uma câmera (câmera FlexACAMC1) acoplada ao estereoscópio. As imagens foram capturadas utilizando o programa Leica Application Suit-X (LAS) e foram tratadas utilizando o Adobe Photoshop 2022.

O levantamento incluiu a observação e anotação da morfologia sendo codificada em caracteres neomórficos ou transformacionais – os primeiros correspondentes a inovações, estruturas novas e ausentes em outros pontos da filogenia, e os últimos correspondentes às várias formas de uma mesma estrutura em diferentes táxons (Serenó, 2007).

Para a extração e análise das estruturas da genitália, o metassoma foi amolecido em câmara úmida. Em seguida, no estereoscópio e com auxílio de pinça entomológica a genitália foi extraída. Após a extração, a genitália foi depositada em um microtubo numa solução de hidróxido de potássio, KOH 10%, para clareamento e remoção de musculatura/tecido indesejável, por aproximadamente 24 horas. A base (KOH) foi neutralizada imergindo a genitália em solução de ácido acético 10%. Posteriormente, foram lavadas em água e examinadas por meio de estereoscópio e microscópio, fotografadas e, quando necessário, desenhadas com auxílio de câmera clara. Encerradas as análises, as genitálias, então acondicionadas em microtubos com glicerina fixados no alfinete juntamente com os seus respectivos espécimes.

A terminologia utilizada para a morfologia e caracteres seguiu a literatura, ajustando-se à especificidade do grupo de interesse. Utilizou-se como referências para a terminologia,

principalmente, os trabalhos de Bohart e Stange (1965); Carpenter e Marques (2001); Pickett e Carpenter (2010); Hermes *et al.* (2014); Lopes e Noll (2018); Lopes *et al.*, (2021) e para as genitálias, seguiu-se além desses trabalhos, Bitsch, J. (2012). Além disso, com as observações foram propostos e adicionados novos caracteres, bem como a reformulação de outros caracteres já descritos. As seguintes abreviações foram utilizadas: tergos (T); externos (S); e flagelômeros (F).

2.3 Análise Filogenética

Após o levantamento de caracteres, construiu-se uma matriz utilizando o programa Winclada (Nixon, 1999-2002). Posteriormente, com o programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) buscou-se a árvore mais parcimoniosa. A ilustração da árvore consenso foi elaborada no software Winclada (Nixon, 1999-2002) e foram utilizados apenas caracteres não-ambíguos.

Optou-se pelo esquema de pesagem implícita de caracteres, de modo a conferir menor peso aos caracteres homoplásticos (Farris, 1969; Goloboff, 1993; Goloboff *et al.*, 2008). Para definição de *k* foi utilizado um script (setk.run) elaborado por Salvador Arias (detalhes em Goloboff *et al.*, 2008a).

Os algoritmos de busca usados estavam no modo padrão (“*default*”), a não ser os especificados a seguir. A busca foi realizada com todos os algoritmos de “*New Technology Search*”: Busca Setorial; Ratchet com 200 iterações (“*Number of iterations...total number = 200*”) e com fase de perturbação regulada para oito, tanto para cima quanto para baixo (“*Perturbation phase...Up-weighting prob. = 8; Down-weighting prob. = 8*”); Drift com 20 ciclos (“*Number of cycles...Cycles = 20*”); e Fusão de Árvore com 20 turnos (“*Rounds = 10*”).

Expandiu-se a memória para reter até 10000 árvores por meio das opções “*Settings/Memory/Max. Trees = 10000*”. O menor comprimento de árvore foi encontrado 100 vezes (“*Find min. length = 100*”) e a “*Random Seed*” deve ser igual a zero.

No caso da ocorrência de mais de uma árvore com menor número de passos, o consenso estrito foi usado por meio das opções *Trees/Consensus/Calculate = Strict, Using = all trees, Include = all taxa*.

O suporte dos clados é importante, pois serve para demonstrar que há mais evidência a favor do que contra o grupo resultante da análise (Goloboff *et al.*, 2003). Assim, testou-se o suporte por reamostragem simétrica (Goloboff *et al.*, 2003), com 10.000 replicações e apresentados os valores dos grupos contraditórios (GC).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análise filogenética

No total, foram codificados 60 caracteres, sendo correspondentes: 15 da cabeça, 16 do mesossoma, 13 do metassoma e 16 caracteres de genitália masculina. Os caracteres e a codificação, são apresentados abaixo:

Cabeça

0. Clípeo, margem apical: (0) reta; (1) côncava; (2) convexa.
1. Clípeo, dentes laterais: (0) inconspícuos; (1) conspícuos.
2. Clípeo, dente mediano: (0) ausente; (1) presente.
3. Fêmea, clípeo estriadopontuado: (0) ausente; (1) presente.
4. Fêmea, clípeo microestriado (0) ausente; (1) presente.
5. Palpos labiais, número de palpômeros: (0) 4; (1) 3; (2) 2.
6. Vértice posterior ao olho: (0) não elevado; (1) elevado.
7. Elevação na região intraoceolar: (0) ausente; (1) presente.
8. Carena interantenal longitudinal: (0) ausente; (1) presente.
9. Carena interantenal transversal: (0) ausente; (1) presente.
10. Macho, antena, F11, achatamento dorsoventral: (0) ausente; (1) presente.
11. Macho, antena, ápice do flagelo: (0) gancho; (1) enrolado.
12. Carena hipostomal: (0) ausente; (1) presente.
13. Carena hipostomal, extensão: (0) interrompida posteriormente; (1) completa.
14. Gena, margem: (0) regular; (1) sinuosa.

Mesossoma

15. Pronoto, face anterior côncava: (0) ausente; (1) presente.
16. Pronoto, lamela pronotal, extensão: (0) reduzida; (1) desenvolvida.
17. Tégula, margem externa elevada, extensão: (0) interrompida no meio; (1) metade posterior; (2) completa.
18. Carena pré-tegular: (0) ausente; (1) presente.
19. Carena epicnemia, porção dorsal: (0) incompleta; (1) completa.
20. Mesoescuto, linhas parapsidais: (0) ausente; (1) presente.
21. Mesoescuto, notáulices: (0) ausente; (1) presente.
22. Fêmea, mesoescuto, pontuação discoide: (0) ausente; (1) presente.
23. Metanoto, tubérculo mediano: (0) ausente; (1) presente.
24. Metanoto, tubérculo mediano, intensidade: (0) reduzido; (1) proeminente.
25. Metanoto, tubérculo mediano, formato: (0) achatado/robusto; (1) afilado/delgado.
26. Coxas anteriores, carena anterior: (0) ausente; (1) presente.
27. Tíbia mediana, número de esporões apicais: (0) 0; (1) 1; (2) 2.
28. Tíbia posterior, distribuição dos espinhos: (0) espalhados; (1) fileira.
29. Propódeo, lamela propodeal apical: (0) ausente; (1) presente.
30. Propódeo, abertura dorsal: (0) ausente; (1) presente.

Metassoma

31. Haste do T1 em relação a haste T2: (0) Iguais; (1) $T1 > T2$; (2) $T1 < T2$.
32. T2, parte apical com faixa macropontuada: (0) ausente; (1) presente.
33. T2, faixa apical macropontuada, aspecto: (0) regular/homogêneo; (1) irregular/desnivelado.

- 34. T2, angulação apical mediana: (0) ausente; (1) presente.
- 35. T2, lamela com angulação apical mediana: (0) ausente; (1) presente.
- 36. S3, lamela, extensão: (0) reduzida; (1) desenvolvida; (2) ausente.
- 37. S3, lamela, lobo lamelar projetando-se subapicalmente ao esclerito: (0) ausente; (1) presente.
- 38. S3, lamela, dentição lamelar lateral: (0) ausente; (1) presente.
- 39. S3, grádulo: (0) ausente; (1) presente.
- 40. Fêmea, T6, depressão longitudinal subapical: (0) ausente; (1) presente.
- 41. Fêmea, T6, depressão longitudinal subapical, intensidade: (0) rasa, sem tubérculos laterais; (1) profunda com tubérculos laterais.
- 42. Macho, S7, entalhe: (0) ausente; (1) presente.
- 43. Macho, S7, lamela translúcida: (0) ausente; (1) presente.

Machos, Genitálias

- 44. Gonocoxito, ápice: (0) reto; (1) curvo.
- 45. Gonóstilo, ápice: (0) reto; (1) curvo.
- 46. Gonóstilo, ápice curvo: (0) simples; (1) sinuoso.
- 47. Gonóstilo, arco: (0) ausente; (1) presente.
- 48. Gonóstilo, arco, espessura: (0) afilado; (1) robusto.
- 49. Edeago, lobo ventral fusionado ao apódema: (0) ausente; (1) presente.
- 50. Edeago, lobo ventral, orientação: (0) exposto ventralmente; (1) dobrados para o interior.
- 51. Edeago, lobo ventral, margem: (0) liso; (1) denteado; (2) franchado.
- 52. Apófise, formato: (0) arredondado; (1) agudo.
- 53. Apódema, ápice: (0) achatado; (1) cônico.
- 54. Edeago, placa basal: (0) reduzida; (1) desenvolvida.

- 55. Edeago; placa basal, formato: (0) afilada; (1) larga.
- 56. Edeago, dorso, formato de “corcunda”: (0) ausente; (1) presente.
- 57. Dígito, projeção basal: (0) ausente; (1) presente.
- 58. Cúspide, projeção basoventral: (0) ausente; (1) presente.
- 59. Cúspide, tufo apical: (0) ausente; (1) presente.

Como mencionado, haviam espécies morfotipadas que foram incluídas na análise filogenética e posteriormente, também foram descritas. Essas novas espécies são apresentadas na seção 4.2, item referente a revisão taxonômica. A matriz obtida pela atribuição de cada caráter e o seu estado a cada terminal são apresentados no material suplementar no anexo II. A análise filogenética recuperou duas árvores, cujo consenso está apresentado na figura 6. A busca foi realizada utilizando a pesagem implícita e o valor da constante K gerado pelo script foi de $K= 3,75$.



Figura 6: Cladograma para o grupo *Zethus spinosus*, obtido através da análise implícita com $K = 3,75$. Os números representados em cada nó, representam os caracteres (acima) e os seus estados codificados (abaixo). Os círculos vazios representam as sinapomorfias homoplásticas e os cheios indicam as sinapomorfias únicas.

Como resultado da análise filogenética, podemos observar a monofilia do grupo *Zethus spinosus*, embora sustentada por apenas duas sinapomorfias (figura 6 e figura 8), mas com um bom suporte (GC=82), visto na figura 7, abaixo:

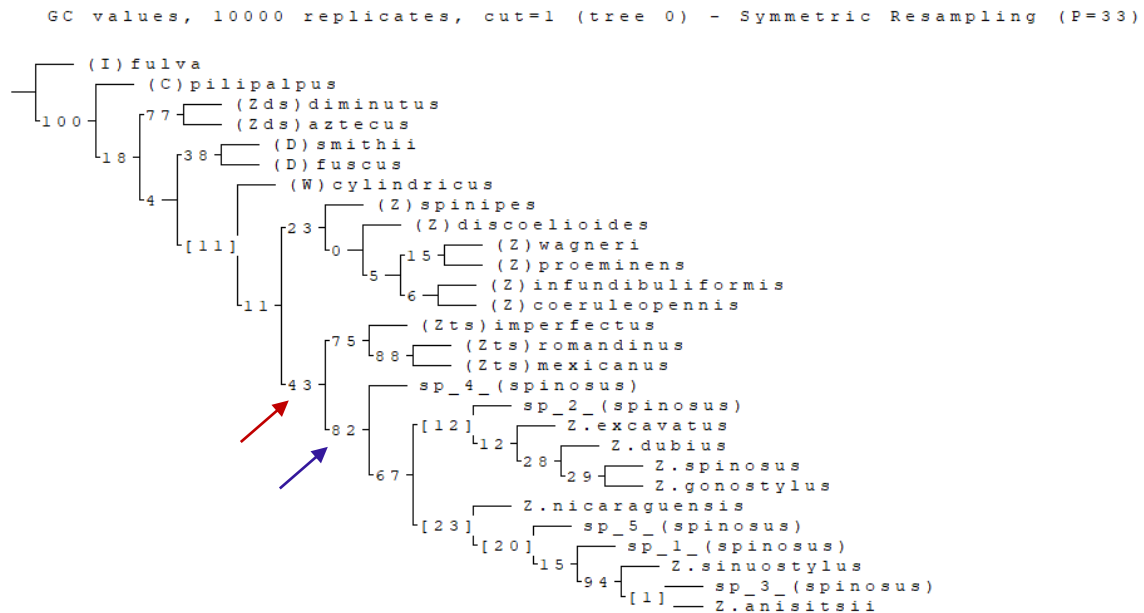


Figura 7: Cladograma obtido por análise implícita usando valor de k. Os números representados em cada nó, representam o suporte dos ramos realizados por reamostragem simétrica. Seta vermelha, indica o número de suporte para a relação entre *Zethus* (*Zethusculus*) e o grupo *spinosus*. E a seta azul, indica o número de suporte para o grupo *spinosus*.

O posicionamento recuperado na árvore filogenética para o grupo *spinosus* foi mais robusto, uma vez que se encontra com suporte significativo e posicionado como grupo-irmão do subgênero *Zethusculus*. Bohart & Stange, 1965, ao proporem o dendograma com as relações de parentesco organizaram *Zethus spinosus* no subgênero *Zethus* (*Zethus*) e Lopes *et.al.*, 2021, recuperou o grupo *spinosus* como incerto em sua análise filogenética, pois não houve suporte junto com o subgênero *Zethusculus*. Contudo, podemos observar na análise filogenética para o grupo que a relação de grupo-irmão é suportada pelos caracteres 22 e 26, respectivamente a ausência da pontuação discoide e presença da carena na coxa anterior (figura 8). A relação de

grupo-irmão entre os táxons recuperou um suporte (GC=43) adequado para sustentar esse posicionamento. Um apontamento interessante é a semelhança morfológica muito próxima entre *Zethusculus* e o *Z. spinosus*, visto que a maioria dos caracteres compartilhados são observados em *Zethus (Zethusculus) imperfectus*, ou seja, na base do subgênero *Zethusculus*.

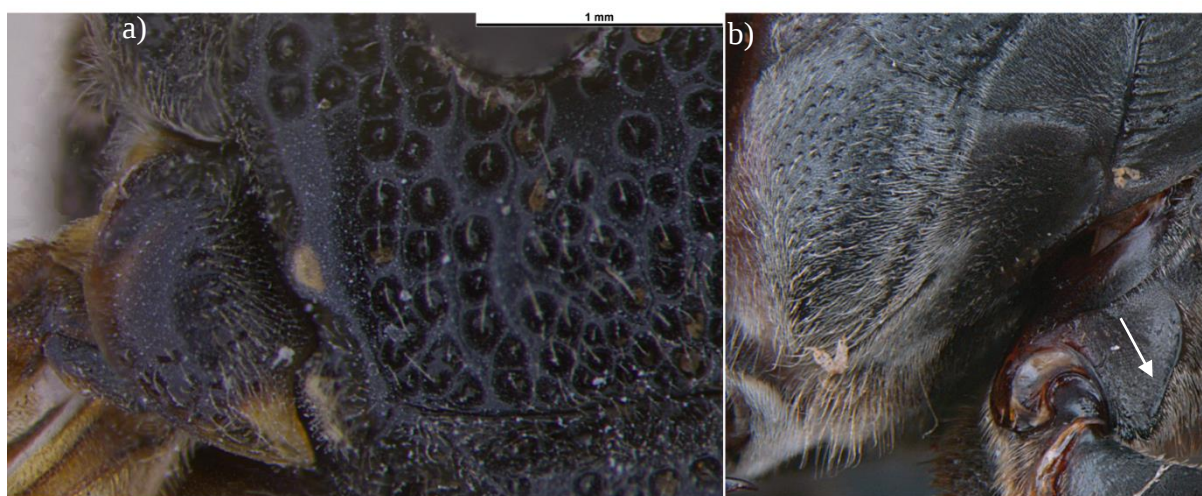


Figura 8. Sinapomorfias que sustentam a relação de grupo-irmão de *spinosus* com o subgênero *Zethusculus*. *Zethus anisitsii*, **a)** apresenta apenas uma projeção, mas a pontuação discoide é ausente; *Zethus mexicanus*, **b)** presença da carena anterior na coxa anterior.

Portanto, a análise filogenética sustenta *Zethus spinosus* como um novo subgênero para o clado neotropical.

Para facilitar a discussão, os clados foram enumerados ou foram-lhes atribuídos nomes e as relações entre eles são discutidas abaixo, as comparações para as discussões seguiram a literatura associada à Bohart&Stange, 1965 e Lopes *et. al.*, 2021.

Examinando a filogenia (figura 6) observamos que duas linhagens são separadas pela ausência e presença do tubérculo no metanoto (figura 9). O ramo 1, representado por apenas sp. 4, traz a ausência do tubérculo como uma alteração importante para a redefinição do grupo.

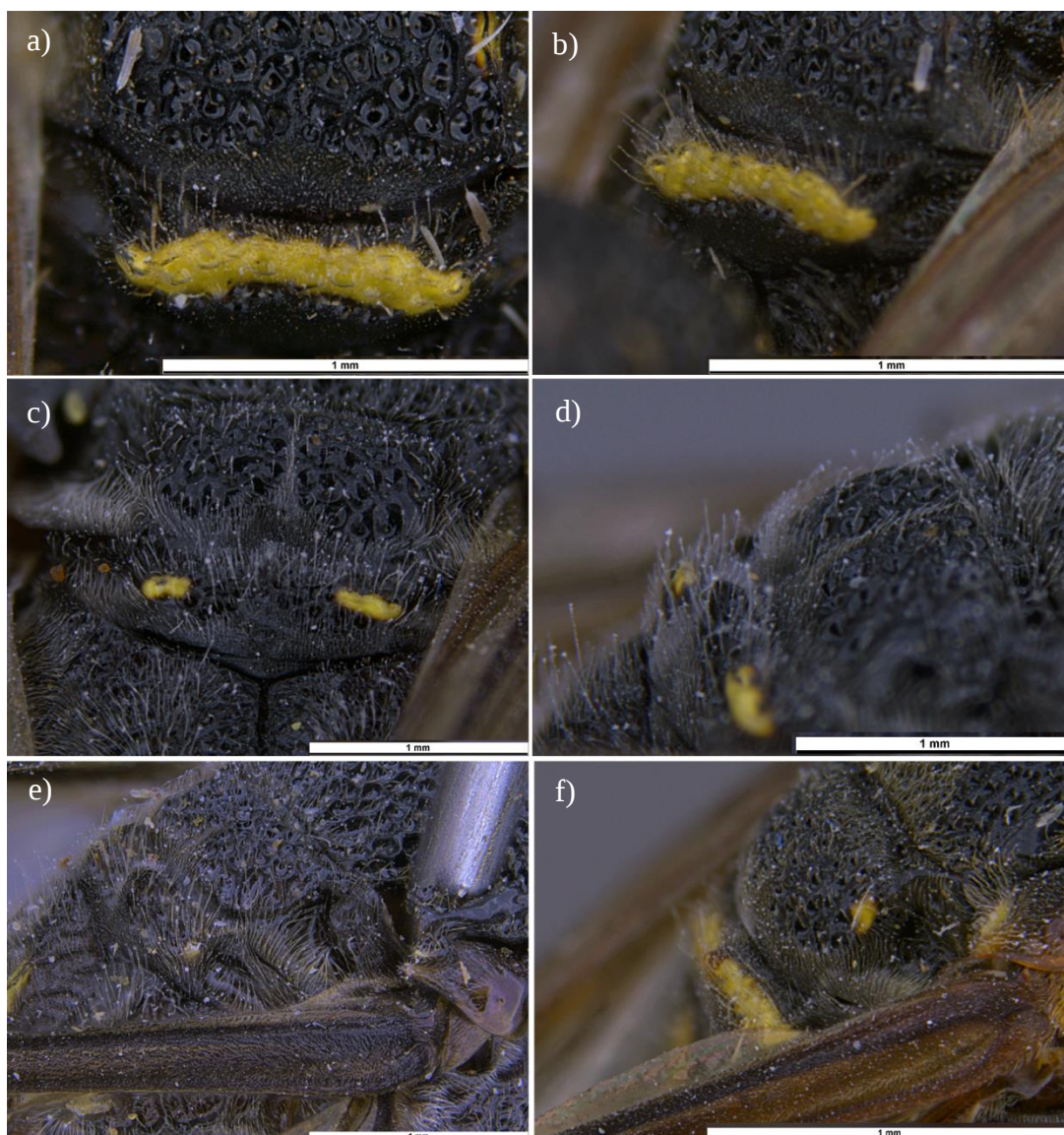


Figura 9. Variações do tubérculo presente no metanoto no grupo *spinosus*. Sp. 4, **a)** e **b)** tubérculo ausente; *Zethus spinosus*, **c)** tubérculo presente, proeminente; *Zethus spinosus*, **d)** tubérculo com aspecto lamelar; Sp. 2, **e)** tubérculo forte com aspecto robusto; *Zethus nicaraguenses*, **f)** tubérculo fraco e delgado.

O tubérculo era considerado uma característica diagnóstica do grupo entretanto, em sp. 4, isso aparece de forma diferente pela ausência do tubérculo (figura 9a e 9b), correspondente ao caráter 23 visto na matriz, no anexo II. Pelas análises e levantamento dos caracteres, é condizente sp. 4, aparecer na base da filogenia, uma vez que não exibe muitos dos caracteres mais expressivos/marcantes, apresentando-os numa “intensidade” menor que as demais espécies ou ausente, como no caso tubérculo mediano no metanoto já mencionado, o ápice do

clípeo, as linhas parapsidais e as carenais intrantenais. A ausência desses caracteres, pelos nossos dados, é plesiomórfica. Porém, sp. 4, compartilha as sinapomorfias e características diagnósticas do grupo *spinosus*, o que o inclui como pertencente ao táxon. Observamos a formação de um clado maior, representado pelas espécies que apresentam o tubérculo mediano no metanoto. Além da presença do tubérculo, essas espécies compartilham mais duas sinapomorfias homoplásticas, sendo elas: o clípeo com a margem apical reta e os dentes laterais presentes.

Destrinchando os dois clados, podemos concluir que formam dois clados separados nitidamente pela intensidade do tubérculo (figura 9), sendo o clado 1 representado pelas espécies que apresentam o tubérculo proeminente/forte e o clado 2 pelas espécies que exibem o tubérculo de uma forma mais fraca ou obsoleta.

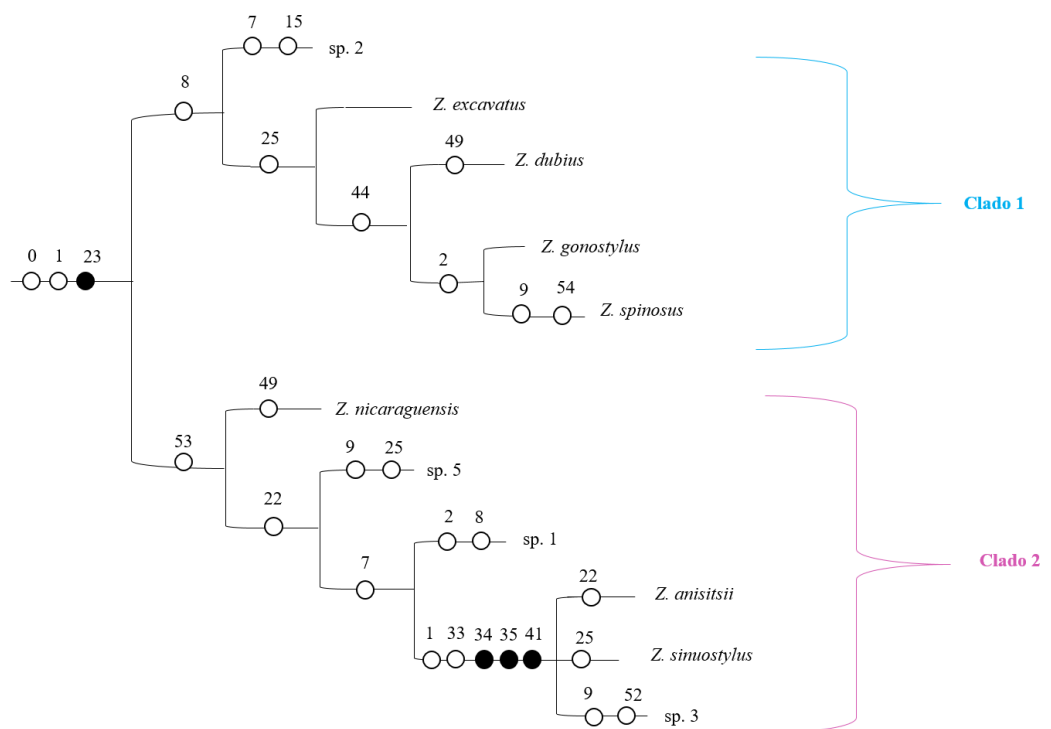


Figura 10. Os dois grandes clados dentro do grupo de espécies *Zethus spinosus*. Clado 1 (em azul), apresenta como sinapomorfia a presença da carena interantenal longitudinal. Clado 2 (em lilás), apresenta um caráter de genitália (macho) como sinapomorfia, o apódema achatado.

Apesar dos caracteres referentes à forma do tubérculo serem exclusivos aos clados, eles não aparecem otimizados na árvore (repare que não há caráter 23 ou 24). Isso se deve à ambiguidade gerada pelo surgimento do caráter no mesmo clado em que esses dois estados aparecem. Sendo os afilados/agudo sem existência prévia, não tem como saber qual condição se originou antes. Ainda, ambos os clados possuem sinapomorfias que os sustentam e estão otimizados de maneira não ambígua.

O clado 1, composto por sp. 2, *Z. excavatus*, *Z. dubius*, *Z. gonostylus* e *Z. spinosus* apresentam como sinapomorfia a presença da carena interantenal longitudinal. Infelizmente, a relação com sp. 2, não está tão clara, pois no momento da montagem das genitálias não foi possível extraí-la por completo e houve um rompimento na manipulação. O outro exemplar de sp. 2, já se encontrava muito danificado e datava de muito antigamente para ser colocado em câmara úmida, por isso, alguns caracteres da genitália, principalmente do edeago não puderam ser codificados. Os caracteres da genitália são muito importantes, uma vez que podemos notar a quantidade de caracteres codificados na matriz, esses caracteres sem dúvida contribuíram para demonstrar o quão importante são as estruturas das genitálias dos machos nas análises.

No clado formado apenas por *Z. excavatus*, *Z. dubius*, *Z. gonostylus* e *Z. spinosus*, observou-se que o formato do tubérculo, no caso afilado (figura 9), traz exemplo de um tubérculo afilado) é uma sinapomorfia homoplástica do grupo, uma vez que também ocorre em sp. 5 e *Z. sinuostylus*.

O ramo *Zethus dubius* traz como autapomorfia o caráter 49, correspondente ao edeago com lobo ventral fusionado ao apódema. Entretanto, esse mesmo caráter é visto em *Z. nicaraguensis*, posicionado em outro clado. O lobo ventral fusionado ao apódema foi um caráter proposto a partir da observação do lobo ventral em outros espécimes. Acreditava-se no início

que o lobo ventral estaria ausente em alguns espécimes do grupo *spinosus*, porém apresentam uma projeção do apódema ocupando a posição do lobo ventral. A partir daí, discutiu-se a possibilidade do lobo ventral estar reduzido nessas espécimes e fusionado ao apódema, ou seja, modificou-se perdendo a base rente ao corpo, o que caracterizaria a estrutura pontiaguda observada como lobo ventral (figura 11). A discussão sobre a modificação é sugerida, uma vez que, utilizando a parcimônia como método, é mais parcimonioso uma estrutura modificar-se ao longo do tempo que ocorrer uma perda seguida da origem de uma estrutura nova. Entretanto, como a natureza e a história evolutiva, embora apresentem alguns padrões, nem sempre esses padrões são conforme os pensamentos parcimoniosos ou segue uma observação de forma “retilínea”. Tendo em vista, isso a estrutura observada também pode se referir a uma nova estrutura, porém, os métodos de análise nesse trabalho não são suficientes para propor com certeza uma hipótese concreta sobre o lobo ventral e suas modificações.

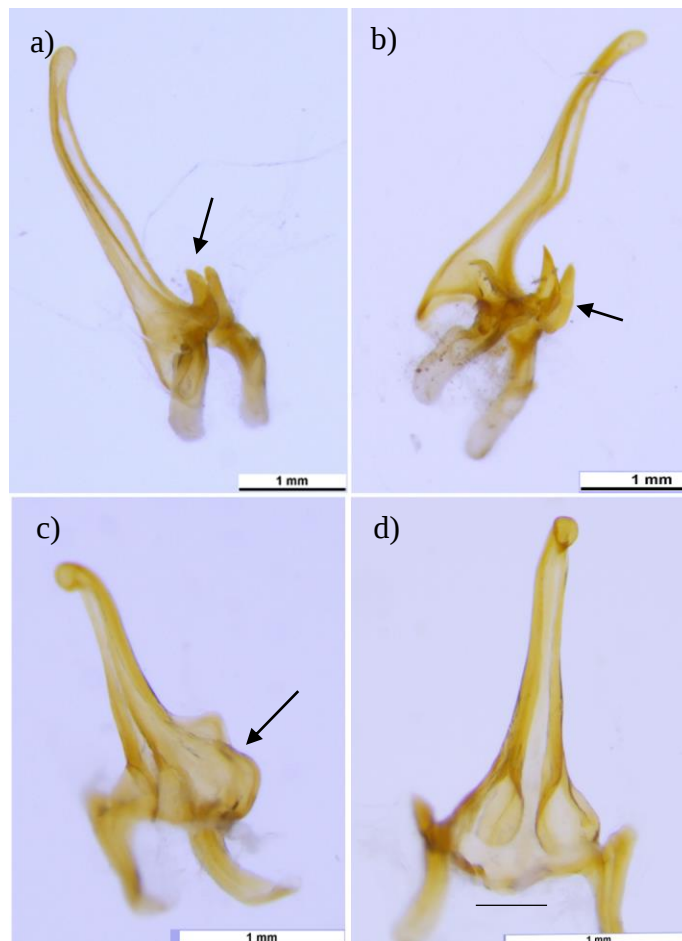


Figura 11. *Zethus dubius*, **a)** na seta, lobo ventral e a hipótese de estar reduzido nesses espécimes e fusionado ao apódema, perdendo a base rente ao corpo; *Zethus nicaraguenses*, **b)** demonstra a mesma estrutura pontiaguda que *Z. dubius*. **c)** e **d)** *Zethus anisitsii*, corcunda presente no dorso do edeágo e

Um clado interessante é o formado por *Z. gonostylus*, *Z. dubius* e *Z. spinosus*. Esse clado poderia receber o nome de “*clado gonostylus*”. Curiosamente, nas descrições de Bohart & Stange as espécies desse clado são descritas a partir de *Zethus gonostylus*, mudando apenas os caracteres diferentes de cada espécie que obviamente, a caracterizam. Ressalta-se *Z. excavatus* e *Z. nicaraguensis*, que não seguem essa orientação de observar *Zethus gonostylus*, essas espécies foram recuperadas em diferentes ramos e clado, separadas.

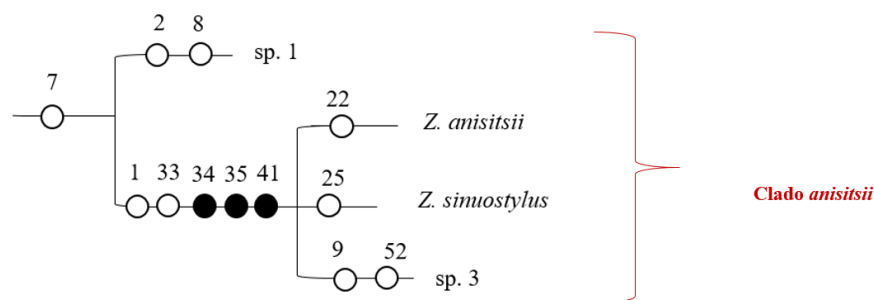


Figura 12: Representação do clado *anisitsii* indicando sp.1 como um ramo separado e a formação de uma politomia entre as espécies *Z. anisitsii*; *Z. sinuostylus* e sp. 3. Politomia essa que pode ser justificada pela forte similaridade morfológica das espécies em questão e a ausência de fêmea em sp. 3 para as análises.

O clado *anisitsii* composto pelo ramo sp. 1 e a politomia (figura 7), é indiscutivelmente o clado formado pelas espécies que apresentam uma forte semelhança morfológica, no caso, estão sustentados por cinco sinapomorfias, ou seja, mais do que as outras espécies apresentadas. Tratando do ramo sp. 1, podemos observar que as autapomorfias de sp. 1, na verdade também

são compartilhadas por outras espécies referentes ao clado 2, como a presença do dente mediano e da carena interantenal longitudinal. A carena interantenal, é tratada por Bohart & Stange como presente, mesmo não tendo o seu formato “afilado” como de uma carena propriamente dita. No presente trabalho, as carenas interantenais longitudinais e transversais foram cuidadosamente examinadas e sugeriu-se que somente algumas espécies demonstravam a presença da carena, as demais espécies apresentam somente uma elevação, sendo homóloga a estrutura da carena interantenal.

Conforme mencionado, sp. 1 apresenta uma similaridade morfológica alta com as demais espécies que formam o clado, entretanto, não apresenta a fêmea com uma depressão no T6, expressivamente característica de *Z. anisitsii* e *Z. sinuostylus*. Além disso, também é difícil a recuperação das relações, uma vez que a fêmea de sp. 3 não é conhecida. Outro caráter a presença de um arco no gonóstilo (imagem 6), essa estrutura é notadamente nova para o grupo *spinosus* como um todo, pois não há na literatura uma descrição, apenas citado por Lopes *et. al.*, 2014 na descrição de *Z. sinuostylus* erroneamente como pertencente ao gonocoxito. Nas observações das genitálias, notou-se que o arco do gonóstilo pode variar em espessura e, no caso, o arco do gonóstilo mais delgado, afilado é observado no clado 3. Foi visto outro caráter que está presente somente em sp.3, *Z. anisitsii* e *Z. sinuostylus*, sendo a presença de uma projeção (aqui chamada de corcunda) no dorso do edeago (imagem 5). Essa projeção foi observada somente nessas três espécies, curiosamente a região da placa basal aparece mais alargada que nas demais espécies, mas não configura uma placa basal larga. Ademais, as três espécies apresentam a placa basal reduzida, exceto *Z. anisitsii* que a placa basal encontra-se obsoleta (imagem 5).

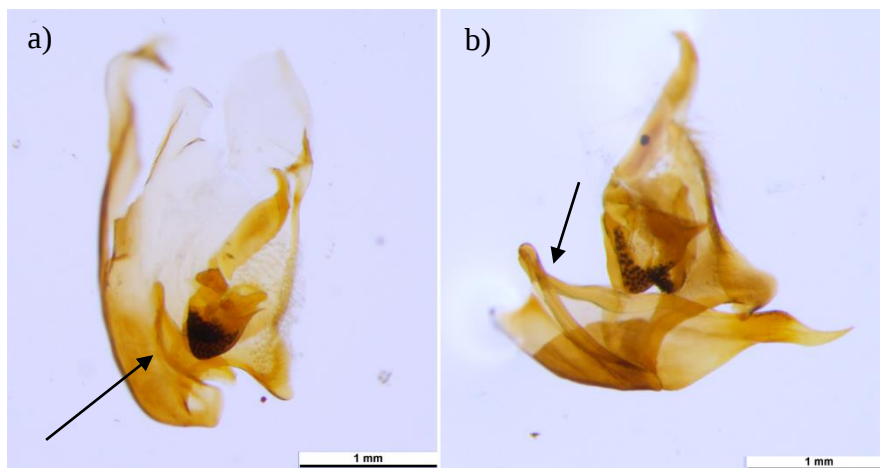


Figura 13. *Zethus anisitsii*, **a)** na seta, arco do gonóstilo; sp. 3, **b)** a estrutura da genitália foi danificada na manipulação, entretanto, é possível observar claramente o arco do gonóstilo.

Notadamente, o grupo *spinosus* apresentou uma politomia em sua árvore, sendo ela respectiva a: *Z. anisitsii*, *Z. sinuostylus* e sp3 (*lioneli*). Essas três espécies são morfologicamente muito parecidas entre si e compartilhar caracteres únicos para esse “clado”, como o T6 da fêmea com uma depressão longitudinal profunda apresentando tubérculos laterais, a pontuação do corpo, o tubérculo, entre outros caracteres. Entretanto a falta de uma fêmea para análise de *lioneli* pode ter prejudicado a análise, de forma que a maioria dos caracteres exclusivos compartilhados por esse “clado” são provenientes da fêmea como os caracteres do clipeo e a profundidade característica da depressão presente no T6 (figura 4d), características cruciais das fêmeas. Adicionalmente, podemos observar que formam um pequeno clado com *semiplanus* por conta da elevação intraoceolar. A espécie sp. 1 também compartilha muito de sua morfologia, entretanto, não apresenta a depressão do T6 da fêmea característica de *anisitsii* e *sinuostylus*, até o momento.

Biogeograficamente, observando a localidade anotada das etiquetas juntamente com as descrições de Bohart & Stange (1965) e Lopes *et.al.*, 2014, podemos observar que as espécies estão amplamente na região tropical, ocorrendo desde a base da América do Sul, na Argentina

com a espécie sp. 1 até a América do Norte, alcançando o sul do México. A espécie que mais há registros no Brasil é *Zethus dubius*, já a espécie que aparece com a maior distribuição entre as Américas são *Zethus anisitsii* e *Zethus gonostylus* parece ter sua distribuição restrita ao México.

Ao final da discussão sobre a análise filogenética, é importante ressaltar algumas observações necessárias. A ausência de fêmeas ou machos para determinadas espécies, trouxe uma ambiguidade nos caracteres que não puderam ser definidos com clareza. Além disso, a presença de um forte dimorfismo sexual entre as espécies também precisa ser levado em conta, pois entre machos e fêmeas variavam caracteres do clipeo, intensidade do tubérculo e pontuações, além de outros caracteres.

Outra consideração relevante é a importância da genitália do macho para as análises (contendo aproximadamente 25% dos caracteres), logo, o não conhecimento dessa estrutura em outras espécies ou a genitália danificada, gerou ambiguidade em alguns caracteres. No entanto, mesmo com essas observações o grupo *spinosus* apresentou sua monofilia com um número de suporte aceitável e a relação com o subgênero *Zethusculus* também ficou bem suportada (GC=43) (figura 7).

4.2 Revisão taxonômica:

A revisão taxonômica mostrou-se um excelente subsídio para o trabalho, pois foi possível após a identificação e inclusão no grupo *spinosus*, a morfotipagem de espécies que não se encaixavam em nenhum grupo de espécie. As espécies já pertencentes ao grupo *Zethus spinosus* – exceto *Zethus anisitsii*, não forem descritas novamente (“redescritas”), pois a

descrição elaborada por Bohart & Stange (1965), continua aplicável para a identificação das espécies.

A revisão taxonômica também auxiliou a verificar a necessidade de uma nova redescrição para *Zethus anisitsi*, ou seja, a descrição de um neótipo já que holótipo encontra-se desaparecido.

Visto a análise filogenética e o posicionamento do grupo *Zethus spinosus*, que agora passa a ser considerado como um novo subgênero, segue abaixo a descrição para o proposto novo subgênero. Essa descrição conciliou o que já foi descrito por Bohart & Stange (1965) juntamente com os novos caracteres implementados, sinapomorfias do grupo e os caracteres diagnósticos. Importante ressaltar que já foi sugerido um nome para o subgênero, bem como para as novas espécies descritas.

As espécies novas descritas, foram agregadas ao grupo *spinosus* de acordo com a chave de identificação dos grupos de espécie proposta por Bohart & Stange, 1965. As novas espécies possuem caracteres únicos compartilhados pelo grupo *spinosus*, tal como os novos caracteres revisitados para a construção da matriz. Ademais, possuem caracteres exclusivos e combinações de caracteres que reforçam-nas como novas espécies.

***Zethus* (Subg. 1) Cruciol & Lopes, n. subg.**

Descrição: tipicamente com o corpo preto, polido com manchas amarelas comumente na região do clípeo, no macho; além de manchas amarelas no metanoto, bandas amarelas nas pernas, principalmente no fêmur e faixas apicais nos tergos e esternos. A pilosidade está presente pelo corpo todo, sendo caracterizada na maior parte por uma pilosidade esparsa e de tamanho mediano, sendo densa na região lateral do clípeo e nas fêmeas no entorno do T6/S6, nas fêmeas que apresentam uma depressão rasa (imagem 14). Haste do T2 menor do que a haste do T1;

pronoto, mesoescuto e escutelo grosseiramente pontuado. Área subhumeral um pouco reduzida e limitado por uma “dobra” no ápice do úmero. Fêmea apresenta o clípeo apenas pontuado, sem microestrias; carenas interantenasais presentes ou ausentes, podendo apresentar ambas as carenas: longitudinal e transversal ou somente uma delas, além disso a região pode apenas apresentar uma elevação no local que seriam as carenas. Apresentam a margem da gena regular; carena hipostomal completa. O macho apresenta o flagelo em formato de gancho, F-X simétrico, F-XI mostra um achatamento dorsoventral (imagem 14). No mesoescuto, não apresentam notáulices, a maioria das espécies apresentam as linhas parapsidais. No mesoescuto também podemos notar algumas “interrupções das pontuações”; tégula com a margem externa elevada e apenas na metade posterior; carena pré-tegular presente; a fêmea podem ou não apresentar a pontuação discoide, entretanto, a maioria exibe uma região lisa (sem pontuações) externamente à linha parasidal, região onde se localizaria a pontuação discoide. Metanoto apresenta um tubérculo mediano (exceto a espécie sp. 4). O tubérculo pode apresentar-se de forma proeminente, diminuto ou obsoleto (figura 9). Nas pernas: coxa anterior apresentando uma carena anterior (figura 8); tíbia mediana com 2 esporões apicais; tíbia posterior com a distribuição dos espinhos espalhados. Propódeo com uma leve ou moderada depressão; propódeo com carena lateral irregular, observando-se na maioria das vezes com aspecto “crenulado” (imagem 14). A lamela propodeal encontra-se ausente e a abertura dorsal no propódeo está presente. O corpo em geral é macropontuado. O T2 exibe uma micropontuação densa, entretanto a região apical apresenta uma faixa macropontuada, ora com aspecto irregular, ora com aspecto homogêneo (imagem 10); T3 com grádulo presente. As fêmeas, apresentam no T6 uma depressão longitudinal subapical. Essa depressão pode se apresentar rasa ou profunda, exibindo tubérculos laterais (figura 4). O macho apresenta no S7 um entalhe, característico do grupo, bem como a depressão no T6 das fêmeas. Além do entalhe, o macho também exibe uma lamela translúcida, a qual acompanha o entalhe. Como uma característica crucial das genitálias dos machos, apresentam

um desenvolvimento excepcional do gonocoxito. Apresentam no gonóstilo uma estrutura em formato de arco, a qual varia em espessura e até o momento, só foi identificada neste subgênero. Lobo ventral está presente, entretanto, pode ou não estar fusionado ao apódema.

Diagnose: O macho com o S7 plano com um entalhe amplo e raso, com uma fina membrana translúcida e a genitália superdesenvolvida, principalmente no gonocoxito, característica única e exclusiva que relaciona o grupo. O macho também apresenta o F-XI com achatamento dorsoventral. As fêmeas apresentam o clípeo apenas pontuado, sem estrias e o tergo VI com uma depressão mediana longitudinal obtusa.

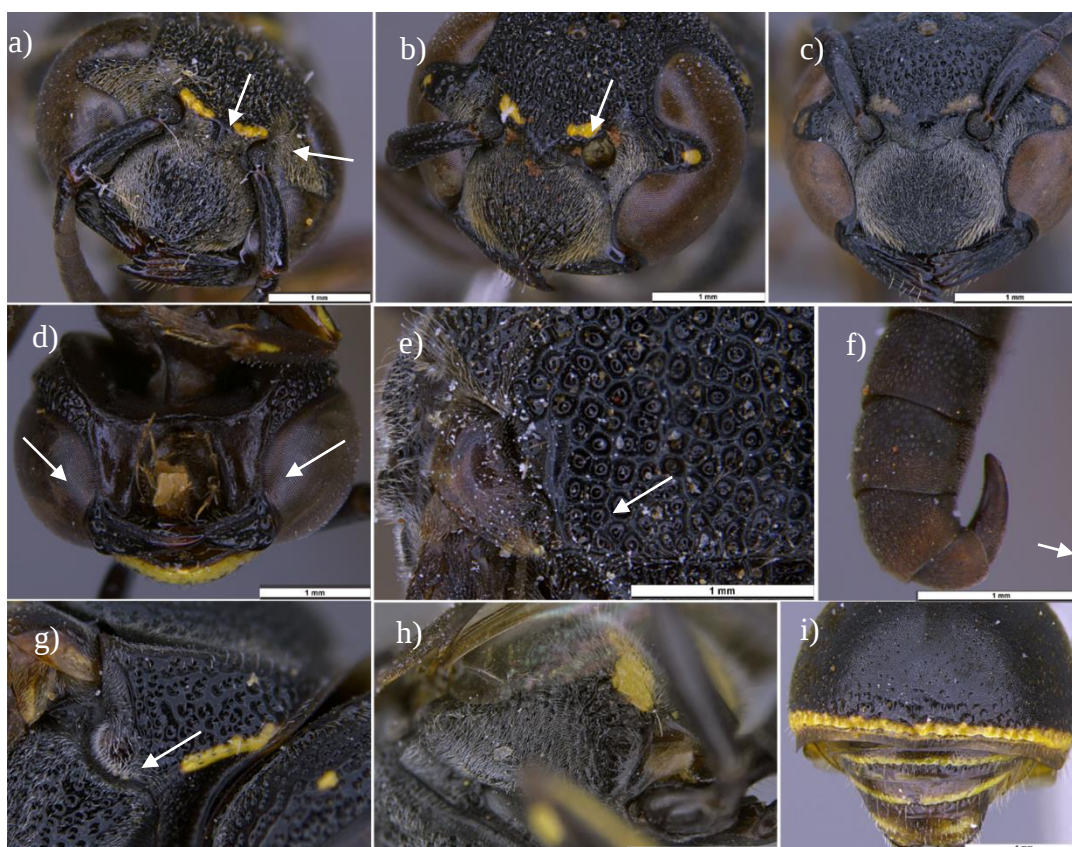


Figura 14: Caracteres de identificação do subgênero: *Zethus spinosus*, **a)** apresenta carena interantenal longitudinal e transversal; *Zethus excavatus*, **b)** apresenta apenas a carena interantenal longitudinal; *Zethus anisitsii*, **c)** região da carena interantenal com elevação; sp.2, **d)** carena hipostomal; sp.2, **e)** linha parapsidal; *Zethus dubius*, **f)** F-XI achatado dorsoventralmente; *Zethus nicaraguenses*, **g)** carena pré-tegular; **h)** sp.3 propódeo com pontuações irregulares; *Zethus sinuostylus*, **i)** T2, com faixa apical macropontuada.

Distribuição: o subgênero encontra-se bem representado na região tropical das Américas, sendo registrado na América do Sul (desde a Argentina) até a América do Norte, na região sul do México.

Espécies inclusas: o subgênero é formado exclusivamente pelas espécies que pertencem ao grupo *spinosus*, juntamente com as novas espécies descritas. Veja abaixo:

Zethus anisitsii Brèthes, 1906; *Zethus coroicae* Bohart e Stange, 1965; *Zethus dubius* Smith, 1857; *Zethus excavatus* Bohart e Stange, 1965; *Zethus gonostylus* Bohart e Stange, 1965; *Zethus nicaraguenses* Zavattari, 1912; *Zethus spinosus* Saussure, 1857 e *Z. (Zethus) sinuostylus* Lopes, 2014. Espécies novas descritas: sp. 1; sp. 2; sp. 3; sp. 4; sp. 5. Em sequência, encontra-se a chave taxonômica, as descrições do neótipo de *Z. anisitsii* e das novas espécies:

Chave de identificação:

1. T1 densamente micropontuado..... *Zethus coroicae*
T1 com macropontuações..... 2
2. Clípeo com dentes laterais ausentes, mesoescuto com as linhas parapsidais fracas, imperceptíveis ou ausentes e ausência do tubérculo mediano no metanoto (figura 9)..... *Zethus* sp.4
Clípeo apresenta dentes laterais inconspícuos, mesoescuto apresenta linhas parapsidais bem definidas e o metanoto apresenta o tubérculo mediano projetado, forte ou fraco, mas aparente..... 3
3. Corpo apresenta pontuações fortemente marcadas (figura 15a); pecíolo delgado, em vista dorsal; O macho exibe um entalhe em formato de meia lua no S7, bordas laterais anguladas (figura 15b) *Zethus* sp. 2

Corpo apresenta pontuações grosseiras, mas nunca tão forte quanto acima; pecíolo largo, em vista dorsal; macho apresenta o entalhe com formato variado, mas sempre as bordas laterais são arredondadas..... 4

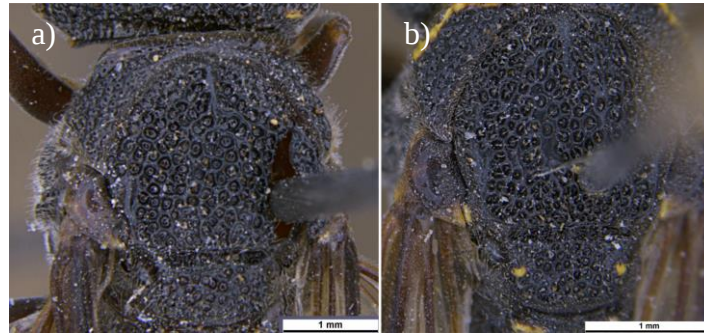


Figura 15. a) Pontuações fortemente marcadas em sp.2 (*semilunaris*); b) sp.3 (*lioneli*), pontuações bem marcadas, porém menores em diâmetro e um pouco mais espaçada que em sp.2.

4. Metanoto achatado posteriormente, tubérculo lamelar, evidente apenas em visão lateral..... *Zethus* sp. 5
- Metanoto arredondado posteriormente, tubérculo não-lamelar, robusto..... 5
5. Pronoto com a face anterior côncava (figura 16a); tubérculo obsoleto..... *Zethus* sp. 1
- Pronoto com a face anterior reta (figura 16b); tubérculo evidente..... 6

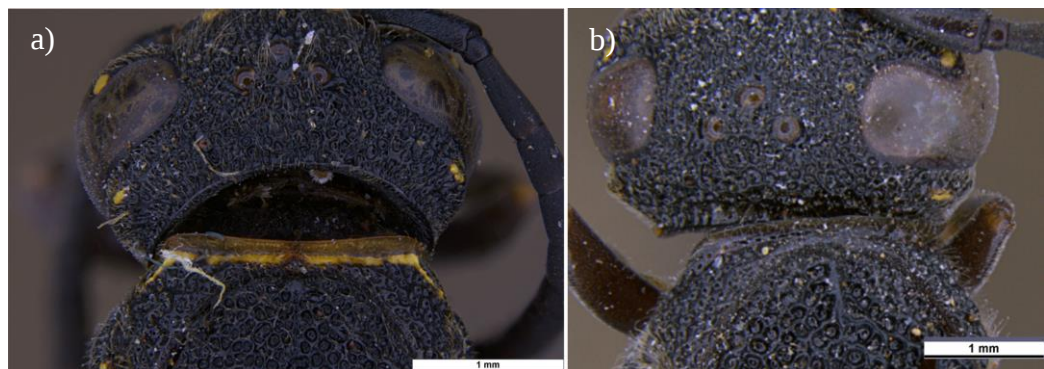


Figura 16. *Zethus semiplanus*, a) face anterior do pronoto côncava; sp.2, b) face do pronoto reta.

6. Carena intrantenal longitudinal presente, metanoto com o tubérculo mediano proeminente, forte..... 7
 Elevação na região intraoceolar presente, metanoto com um tubérculo fraco ou obsoleto 10
7. T2 com a lamela apical curva..... *Zethus gonostylus*
 T2 com a lamela apical reta..... 8
8. Pecíolo com altura máxima depois do meio da expansão..... *Zethus dubius*
 Pecíolo com altura máxima antes do meio da expansão..... 9
9. Clípeo com dente mediano presente; carena interantenal transversal presente..... *Zethus spinosus*
 Clípeo sem dente mediano; sem carena interantenal transversal *Zethus excavatus*
10. T2, apresenta faixa apical macropontuada regular e homogênea (figuras 17a; 17b; 17c) *Zethus nicaraquensis*
 T2, apresenta faixa apical macropontuada irregular e desnivelada (figura 17d) 11

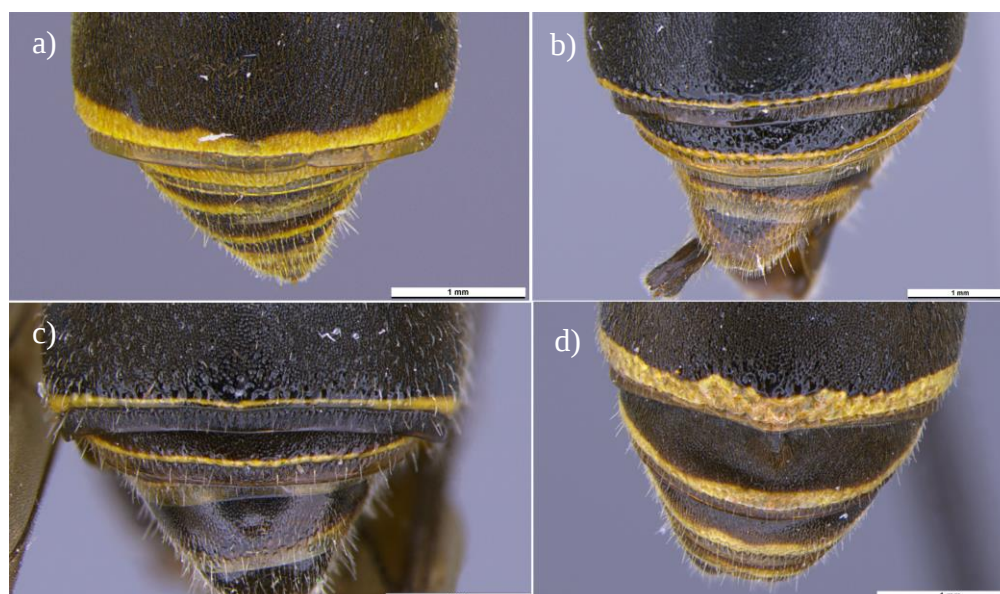


Figura 17. *Zethus semiplanus*, **a)** T2, com leve faixa macropontuada, sendo visível mais lateralmente; *Zethus excavatus*, **b)** T2, com faixa macropontuada moderada; *Zethus gonostylus*, **c)** T2 com faixa macropontuada densa, porém sem desnível; *Zethus anisitsii*, **d)** T2 com faixa macropontuada fortemente marcada, conferindo aspecto irregular.

11. Propódeo, face lateral fortemente estriada alcançado a metapleura; T2 com faixa macropontuada estreita (apenas uma fileira de pontuações) *Zethus* sp. 3
- Propódeo, face lateral apenas pontuada ou estrias incompletas; T2 com faixa macropontuada ampla (mais de uma fileira de pontuações)12
12. Metanoto com tubérculo mediano afilado; macho, S7 com entalhe largo..... *Zethus sinuostylus*
- Metanoto com tubérculo mediano robusto (abaulado); macho, S7 com entalhe estreito..... *Zethus anisitsii*

***Zethus anisitsii* Brèthes, 1906**

Discoelius anisitsii Brèthes, 1906. An. Mus. Nac. Buenos Aires, 13:317.

Holótipo: fêmea: Villa Morra, Paraguay (MACN). **Perdido.**

Neótipo: fêmea: Jataí, Goiás, Brasil. F.M. Oliveira, 1972 (AMNH). **Por presente designação.**

Diagnose: A fêmea apresenta o T6 com uma depressão longitudinal subapical profunda, marcada pela presença dos tubérculos laterais, semelhante a depressão encontrada em *Zethus sinuostylus*. *Z. anisitsii* é diferenciado de *Z. sinuostylus*, pois *Z. sinuostylus*, apresenta o clipeo da fêmea com uma densa pontuação e o macho com o gonóstilo sinuoso e apontado ventralmente, podendo observar a genitália exposta.

Tamanho: Comprimento do tamanho das asas anteriores: 9,5 mm.

Coloração: Corpo preto, polido com manchas amarelas nas seguintes regiões: margem interna à reentrância dos olhos compostos; faixa amarela submediana completa ao longo da carena pronotal; ponto amarelo na parte superior da mesopleura; a fêmea apresenta pontos laterais

amarelos na região do mesoescuto; faixas amarelas no escutelo; pernas anteriores e medianas com manchas amarelas; T1 com faixa subapical estendendo-se lateralmente; tergos e esternos com banda subapical. Asas com coloração ferrugínea.

Pilosidade: Em geral, apresenta pilosidade espalhada pelo corpo todo de forma esparsa, sendo essas cerdas na maioria curtas e finas. No entanto, são observadas regiões aonde essa pilosidade é densa e de tamanho mediano: região lateral do clípeo (ao redor do clípeo); lateral a gena; mesoescutelo, metanoto e propódeo e esternos. No T2 a pilosidade é bem curta e densa, formando um tomento. Na fêmea, ao redor do T6 (na parte apical da depressão), encontramos uma pilosidade longa e esparsa (figura 18).

Escultura: O corpo apresenta pontuações grosseiras, porém levemente marcadas em comparação as demais espécies do subgênero. A fêmea apresenta o clípeo com macropontuações esparsas e nota-se uma moderada micropontuação, porém estrias estão ausentes. O T2 apresenta quase completamente micropontuado e, bem densamente, entretanto há uma faixa apical macropontuada. A faixa no T2 macropontuada é fortemente marcada, trazendo um aspecto irregular para a “borda” do tergo. A lamela distal do T2 é reta e não muito longa medialmente, possui sua extensão maior vista lateralmente. Esternito I com macropontuações bastante esparsas e os demais esternos micropontuados.

Estrutura: Fêmea apresenta o ápice do clípeo reto com os dentes inconspícuos ou fracamente marcados. Apresenta quatro palpómeros labiais; vértice posterior aos olhos não é elevado, entretanto, apresenta uma elevação na região intraoceolar; as carenas intrantenais estão ausentes, mostrando somente uma elevação nessa região; carena hipostomal completa; gena com a margem retilínea; carena pré-tengular presente. O mesoescuto exibe linhas parapsidais e após as linhas, é vista uma projeção retangular (figura 18) e uma região lisa, sem pontuações. Apresenta o tubérculo mediano no metanoto, fracamente projetado e afilado. O T2 tem uma lamela bem desenvolvida e, tanto a parte apical do T2 quando a lamela formam uma angulação

(figura 20); lamela do S3 tem sua extensão desenvolvida. T6 da fêmea marcado por uma depressão longitudinal subapical profunda, com tubérculos laterais.

Notas sobre o macho: Apresenta o clipeo diferentemente com os três dentes (laterais e medianos), mas ainda assim, fracamente marcados. Antena com o FXI em formato de gancho apresentando o achatamento dorsoventral no flagelo. Exibe o S7 com entalhe e lamela translúcida (figura 20).

Material examinado: Neótipo: Jataí, Goiás, Brasil, F.M. Oliveira, 1972 [♀, AMNH]. Parátipo: San Ignacio, Cayo, Bellize, F.D. Parker, 1988 [♂, AMNH]



Figura 18: Características diagnósticas de *Zethus anisitsii*. **a)** habitus; **b)** clipeo, pontuado moderadamente, ausência das carenas interantenas; **c)** T6, fêmea, depressão longitudinal profunda, com tubérculos e pilosidade ao redor esparsa; **d)** T2 com faixa apical macropontuada de aspecto irregular; **e)** tubérculo fracamente marcado; **f)** Antena, F-XI, do macho exibe achatamento dorsoventral; **g)** ausência da pontuação discoide; **h)** S7, macho com entalhe e lamela translúcida.

***Zethus* sp. 1 Cruciol & Lopes, sp. 1n.**

Holótipo: fêmea: Misiones, Dos de Mayo, Argentina, Foerster (12.89) (AMNH).

Diagnose: Apresenta o metanoto plano em vista dorsal, um tubérculo obsoleto e o S7 do macho é mais amplo.

Nome sugerido: Escolhido o nome *semiplanus* por conta do metanoto quase plano com tubérculo obsoleto.

Tamanho: Comprimento do tamanho das asas anteriores: 7,93 mm.

Coloração: Corpo preto, polido com manchas amarelas nas seguintes regiões: região da carena interantenal; margem interna à reentrância dos olhos compostos; pequeno ponto amarelo submediano na gena; faixa amarela submediana completa ao longo da carena pronotal; manchas anterior e posterior da tégula; paratégula; pontuação discoide; manchas submedianas laterais no escutelo; faixa transversal completa no metanoto; faixas espessas verticais no propódeo; pernas anteriores e medianas com faixa longitudinal na superfície externa fêmur e da tibia; tergito I com banda subapical projetada lateralmente até o meio do pecíolo; banda subapical nos T2-6 e S2-5. Asas com coloração ferrugínea.

Pilosidade: O corpo exibe cerdas curtas e esparsas, exceto: lateralmente no clípeo, apresentando cerdas longas; propódeo com pilosidade longa, porém não densa. As cerdas presentes no T2 estão dispostas densamente exibindo como tomento atribuindo um aspecto fosco.

Escultura: Em geral, o corpo todo apresenta pontuações fortemente marcadas. Clípeo, cabeça, vértice, gena, pronoto, mesopleura, mesoescuto, escutelo e metanoto densamente pontuado; o metanoto apresenta uma faixa anterior de macropontuações horizontais e as demais regiões lisas, sem pontuações; pontuação discoide presente; lateral do propódeo levemente estriada e

com macropontuações na região anterolateral do propódeo. T1 com macropontuações fortes e densas. Tergo II densamente micropontuado e na região anterior da haste do T2 apresenta uma faixa brilhante com poucas macropontuações espalhadas. Esternito I e II com macropontuações esparsas e os demais esternos discretamente micropontuados.

Estrutura: Clípeo convexo com o ápice estreito e tridentado; região da intersecção da carena intrantenal presente; carena occipital presente; carena hipostomal presente e contínua; lamela pronotal bem desenvolvida e reta em vista lateral e dorsal; pronoto arredondado em vista dorsal e lateral; carena pré-tegular presente; carena epicnemial presente, mas é interrompida; mesoescuto com linhas parapsidais; escutelo com carenas laterais levemente marcadas, arredondado em vista dorsal e lateral; metanoto com o tubérculo obsoleto, fracamente marcado; face posterior do metanoto plana em vista dorsal; em vista lateral forma um declive. Pecíolo atinge sua maior altura antes do meio; T2 apresenta uma lamela bem desenvolvida, maior medialmente do que lateralmente e reta. S6 com depressão presente e moderada.

Nota sobre o macho: Clípeo com mancha amarela em forma de meia lua no ápice; pontuação no clípeo apresenta-se muito leve e macropontoada; região da intersecção da carena intrantenal presente, proeminente e sem pontuações; ausência da pontuação discoide; tubérculo no metanoto obsoleto; T2 com pontuação reticulada e densamente micropontuado; T2 com lamela desenvolvida, mas não tanto quanto a fêmea. Entalhe e lamela presente no S7.

Material examinado: Holótipo: Misiones, Dos de Mayo, Argentina, Foerster, 12.89 [♀, AMNH]. Parátipo: Misiones, Dos de Mayo, Argentina, Foerster, 12.89 [♂, AMNH]

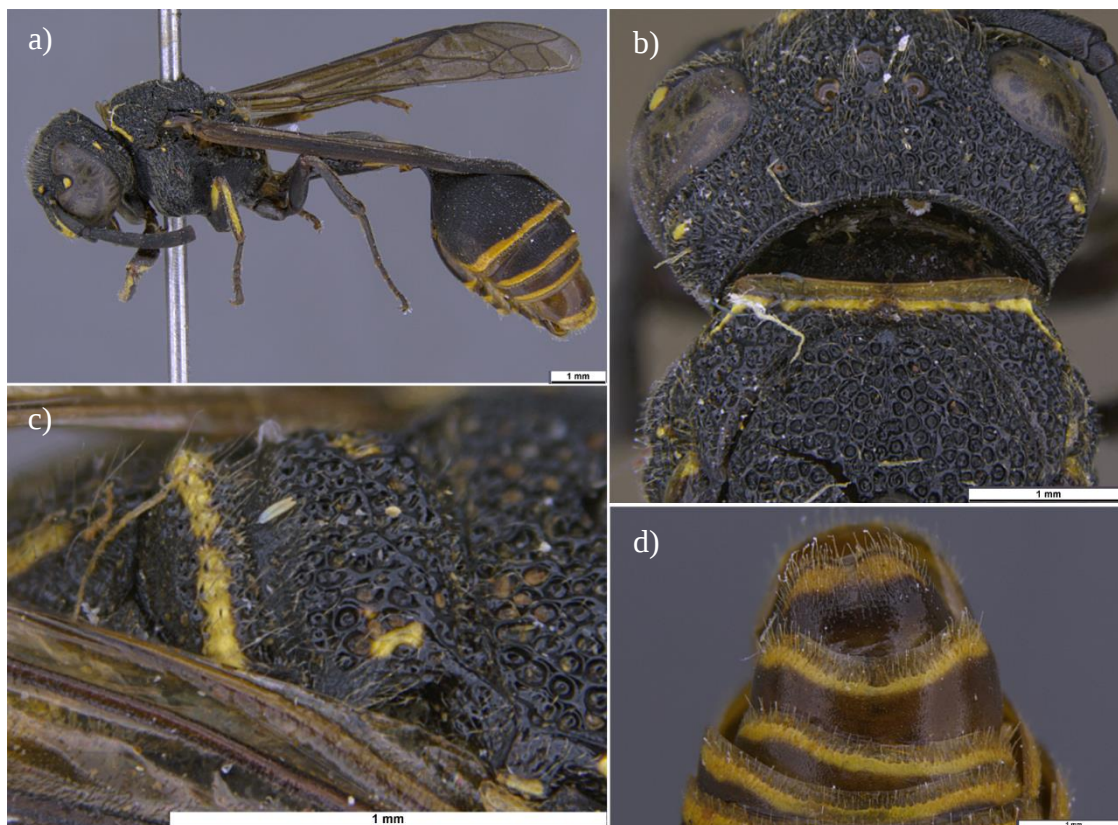


Figura 19: Sp.1, **a)** *habitus* e metanoto plano; **b)** pronoto com a face anterior côncava; **c)** tubérculo presente e diminuto; **d)** S7 entalhe com bordas arredondas e lamela translúcida.

***Zethus* sp. 2 Cruciol, Lopes & Stange, sp. 2n.**

Holótipo macho: Cruzeiro do Sul, Acre, Brazil, II.1963, Alvarenga (FSCA).

Diagnose: Macho com entalhe no S7 em formato de meia lua.

Nome sugerido: O nome sugerido seria *semilunaris*, no caso, o epíteto específico faz referência à forma de meia-lua do entalhe no último esternito masculino.

Tamanho: Comprimento do tamanho das asas anteriores 7,77 mm.

Coloração: Corpo preto fosco com o pecíolo brilhante e com manchas amarelas nas seguintes regiões: faixa amarela no ápice do clipeo; dois pontos laterais na região interantenal; margem interna à reentrância dos olhos compostos; pequeno ponto amarelo submediano na gena;

margem posterior na tégula; paratégula preta; pernas anteriores e medianas com faixa longitudinal na lateral externa nas regiões do fêmur e da tíbia; pequena faixa submediana vertical no propódeo; T1 com banda subapical e com reduzida projeção lateral; banda subapical nos T2-T7; banda subapical nos S2-S7.

Pilosidade: Cerdas longas e esparsas estão presentes pelo corpo todo, especialmente na parte da haste do T1 e não são emaranhadas. As cerdas presentes no T2 são curtas e esparsas, exibindo o T2 com aspecto opaco.

Escultura: Em geral, o corpo apresenta pontuações fortemente grossas e marcadas. Clípeo macropontuado; fronte, vértice, gena, pronoto, mesopleura, mesoescuto, escutelo e metanoto densamente e fortemente macropontuado; região posterolateral do mesoescuto e anterolateral do mesoescutelo cariniforme. Propódeo com a parte dorsal fortemente estriada obliquamente; propódeo em vista lateral (quando une a parte dorsal e lateral) formando uma carena lateral crenulada e apresenta macropontuações impressas grosseiramente e leves estrias; em vista ventral, o propódeo exibe macropontuações superficiais e esparsas. Haste do T2 sem pontuação, evidentemente polido e em sequência apresenta-se densamente e fortemente macropontuado; T2 demasiadamente pontuado com micropontuações e também poucas e esparsas macropontuações; região subapical do T2 com macropontuações esparsas; S1 macropontuado; S2-S7 micropontuados.

Estrutura: Ápice do clípeo fracamente tridentado; região interantenal com carena presente, carena intrantenal presente; região intraoceolar elevada; lamela do pronoto desenvolvida e reta em vista lateral e dorsal. Metanoto com o tubérculo mediano forte e pontiagudo, bem destacado; pecíolo ligeiramente delgado; pecíolo expande-se de forma abrupta; com o “ponto” mais alto antes da metade do comprimento da expansão; pecíolo pecíolo em vista lateral, parte dorsal mais reta/achatada; lamela distal do T2 relativamente e ligeiramente mais longa medialmente do que submedialmente; S7 com entalhe amplo em forma de meia lua e lamela no S7 presente.

Material examinado: Holótipo: Acre Cruzeiro do Sul, Brasil. Alvarenga, 02.63 [♂, FSCA].

Parátipo: Pará, Brasil. Ducke, 12.1907 [♂, FSCA].



Figura 20. Sp.2, **a)** *habitus*; **b)** entalhe em formato de meia lua.

***Zethus* sp. 3 Cruciol & Lopes, sp. 3n.**

Holótipo macho: Santa Cruz de la Sierra, Jardín Botánica, Bolívia, 28.VII.1977, Porter & Stange. FSCA

Diagnose: Apresenta o propódeo fortemente estriado lateralmente; T2 produzido medialmente e a lamela reduzida S7.

Nome sugerido: Sugerido o nome de *lioneli*, em memória ao terceiro autor, Lionel A. Stange, falecido em 2020.

Tamanho: comprimento do tamanho das asas 7,93 mm

Coloração: Corpo preto com manchas nas seguintes regiões: clipeo com mancha amarela na região ; dois pontos laterais na região intrantenal; margem interna à reentrância dos olhos compostos; mancha amarela submediana na gena; pronoto com banda pronotal amarela esguia; margem anterior e posterior tégula; paratégula; dois pontos submedianos laterais no escutelo;

bandas submedianas no metanoto; faixas espessas verticais no propódeo; pernas medianas com marcas amarelas na tíbia e fêmur; tergo I banda subapical projetada um pouco lateralmente.

Pilosidade: A pilosidade pelo corpo, em geral, é curta e espaçada. Já na região da haste do T1 é densamente emaranhada.

Escultura: Linhas parapsidais fracamente marcadas no mesoescuto; axila mesoescutelar elevada; carena intrantenal presente e proeminente; carenas hipostomal e occipital presentes e completas; mesoescuto apresenta uma conformação de vergões; área adjacente à tégula lisa e sutilmente elevada; propódeo fortemente estriado lateralmente e com macropontuações esparsas; pecíolo polido entre macropontuações e com parte expandida gradualmente elevada com tergo amplamente separado do esternito próximo à parte posterior expandida do esternito; T2 projetado apicalmente no meio; T2 exibe densas micropontuações quase contíguas em direção ao meio dorsal; margem subapical do T2 angulada medialmente, lamela também angulada e mais desenvolvida lateralmente do que medialmente, não curvada.

Estrutura: Ápice clipeal fracamente tridentado, no máximo; metanoto com tubérculo fraco produzido medialmente; tergito amplamente separado do esternito próximo à parte posterior expandida do esternito; lamela distal do tergito II no máximo ligeiramente mais longa medialmente do que submedialmente; pecíolo com a parte expandida gradualmente mais alta ou além do meio da parte larga em vista de perfil; T2 produzido medialmente; S7 com entalhe, mas não tão amplo e a lamela apresenta-se reduzida.

Material examinado: Holótipo: Santa Cruz de la Sierra, Jardín Botanica, Bolívia, 28.VII.1977, Porter & Stange [♂, FSCA].

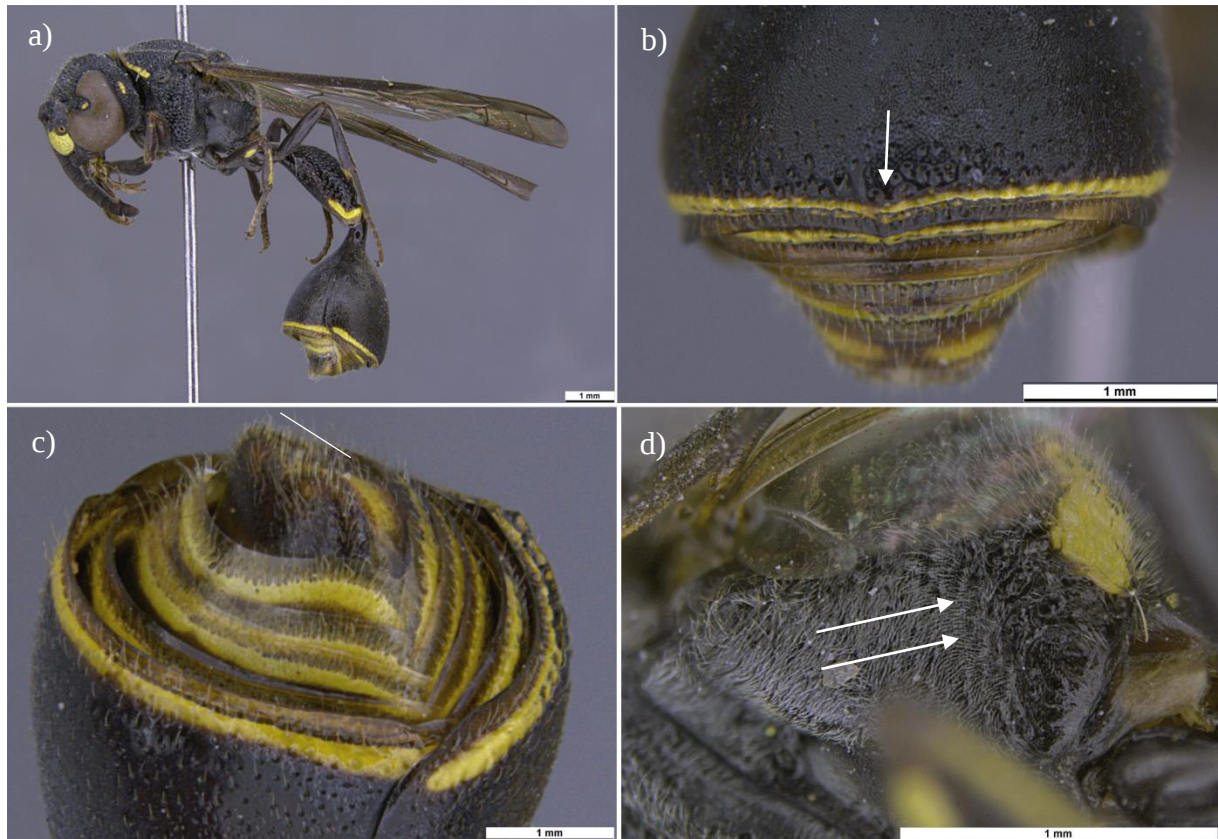


Figura 21: Sp.3, **a)** *habitus*; **b)** T2 produzido medialmente e a lamela de T2 da mesma forma; **c)** S7, macho com entalhe de bordas arredondadas; **d)** própodeo apresentado estrias incompletas, mas fortemente marcadas.

***Zethus* sp. 4 Cruciol, Lopes & Stange, sp. 4n.**

Holótipo fêmea: Ariquemes, Rondônia, Brasil, 5-16. XI.1996, W.J. Hanson. FSCA

Diagnose: Ausência do tubérculo.

Nome sugerido: Escolhido o nome de *planinotus*, o epíteto é atribuído pela falta do tubérculo característico do grupo *spinosus*.

Tamanho: Comprimento do tamanho das asas 8,73 mm.

Coloração: Corpo preto com manchas amarelas nas seguintes regiões: mancha lateral na carena intrantenal; margem interna na reentrância dos olhos compostos; na porção submediana da gena; pronoto com faixa amarela submediana (praticamente completa, com apenas uma

pequena interrupção); margem posterior da tégula; paratégula; escutelo com uma mancha amarela sublateral; faixa amarela no metanoto; faixa transversal no propódeo; pernas anteriores e medianas com manchas amarelas na tíbia e fêmur; banda subapical em todos os tergos e esternos; banda apical no tergo I projetada lateralmente.

Pilosidade: Cerdas presentes em todo o corpo, alterando sua densidade ao longo do corpo. Clípeo apresenta cerdas curtas e não densas na região mediana, já lateralmente a pilosidade apresenta-se longa e muito densa. Maior parte do corpo com cerdas pequenas e não densas, exceto: no propódeo; metanoto com cerdas longas e esparsas. Tergo I apresenta cerdas longas, esparsas e em vista lateral com aspecto eriçado. No tergo II a pilosidade é curta e mais densa na parte mediana, lateralmente e subapical encontra-se esparsa e eriçada. Nos demais tergos e esternos, a pilosidade segue um “padrão” e apresenta-se curta e espaçada.

Escultura: Clípeo com macropontuações circundadas por pequenas carenas (observadas claramente na região dorsal) e micropontuado; clípeo com margem dorsal levemente emarginada; carena interantenal apresenta a área de intersecção da formação das carenas sem pontuação; carenas hipostomal e occipital presentes e completas. Região interoceolar elevada; fronte, vértice, gena apresentam macropontuações fortemente marcadas e contornadas por carenas. Mesoescuto macropontuado e exibe algumas disrupções das pontuações formando “vergões” lisos; linhas parapsidais inconspícuas. Região humeral com estrias discretas, mas ainda perceptíveis; escutelo, metanoto também macropontuados. Escutelo apresenta a região subapical sem pontuações; tergo I macropontuado. Propódeo em vista dorsal com estrias oblíquas fortemente marcadas, lateralmente apresenta macropontuações moderadas, ventralmente esparsas. Tergo II densamente micropontuado e com a margem subapical exibindo somente macropontuações esparsas. Tergos II-VI micropontuados.

Estrutura: Ápice do clípeo sem dentes, margem do clípeo reta; pronoto com aparência estreita; metanoto com tubérculo ausente; pecíolo expande-se gradualmente, em vista lateral o dorso do

pecíolo é côncavo. Leve sulco no encontro entre o S3 e o T3. S6 com depressão presente e profunda.

Material examinado: Holótipo: Sudeste Ariquemes, Rondônia, Brasil, 5-16. XI.1996, W.J. Hanson. [♀, FSCA].

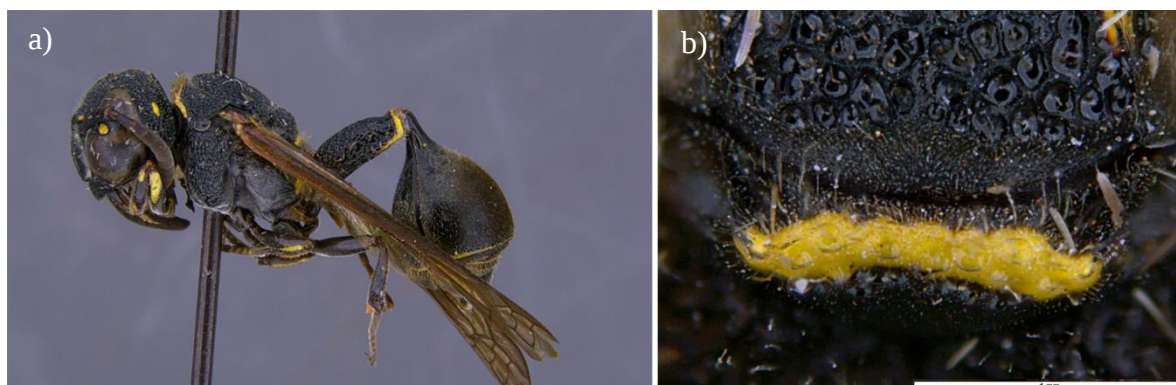


Figura 22: sp.4, a) *habitus*; b) metanoto sem tubérculo.

***Zethus* sp. 5 Cruciol & Lopes, sp. 5 n.**

Holótipo fêmea: Província del Sara, Bolívia. FSCA

Diagnose: tubérculo obsoleto e apresenta o corpo robusto.

Nome sugerido: Refere-se ao metanoto achatado exibido pela espécie, portanto, sugerimos *platynotatus*.

Tamanho: comprimento do tamanho das asas 10,79 mm.

Coloração: Corpo preto opaco, mas com o pecíolo preto brilhante, manchas amarelas nas seguintes regiões: na porção intrantenal; submedialmente na gena; pronoto com uma estreita faixa amarela transversal submediana; tégula; paratégula; par de manchas submedianas no escutelo; banda submediana transversal no metanoto; faixa no pecíolo e estende-se lateralmente, banda subapical nos T2-T6 e esternos S2-S6. A pilosidade está presente em todo o corpo de maneira discreta, sendo na maioria cerdas curtas e esparsas, porém há uma

distribuição densa e de cerdas mais longas nas seguintes regiões: do clípeo, exceto na área central, principalmente a margem lateral; reentrância dos olhos compostos; gena; área subhumeral; tégula e paratégula.

Pilosidade: O propódeo exibe cerdas curtas e densas na parte dorsal, lateralmente exibe novamente cerdas curtas e densas, porém também há cerdas longas e esparsas, principalmente na região próxima a válvula propodeal. Tergo I apresenta a pilosidade formada de cerdas medianas e esparsas. O T2 demonstra a pilosidade formando um tomento. T2-T6 com pilosidade mediana e esparsa; S2-S6 pilosidade mediana, juntas, mas não densas.

Escultura: Clípeo com macropontuações envolvidas por pequenas carenas e micropontuações; fronte, vértice, gena, pronoto, mesoescuto, escutelo densamente macropontuados; carena intrantenal apresenta a área de intersecção da formação das carenas sem pontuação; carenas hipostomal e occipital presentes e completas; mesoescuto com linhas parapsidais; axila mesoescutelar; escutelo levemente macropontuado na porção anterior e sem pontuações evidentes na região posterior; propódeo fortemente estriado dorsalmente com macropontuações bem impressas, lateralmente reticulado; T1 fortemente macropontuado, e sem pontuações (área lisa) na área posterior; T2 densamente micropontuado com macropontuações espalhadas apicalmente. T2-T6 densamente micropontuados e com macropontuações esparsas na parte apical, já o T6 somente micropontuado.

Estrutura: Clípeo com margem côncava, com o dente mediano ausente; ápice do clípeo; carena axilar mesoescutelar; metanoto com o tubérculo marcado medialmente, diminuto, porém visivelmente presente com formato achatado, porém com o ápice pontiagudo; pecíolo expande-se abruptamente, exibe a parte mais alta antes do meio do TI; T2 com a lamela ligeiramente mais desenvolvida lateralmente do que medialmente e uma leve angulação medial subapical do T2 e da lamela; S6 com depressão presente na parte subapical.

Material examinado: Província del Sara, Bolivia, J. Steinbach. [♀, FSCA].

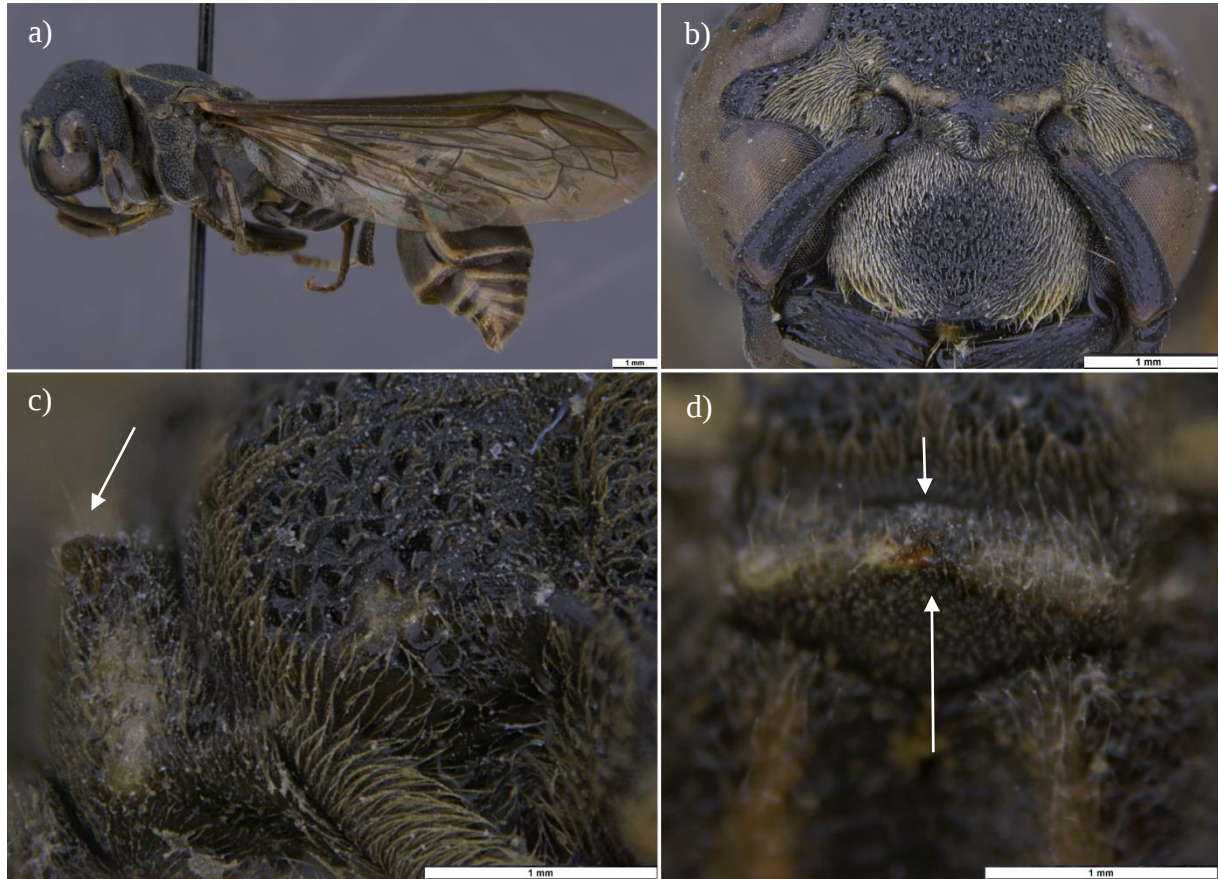


Figura 23: Sp. 5, **a)** fêmea, *habitus*; **b)** fêmea, clípeo; **c)** tubérculo com aspecto lamelar e fraco, em comparação as demais espécies do grupo *spinosus*; **d)** tubérculo, evidenciando o sua fraca marcação no metanoto.

5. CONCLUSÃO E CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho recupera a monofilia do grupo *Zethus spinosus* e o alça a um novo subgênero de *Zethus*.

É completamente elucidada e compreensível a importância das genitálias dos machos no levantamento de caracteres e análise filogenética, mostrando o quanto podem reforçar a relação entre as espécies do grupo. Ainda podem corroborar com a hipótese de um novo subgênero, pois foram observadas estruturas novas e presentes somente no grupo, até o momento.

A revisão taxonômica foi imprescindível, auxiliou na adaptação dos caracteres, assim como na elaboração de novos. Além disso, possibilitou a redescrição de um neótipo de uma espécie para o grupo e a descrição de outras cinco novas espécies. A descrição das espécies novas, traz o entendimento que o novo subgênero, bem como o gênero *Zethus*, ainda demonstram o potencial de expansão de conhecimento, com uma grande diversidade ainda desconhecida para ser descrita e relações evolutivas a serem compreendidas.

REFERÊNCIAS

- BRANSTETTER, M.G.; DANFORTH, B.; PITTS, J.P. *et. al.*, Phylogenomic Insights into the Evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology**, v. 27, cap. 7, p. 1019-1025, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.027>
- BRÈTHES, J., Véspidos y eumenídeos sudamericanos. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires**, v. 3(6), p. 311–377, 1906.
- 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** 117 (2), p.199-218, 2012.
- BOHART, R. M; STANGE, L. A. A Revision of the Genus *Zethus* Fabricius in the Western Hemisphere (Hymenoptera: Eumenidae). **University of California Publications in Entomology** v. 40, p. 208, 1965.
- CARPENTER, J. M.; CUMMING, J. M. A character analysis of the North American potter wasps (Hymenoptera: Vespidae; Eumeninae). **Journal of Natural History** v.19, p. 877 – 916, 1985.
- CARPENTER, J. M.; MARQUES, O. M. Contribuição ao Estudo dos Vespídes do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae). **Série: Publicações Digitais 02**. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Depto. De Filotecnia, 2001.
- DALLA TORRE, K.W., Vespidae: Genera Insectorum 19. P. Wytsman, Bruxelles, p. 108, 1904.
- DE SAUSSURE, H., Monographie des Guêpes Solitaires, ou de la tribu Eumeniens. Paris, Victor Masson; Genève, J. Kressman, Joël Cherbuliez, p. 286, 1852.
- 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, p. 352, 1855.
- DE SAUSSURE, H. Synopsis of American Wasps: Solitary Wasps. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 254, p. 394, 1875.
- FARRIS, J. S. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology** v.18: p. 374 – 385 19, 1969.
- FREIRE, P. **A importância do ato de ler**. São Paulo: Cortez, 1989.
- GIORDANI, S. A. Revisione delle specie etiopiche e malgascse della sottofamiglia Discoeliinae (Hym.). **Boll. Mus. Civ. Venezia**, v. 30, p. 19 – 65, 1969.
- GOLOBOFF, P.A. Estimating character weights during tree search. **Cladistics** v.9, 83–91, 1993.

GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J.S.; KÄLLERSJÖ, M.; OXELMANN, B.; RAMÍREZ, M.; SZUMIK, C. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics** v. 19, p. 324-332, 2003.

GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; NIXON, K., TNT: a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** v. 24, p. 774-786, 2008.

GOLOBOFF, P. A.; CARPENTER, J. M.; ARIAS, J. S. e ESQUIVEL, D. R. M., Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics** v. 24, p. 758–773, 2008a.

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 (5), p. 453 – 484, 2014. <https://doi.org/10.1111/cla.12059>

HERMES, M.G; SOMAVILLA, A. **Vespidae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. PUND. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/7345>>. Acesso em 18 de Janeiro de 2023.

JOUAULT, C.; RASNITSYN, A.; POUILLON, J.M; NEL, A., The first *Curiosivespa* Rasnitsyn, 1975 (Hymenoptera: Vespidae) from the Lower Cretaceous Crato formation (Brazil). **International Journal of Entomology**, v. 57, cap. 6, p. 509-513, 2021. <https://doi.org/10.1080/00379271.2021.1976672>

LOPES, R.B.; NOLL, F.B., Notes on the Neotropical *Zethus* Fabricius, 1804 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) with the description of two new species from Brazil. *Zootaxa* 3784, (2), p. 179-186, 2014.

LOPES, R.B.; NOLL, F.B., Cladistic analysis of the *Zethus* (*Zethoides*) Fox, 1899 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) species groups with insights on the current subgeneric classification of *Zethus* Fabricius, 1804. **Insect Systematics and Evolution**, v. 49, p. 103–129, 2018. <https://doi.org/10.1163/1876312X-00002165>

LOPES, R.B.; CARPENTER, J.M; NOLL, F.B., Cladistic analysis of *Zethus* Fabricius, 1804 (Hymenoptera, Vespidae): a new subgeneric classification. *Journal of Hymenoptera*, v. 82, p. 253-283, 2021. doi: [10.3897/jhr.82.65760](https://doi.org/10.3897/jhr.82.65760)

NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M., On Outgroups. **Cladistics** v. 9, p. 413 – 426, 1993.

NIXON, K. C., WinClada ver. 1.0000. Published by the author, Ithaca, NY, USA, 1999 – 2002.

PETERS, R. S.; KROGMANN, L.; MAYER, C. *et. al.*, Evolutionary History of the Hymenoptera. **Report**, v. 27, cap. 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, p. 3-33, 2010.

PIEKARSKI, P.K., CARPENTER, J.M.; LEMMON, A.R.; LEMMON, E.M.; SHARANOWSKI, B.J., Phylogenomic Evidence Overturns Current Conceptions of Social Evolution in Wasps (Vespidae). **Molecular Biology & Evolution**, v. 35 (9), p. 2097 – 2109, 2018.

PILGRIM, E.M.; VON DOHLEN, C. D.; PITTS, J.P., Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its componente families and subfamilies. **Zoologica Scripta**, v. 37, cap. 5, p. 539-560, 2008.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00340.x>

RAFAEL, J.A. *et al.* Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia. In Melo, G.A.R *et al.* (org) Hymenoptera. 1.ed. Ribeirão Preto: Holos Editora, p. 554-601, 2012.

RICHARDS, O. W., **A revisional study of the Masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea)**, p. 294, 1962.

SERENO, P.C., Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, vol. 23, p. 565-587, 2007.

WEST-ERBERHARD, M. J.; CARPENTER, J. M.; HANSON, P. E., Capítulo 15: Familia Vespidae. In: Hanson, P. E & Gauld, I. D. Hymenoptera devla Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** v. 77, p. 617 – 644, 2006.

ANEXO I – Lista de Espécies

Grupo spinosus	País	Coletor	Material Obtido	Material Tipo Observado
<i>Z. anisitsii</i> Brèthes, 1906	Brasil Belize	F.M. Oliveira F.D. Parker	Macho e Fêmea	
<i>Z. dubius</i> Smith, 1857	Brasil Bolívia Paraguai	Sardinha e Azevedo L. Stange Fritz	Macho e Fêmea	
<i>Z. excavatus</i> Bohart e Stange, 1965	Brasil Bolívia	R.B. Lopes L. Stange	Apenas Fêmea	
<i>Z. gonostylus</i> Bohart e Stange, 1965	México	T.L. Griswold	Macho e Fêmea	✓
<i>Z. nicaraguenses</i> Zavattari, 1912	Costa Rica México Venezuela	F.D. Parker R.B. Roberts Menke & Carpenter	Macho e Fêmea	✓
<i>Z. sinuostylus</i> Lopes, 2014	Brasil	M.R. Mechi	Macho e Fêmea	✓
<i>Z. spinosus</i> de Saussure, 1857	Costa Rica México	F.D. Parker T.L. Griswold	Macho e Fêmea	✓
sp. 1 Cruciol e Lopes, 2022	Argentina	Foerster	Macho e Fêmea	✓
sp. 2 Cruciol e Lopes, 2022	Brasil	M. Alvarenga	Apenas Macho	✓
sp. 3 Cruciol e Lopes, 2022	Bolívia	Porter e Stange	Apenas Macho	✓
sp. 4 Cruciol e Lopes, 2022	Brasil	W.J. Hanson	Apenas Fêmea	✓
sp. 5 Cruciol e Lopes, 2022	Bolívia	J. Steinbach	Apenas Fêmea	✓

Nota: A lista de espécies examinadas está apresentada de forma resumida, os espécimes das espécies do grupo interno (*spinosus*) provenientes da mesma localidade, estão apresentados

uma única vez. *Zethus coroicae* está ausente da tabela, pois não foi possível examiná-lo, como mencionado no texto.

ANEXO II – Matriz de caracteres

Espécies	Caráter																			
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Z. (I) fulva</i>	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	
<i>Z. anisitsii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. dubius</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. excavatus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. gonostylus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. nicaraguensis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. sinuostylus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. spinosus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Zethus</i> sp. 1	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Zethus</i> sp. 2	?	?	?	?	?	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	
<i>Zethus</i> sp. 3	?	?	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Zethus</i> sp. 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Zethus</i> sp. 5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. (Z) discoelioides</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	
<i>Z. (Z) coeruleopennis</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	
<i>Z. (Z) infundibuliformis</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	1	0	
<i>Z. (Z) proeminens</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	1	
<i>Z. (Z) spinipes</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	
<i>Z. (Z) wagneri</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	-	0	0	0	1	0	
<i>Z. (Zts) imperfectus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	
<i>Z. (Zts) mexicanus</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Z. (Zts) romandinus</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Z. (D) fuscus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	1	
<i>Z. (D) smithii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Z. (Zds) aztecus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	0	1	1	0	0	1	2	1	
<i>Z. (Zds) diminutus</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	?	0	1	1	1	0	1	2	0	
<i>Z. (W) cylindricus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	
<i>Z. (C) pilipalpus</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	

Abreviações de subgêneros: (I) = *Ischnocoelia*; (Z) = *Zethus*; (Zts) = *Zethusculus*; (D) = *Didymogastra*; (Zds) = *Zethoides*; (W) = *Wettsteinia*; (C) = *Ctenochilus*.

ANEXO II – Matriz de caracteres (cont.)

Espécies	Caráter																			
	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	
<i>Z. (I) fulva</i>	1	0	0	1	0	-	-	0	2	1	1	0	1	0	-	0	0	0	0	
<i>Z. anisitsii</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Z. dubius</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Z. excavatus</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Z. gonostylus</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Z. nicaraguensis</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Z. sinuostylus</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Z. spinosus</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus</i> sp. 1	0	1	0	1	1	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus</i> sp. 2	0	1	0	?	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus</i> sp. 3	0	1	0	?	1	0	0	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	
<i>Zethus</i> sp. 4	0	0	0	0	0	-	-	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Zethus</i> sp. 5	0	1	0	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Z. (Z)discoelioides</i>	1	1	1	1	0	-	-	0	2	0	0	1	1	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (Z)coeruleopennis</i>	0	1	1	1	0	-	-	0	2	0	0	0	1	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (Z)infundibuliformis</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	2	0	0	1	1	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (Z)proeminens</i>	1	1	1	0	0	-	-	0	2	0	1	0	1	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (Z)spinipes</i>	1	0	1	1	0	-	-	0	1	0	0	1	1	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (Z)wagneri</i>	1	1	1	1	0	-	-	0	2	0	0	0	1	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (Zts)imperfectus</i>	1	0	0	0	0	-	-	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Z. (Zts)mexicanus</i>	1	1	0	0	0	-	-	1	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0	2	
<i>Z. (Zts)romandinus</i>	1	1	0	0	0	-	-	1	1	0	0	0	2	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (D)fuscus</i>	0	1	0	1	0	-	-	0	2	1	0	1	2	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (D)smithii</i>	1	1	0	1	0	-	-	0	2	1	0	1	2	0	-	0	0	1	0	
<i>Z. (Zds)aztecus</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	1	1	0	1	2	0	-	0	0	0	1	
<i>Z. (Zds)diminutus</i>	1	0	0	1	0	-	-	0	1	1	1	1	1	0	-	0	0	0	1	
<i>Z. (W)cylindricus</i>	1	1	1	1	0	-	-	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	
<i>Z. (C)pilipalpus</i>	1	0	1	1	0	-	-	0	2	1	1	1	1	0	-	0	0	0	0	

Abreviações de subgêneros: (I) = *Ischnocoelia*; (Z) = *Zethus*; (Zts) = *Zethusculus*; (D) = *Didymogastra*; (Zds) = *Zethoides*; (W) = *Wettsteinia*; (C) = *Ctenochilus*.

