

# CAPÍTULO 1

## MORFOLOGIA EXTERNA



Dermaptera: cabeça com peças bucais separadas

Eduardo A. B. Almeida USP, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Ribeirão Preto, SP. <https://orcid.org/0000-0001-6017-6364>

Gabriel A. R. Melo UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. <https://orcid.org/0000-0001-9042-3899>

O entendimento dos princípios básicos da organização morfológica de Hexapoda é essencial para compreender a ubiquidade desses organismos. Essa compreensão permite ainda que se estude com rigor os padrões de variação entre as ordens. A morfologia tem sido por séculos a base de dados utilizada para o reconhecimento de grupos taxonômicos e para a proposição de classificações. A variação morfológica, como todas as características biológicas, carrega a história evolutiva dos grupos e, assim, pode ser usada para a delimitação de táxons naturais, reflexo do parentesco entre as espécies. Parte da variação morfológica é resultado de pressões seletivas e, assim, possui um caráter adaptativo. A fascinante diversidade de aparelhos bucais é um dos melhores exemplos de correlação morfológica a diferentes hábitos de vida dos insetos.

O objetivo deste capítulo é fornecer as bases para compreender a terminologia de morfologia externa utilizada no restante do livro. Tratamentos extensos da morfologia dos insetos foram apresentados por Snodgrass (1935, 1952), Matsuda (1965, 1970, 1976, 1979), Scudder (1961, 1971), Smith (1969), Tuxen (1970), Denis & Bitsch (1973), Richard & Davis (1977), Bitsch (1979), Nichols (1989), Kukalová-Peck (1991), entre outros. Há inúmeros outros estudos tratando da morfologia de grupos menores, muito valiosos por elucidarem o uso exato de termos entre especialistas de um táxon. Estruturas homólogas podem ser tratadas por nomes diferentes em diferentes ordens de insetos por razões históricas ou pela dificuldade de se estabelecer hipóteses confiáveis de homologia entre as estruturas em grupos diferentes. Ainda, há nomes iguais utilizados, em grupos diferentes, para estruturas não homólogas.

Antes de iniciar a discussão sobre a morfologia externa, é importante definir alguns termos que auxiliam a descrição anatômica. O eixo mais longo dos insetos normalmente é aquele que segue da cabeça à extremidade do abdômen e é chamado ântero-posterior, podendo também ser denominado **rosto-anal**. Assim, estruturas ou regiões ditas anteriores são aquelas mais próximas à cabeça do inseto. Um plano vertical pode ser imaginado passando ao longo de um inseto ao longo do eixo ântero-posterior, dividindo-o em duas metades idênticas (ou quase idênticas), já que é um organismo bilateralmente simétrico. A **linha mediana** ou **linha média** é útil para descrever o quanto uma parte do corpo se afasta do centro do corpo. Dois outros eixos podem ser traçados, perpendiculares entre si. O eixo **direito-esquerdo**, como o próprio nome sugere, vai de um lado ao outro do inseto. Por último, existe o eixo **dorso-ventral**. Estruturas proximais (ou basais) são aquelas mais próximas da linha mediana e estruturas distais ou apicais são aquelas mais afastadas. Como é característico dos artrópodes, insetos possuem o corpo revestido de placas esclerosadas que, em certas regiões, formam estruturas rígidas e outras que se articulam entre si. O revestimento dos insetos é de fundamental importância para sua sobrevivência e é de grande utilidade para a descrição de sua estrutura morfológica. O revestimento dorsal de um inseto é denominado **tergo**, o lateral é chamado **pleura** e o ventral, **esterno**. O uso desses três termos na literatura entomológica causa um pouco de confusão, porque por vezes são empregados apenas para descrever o conjunto completo de placas dorsais, por exemplo, no caso do tergo, e, por vezes, também é empregado para descrever cada uma das placas. O mesmo ocorre, analogamente, para a pleura e o esterno. Os dois sentidos serão adotados neste livro. Referência às subdivisões ou esclerosações de uma dessas placas é feita pela adição do sufixo **-ito**: **esternito**, **pleurito** e **tergito**.

**Como citar:** Almeida, E.A.B & Melo, G.A.R. 2024. Cap. 1, Morfologia externa, pp. 1-11. In: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.  
<https://doi.org/10.61818/56330464c01>

O corpo de um inseto constitui-se de uma sequência de partes: os **somitos**, **segmentos do corpo** ou **metâmeros**, derivados de somitos embrionários. Em insetos, tal como em outros Arthropoda, grupos de segmentos fundem-se durante o desenvolvimento do organismo, formando regiões do corpo denominadas **tagmas**. O padrão de organização dos tagmas é chamado de **tagmose** e, nos insetos, é expresso em três grandes regiões do corpo: cabeça, tórax e abdômen (Fig. 1.1). A consequência mais notável da tagmose em insetos é a divisão do corpo em regiões com funções diferenciadas: na cabeça, encontra-se a maior parte dos órgãos sensoriais, de ingestão de alimentos e o centro neuronal mais desenvolvido do corpo (que se relaciona ao processamento dos sinais recebidos pelos órgãos sensoriais); o tórax abriga a musculatura responsável pela locomoção e nele se inserem os apêndices locomotores, as pernas e, nos pterigotos, também as asas; no abdômen, encontram-se os órgãos digestivos e reprodutivos, entre outros.

Um inseto contém 20 somitos, embora a separação entre eles possa estar obliterada em regiões do corpo em que tenham ocorrido graus acentuados de fusão, como a cabeça. A cabeça é formada pela fusão dos seis segmentos anteriores do corpo (embora haja autores com outras opiniões quanto a esse número). O tórax é formado por três segmentos facilmente reconhecíveis e o abdômen é formado por 11 segmentos.

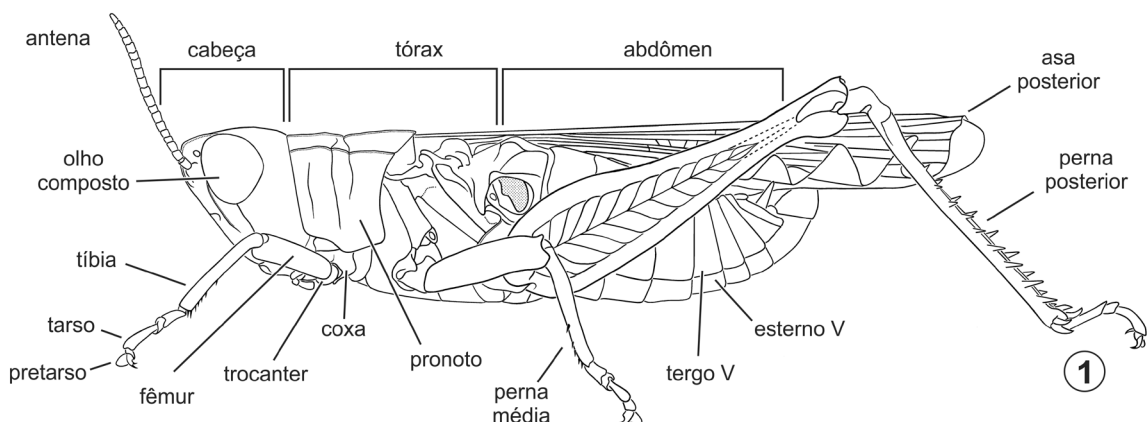
O padrão de segmentação pode ser complexo, pelo fato de os limites visíveis das placas do exoesqueleto nem sempre corresponderem aos limites dos segmentos. A esclerosação das placas que revestem o corpo de insetos adultos e ninfas não corresponde aos limites dos segmentos metaméricos primitivos, como acontece em algumas larvas não esclerosadas. Esse padrão é chamado **segmentação secundária** e é um estado apomórfico observado no tórax e abdômen da maioria dos insetos (Figs 1.2–3). Na condição primitiva de segmentação, as **suturas antecostais** demarcam os limites dos segmentos, esses sendo denominados **segmentos primários** (Fig. 1.2). No caso da segmentação secundária, observa-se a esclerosação da sutura antecostal e das regiões adjacentes a ela. Anteriormente à sutura antecostal, localizam-se o **acrotergito** (dorsalmente) e o **acrosternito** (ventralmente), regiões curtas (Fig. 1.3). Os tergos e esternos são placas mais extensas que os acrotergitos e acrosternitos (acroesternitos), e localizam-se posteriormente à

sutura antecostal. A flexibilidade intersegmental é garantida, no caso da segmentação secundária, pela **membrana conjuntiva** (ou **intersegmental**), que conecta a extremidade posterior de um tergo (ou esterno) à extremidade anterior do acrotergito (ou acrosternito) subsequente. A **crista antecostal** ou **antecosta** (Fig. 1.3) reforça o esqueleto internamente à linha formada pela sutura antecostal e serve para a fixação de músculos.

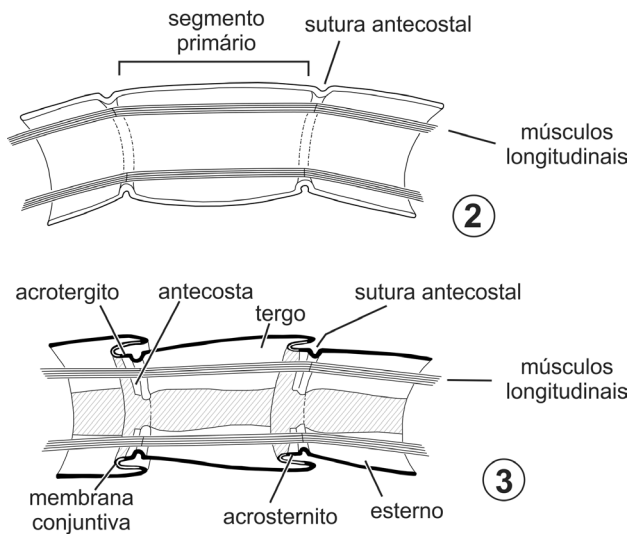
Certos apêndices dos insetos estão subdivididos em unidades menores, muitas vezes também chamadas de segmentos. Entretanto, nesses casos, deve-se evitar o uso do termo “segmento” porque essas subdivisões não derivam da segmentação como descrita acima. Às subunidades de uma estrutura, como os palpos das peças bucais, o tarso de uma perna e os cercos abdominais, reserva-se o termo **artículo**. Alternativamente, pode-se referir-se aos artigos empregando-se o sufixo “-mero” (do grego, parte), como por exemplo, **tarsômeros** ou **palpômeros**.

Termos que causam alguma confusão nas descrições morfológicas de insetos são sulco e sutura. O termo **sutura** frequentemente é reservado às linhas que marcam a segmentação primária do corpo, embora com frequência também seja usado para as linhas resultantes da fusão, ou mesmo da subdivisão, de escleritos. Por outro lado, as linhas de reforço e aumento de rigidez, marcadas no integumento do inseto, são denominadas **sulcos**. Sulcos são dobras do integumento que formam carenas internas, servindo para a inserção de músculos ou para aumento de rigidez do exoesqueleto. Em casos de maior desenvolvimento dessas dobras, formam-se placas ou espinhos internos denominados **apófises** ou **apódemas**. Para facilitar a referência a regiões do corpo do inseto, áreas ou placas delimitadas por sulcos e/ou suturas são tratadas por **escleritos**, mesmo quando não corresponderem a um segmento do corpo.

**Cerdas**, muitas vezes denominadas **pelos**, são estruturas conectadas à cutícula e têm grande importância taxonômica para alguns grupos de insetos. O capítulo “Morfologia Interna e Fisiologia”, neste livro, fornece descrições sobre a origem e funções dessas estruturas. Cabe notar que as descrições morfológicas nem sempre são consistentes ao empregar esses termos, especialmente quando se comparam trabalhos de ordens diferentes de insetos. Essa variação no uso dos termos pode ser observada nos diversos capítulos deste livro, respeitando as tradições dos usos para os grupos taxonômicos.



**Figura 1.1.** Hábito lateral de um adulto de um gafanhoto macho (Orthoptera: Acrididae: *Stenacris* sp.).



**Figuras 1.2-3.** Diagramas esquemáticos ilustrando dois tipos de segmentação do corpo. **2**, segmentação primária; **3**, segmentação secundária. Fonte: Snodgrass (1935).

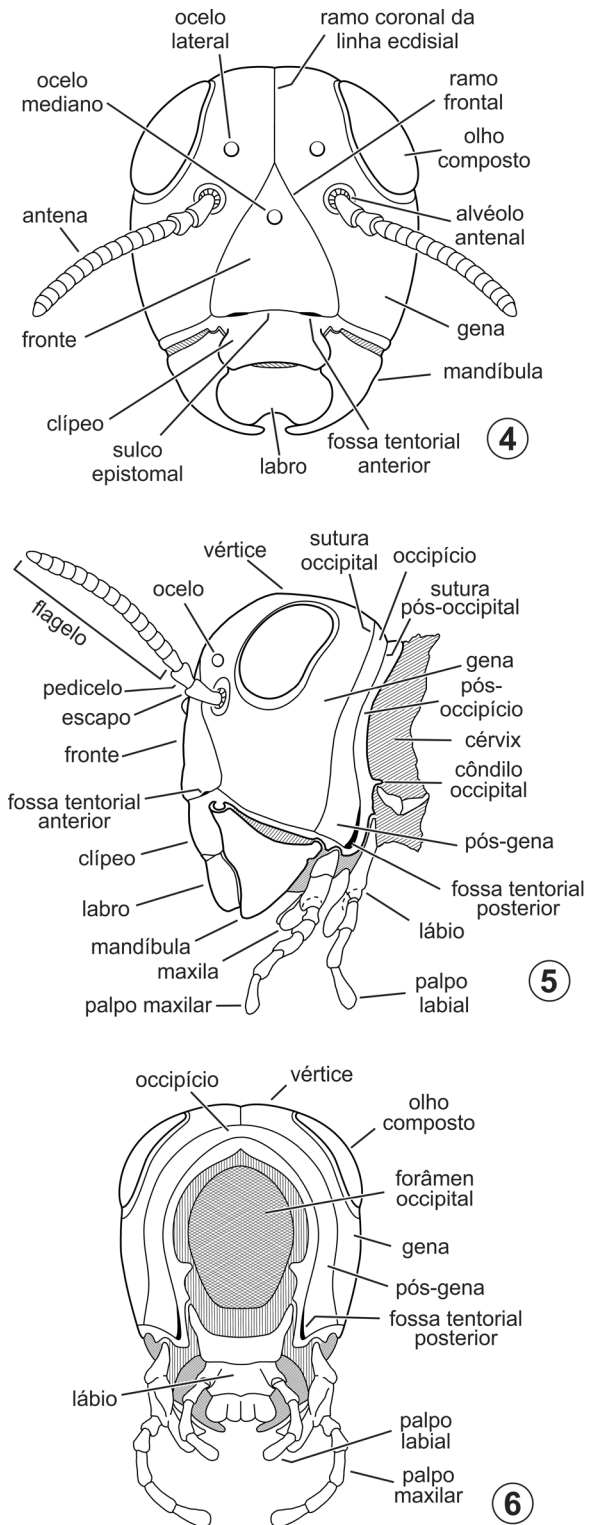
**Cabeça** (Figs 1.4–6). É um tagma geralmente globular, rígido e bastante esclerosado. Sua origem embrionária não está completamente esclarecida, mas as hipóteses mais aceitas são de que a cápsula cefálica tenha se originado da fusão dos seis ou sete primeiros segmentos do corpo. A cabeça possui duas aberturas, uma anterior (ou ventral), onde se inserem as partes bucais, e outra posterior, por onde se conecta ao restante do corpo. Três padrões básicos da morfologia da cabeça são observados, distintos quanto ao posicionamento das peças bucais: **hipognato** (Fig. 1.5), **prognato**, e **opistognato**. O primeiro é o mais comum e caracteriza-se pela abertura oral e posicionamento das peças bucais voltadas para baixo quando a cabeça está em repouso. Acredita-se que essa seja a condição mais plesiomórfica (ou original) para a morfologia da cabeça dos insetos. As condições prognato (por exemplo, de Embioptera, muitos Coleoptera, larvas de Neuroptera) e opistognato (por exemplo, Hemiptera, Blattaria) são caracterizadas, respectivamente, pela orientação das peças bucais para frente e para trás. A condição opistognata é basicamente uma modificação da condição hipognata, em que a boca é ventral, mas o aparelho bucal se volta para trás.

A cabeça é formada por regiões reconhecíveis e comparáveis em representantes da maioria dos insetos (Figs 1.4–6). Alguns escleritos e estruturas são especialmente importantes como pontos de referência para essas regiões. Dentre essas estruturas, cabe mencionar: (1) **olhos compostos**, nas laterais; (2) três **ocelos** medianamente no alto da cabeça; (3) **alvéolos antenais**, medianamente na face e abaixo dos ocelos; (4) **boca**; e (5) **forâmen occipital** ou **forâmen magno**, na parede posterior da cabeça. A região da cabeça dorsal e anterior ao forâmen occipital é chamada de **epicrânio**, o qual se divide em **occipício** (posteriormente), **vértice** (dorsalmente), **fronto-clípeo** ou simplesmente **clípeo** (anteriormente) e **gena** (lateralmente) (Fig. 1.5).

A maioria dos insetos adultos e ninfas possui um par de **olhos compostos** bastante conspícuos que, em alguns casos, tomam uma parte considerável da superfície da cabeça (Figs 1.4–6). Em casos extremos, os olhos se encontram medianamente e essa condição é chamada **holóptica**; nos casos em que isso não

acontece, chama-se **dicóptica**. As unidades constituintes dos olhos compostos são os **omatídios**, pequenas lentes corneais organizadas como facetas hexagonais. Cerdas diminutas podem estar presentes entre os omatídios do olho.

Além dos olhos compostos, os insetos possuem três **ocelos**, que formam um triângulo, geralmente isósceles e posicionado



**Figuras 1.4-6.** Estruturas da cabeça de um inseto pterigoto (gafanhoto), mostrando seus principais sulcos, suturas e regiões. **4**, vista frontal; **5**, vista lateral; **6**, vista posterior. Fonte: Snodgrass (1935).

entre o vértice da cabeça e os alvéolos antenais (Fig. 1.4). A presença de três ocelos em grande parte dos grandes grupos de insetos sustenta a hipótese de que essa condição estava presente no ancestral comum de Hexapoda. Os dois ocelos mais próximos aos olhos são chamados de **ocelos laterais**. O **ocelo mediano** posiciona-se sobre a linha média da cabeça e aparentemente foi formado a partir de dois ocelos que se fundiram, hipótese sustentada por sua inervação dupla.

Entre os olhos compostos, localizam-se os **alvéolos antenais** (também denominados de tórulos, fossas antenais ou bulbos antenais), que são aberturas na cabeça circundadas por anéis esclerosados, onde se inserem as antenas. As **antenas** são móveis e divididas em três artigos principais (ou antenômeros): o **escapo**, o **pedicelo** e o **flagelo** (Fig. 1.5). O flagelo é composto por um número variável de unidades, os **flagelômeros**, enquanto o escapo e o pedicelo não são subdivididos. O flagelo pode ser uma estrutura inteira (um flagelômero) ou pode ter várias dezenas de flagelômeros, e essa variação frequentemente possui importância taxonômica. Em Collembola e Diplura, entretanto, não se reconhece o flagelo, uma vez que os artigos distais ao que seria o pedicelo dos outros insetos possuem musculatura própria, sendo os artigos denominados apenas de antenômeros.

A única linha presente na cabeça de todos os insetos que corresponde a um limite intersegmental é a **sutura pós-occipital** (Figs 1.5–6). Apenas em Archaeognatha, observa-se outra sutura anterior à pós-occipital que marca o segmento maxilar. Em alguns grupos de insetos, é possível reconhecer a **linha ecdisial** (ou “sutura” epicranial). Essa linha possui a forma de um Y invertido e marca o local de rompimento da cápsula cefálica durante as mudas dos imaturos e que persiste como uma linha pouco pigmentada em adultos. O ramo mediano da linha ecdisial, denominado **ramo coronal**, estende-se desde o occipício até a face do inseto, onde se divide em dois ramos laterais, chamados **ramos frontais** (Fig. 1.4).

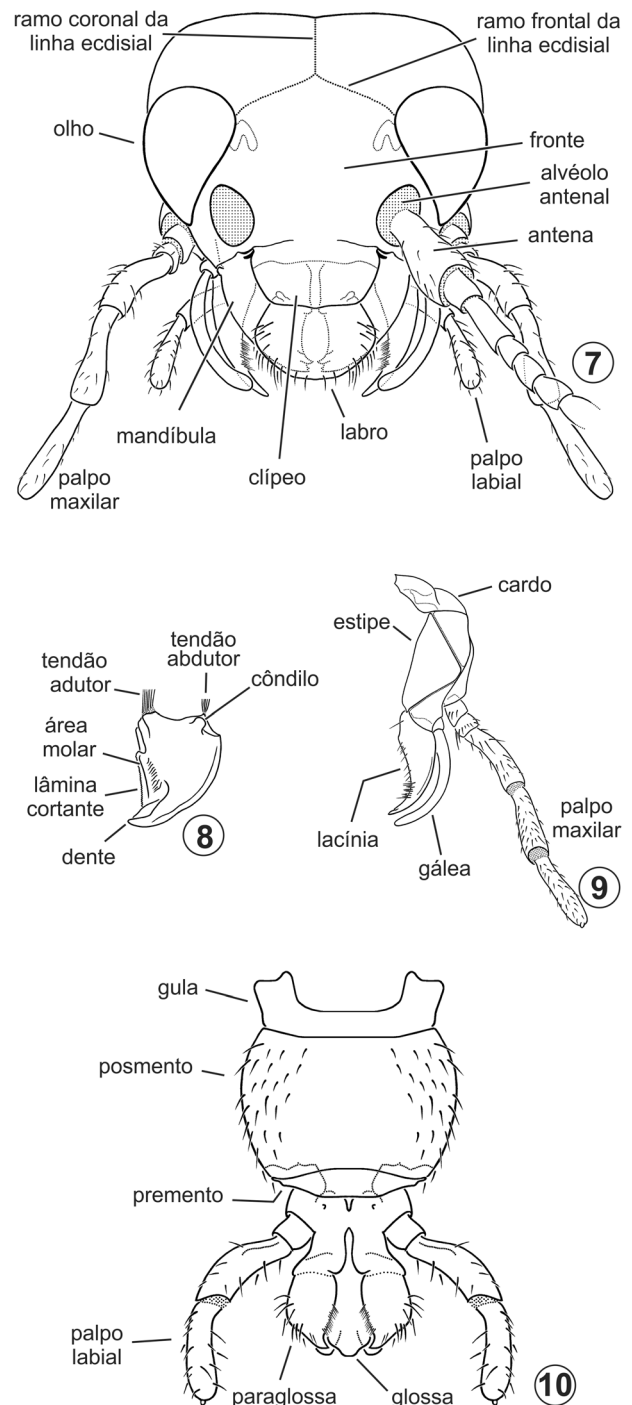
A região frontal da cabeça, fronto-clípeo, pode ser subdividida em duas placas principais, **fronte** e **clípeo**. Esses escleritos são separados transversalmente pelo **sulco epistomal**, o qual conecta as **fossas tentoriais anteriores** (Fig. 1.4).

**Aparelho bucal.** Os insetos, em sua definição mais restrita, correspondem ao grupo chamado de **ectognatos** que, como sugere o nome, possuem o aparelho bucal externo/exposto. As linhagens mais proximamente aparentadas dos insetos, Collembola, Protura e Diplura, são conhecidas em conjunto como **entognatos**, por possuírem as partes bucais protegidas dentro de uma cavidade na cabeça. O aparelho bucal pode ser evertido dessa cavidade quando o inseto se alimenta.

São cinco os componentes principais das peças bucais dos insetos: **labro**, **hipofaringe**, **mandíbula**, **maxila** e **lábio**, do mais anterior ao mais posterior. O plano-básico da morfologia das partes bucais (Figs 1.7–10) pode ser encontrado em algumas ordens de insetos, embora muitas modificações de uma ou mais estruturas tornem bastante difícil o reconhecimento das partes homólogas. De forma geral, a modificação das peças bucais ocorre pelo aumento de tamanho de algumas estruturas e diminuição ou até desaparecimento de outras.

Dois tipos gerais de morfologia de mandíbulas podem ser reconhecidos e dizem respeito à articulação dessas estruturas

com a cápsula cefálica (mais especificamente à área chamada de **pleuróstoma**). São denominadas mandíbulas **mono-** e **dicondílicas** (veja o capítulo “Morfologia Interna e Fisiologia” para mais detalhes). Nas mandíbulas monocondílicas, a articulação dá-se apenas entre o **côndilo** mandibular (arredondado e protuberante) encaixado no **acetábulo** genal, uma concavidade. Mandíbulas dicondílicas são observadas nos Dicondylia (Zygentoma e Pterygota) e são apomórficas em relação à condição monocondílica. Nos Dicondylia, a articulação entre a mandíbula e o crânio dá-se por dois pontos: um homólogo àquele presente



**Figuras 1.7–10.** Cabeça e peças bucais dissecadas de um adulto da tesourinha *Labidura xanthopus* (Stal) (Dermaptera, Labiduridae). 7, cabeça, vista frontal; 8, mandíbula; 9, maxila; 10, lábio.

nas mandíbulas monocondílicas e outro mais anterior próximo ao sulco epistomal. Na mandíbula, tipicamente, observa-se uma região apical contendo uma **lâmina cortante** e/ou um número variável de **dentes**, e uma área basal onde o alimento é triturado — área molar (Fig. 1.8).

As maxilas são subdividas em cinco partes: **cardo** [plural: **cardos**], **estipe** [plural: **estipes**], **gálea**, **lacínia** e **palpo maxilar** (Fig. 1.9). Os cardos promovem a ligação entre as demais partes da maxila e a cabeça, conectando-se a esta última por meio de uma articulação monocondílica como aquela da mandíbula. A maxila conecta-se a uma região lateral à boca, denominada **hipóstoma**, posicionando-se póstero-ventralmente às mandíbulas e ântero-dorsalmente ao lábio. Distalmente ao cardo, localiza-se a estipe, à qual se conectam dois lobos, a lacínia (mesial) e a gálea (lateral). Mais lateralmente, insere-se o palpo maxilar, composto por número variável de artículos, denominados **palpômeros** (Fig. 1.9). Como a lacínia auxilia as mandíbulas no processamento dos alimentos, é a estrutura mais rígida da maxila; ao passo que o palpo e a gálea têm papel mais sensorial, sendo assim mais delicados e flexíveis.

O lábio (Fig. 1.10) posiciona-se posteriormente em relação à maxila e possui estrutura semelhante e comparável a esta última, em que componentes homólogos podem ser reconhecidos (veja abaixo). Contudo, as duas metades correspondentes às maxilas estão fundidas medianamente, formando uma estrutura funcional única. Suas partes constituintes são **posmento**, **premento**, **paraglossa**, **glossa** e **palpo labial** (Fig. 1.10). O posmento é a estrutura mais proximal e articula-se à superfície póstero-ventral da cabeça, e pode subdividir-se em **submento** (proximal) e **mento** (distal). Em insetos prognatos, a conexão entre o posmento e a superfície ventral da cabeça é realizada por um esclerito chamado **gula** (ou ponte epistomal). O premento, tal como a estipe da maxila, conecta-se distalmente a dois pares de lobos e, lateralmente, ao palpo labial. Os lobos mais mesais são as glossas e os mais laterais, as paraglossas. O conjunto formado pela glossa e as paraglossas é denominado **lígula**. O premento posiciona-se na base da cavidade pré-oral e é contíguo a uma membrana que termina na base do salivário.

O lábio é homólogo à segunda maxila de outros táxons de Mandibulata (Myriapoda e Pancrustacea). A correspondência (homologia serial) entre as partes do lábio e da maxila de insetos dá-se na seguinte forma:

Maxila	Lábio
Cardo	Posmento
Estipe	Premento
Gálea	Paraglossa
Lacínia	Glossa
Palpo maxilar	Palpo labial

O labro articula-se por meio de sua margem proximal ao clipeo (articulação clipeo-labral) (Fig. 1.7), encobre as bases das mandíbulas e delimita a cavidade pré-oral anteriormente. A parede interna do labro, denominada **epifaringe**, é membranosa. A **hipofaringe** é um lobo não esclerosado posicionado atrás do labro; em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma, estágios larvais de Ephemeroptera e em Dermaptera, a hipofaringe possui dois lobos laterais, chamados de **superlígulas**. A **boca** é uma pequena abertura localizada atrás do clipeo, que se abre entre a hipofaringe e a epifaringe. A cavidade formada entre a hipo-

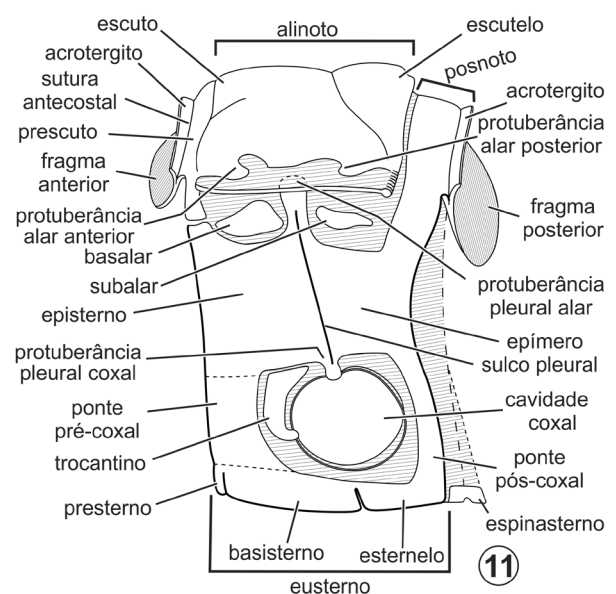
faringe e a epifaringe é denominada **cibário**. Entre a superfície posterior da hipofaringe e a anterior do lábio, encontra-se o **salivário**, cavidade onde se abrem as glândulas salivares labiais.

**Tórax.** É formado por três segmentos, denominados **protórax**, **mesotórax** e **metatórax**. No padrão morfológico primitivo de insetos, os três segmentos eram similares em tamanho. Em insetos alados, o segundo e o terceiro segmentos são muito mais desenvolvidos em relação ao protórax, chamados em conjunto de **pterotórax**. Apesar de o pronoto ser o menor dos três tergos torácicos na maioria dos insetos pterigotos, esse esclerito é muito desenvolvido e cobre parcialmente os dois segmentos posteriores em Blattaria, Orthoptera e Coleoptera.

O tórax é o tagma mais importante para a locomoção dos insetos, tanto para os terrestres quanto para aqueles que voam, uma vez que abriga a musculatura das pernas e das asas. Anteriormente, o tórax conecta-se à cabeça pela **cérvix** ou **pescoço** (Fig. 1.5), uma região membranosa com pequenos escleritos que facilitam a articulação. A origem dos elementos formadores da cérvix permanece incerta, podendo ser composta por elementos cefálicos e torácicos.

A separação entre os segmentos torácicos é marcada pela sutura antecostal, que, como discutido acima, corresponde à dobra primária entre segmentos. A partir dessa sutura, originam-se **fragmas** (Fig. 1.11), que são apódemas em forma de placas que servem à fixação da musculatura longitudinal. Os fragmas são expansões das cristas antecostais, observadas internamente às suturas antecostais em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma.

No tórax, apenas o mesotórax e o metatórax possuem **espiráculos**, aberturas do sistema respiratório traqueal que possibilitam as trocas gasosas (ver capítulo “Morfologia Interna e Fisiologia”). O espiráculo mesotorácico posiciona-se posteriormente à margem da propleura. O espiráculo metatorácico é menor e costuma posicionar-se mais proximamente à mesopleura que à metapleura.



**Figura 1.11.** Diagrama em vista lateral de um segmento típico do pterotórax mostrando seus escleritos, subdivisões principais. Fonte: Snodgrass (1935).

Os tergos torácicos são frequentemente denominados **notos**, para diferenciar dos tergos abdominais. Dessa forma, o tórax possui **pronoto**, **mesonoto** e **metanoto**. Em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma, e em ninfas de Pterygota, não há sobreposição entre os notos. A sobreposição ocorre nos adultos de pterigotos. Além disso, nos pterigotos, os notos em que as asas se inserem dividem-se em **alinoto** (anterior) e **posnoto** (posterior) (Fig. 1.11). Os posnotos de um inseto, **mesoposnoto** e **metaposnoto**, representam o acrotergito somado à sutura antecostal do terceiro segmento torácico e do primeiro abdominal, respectivamente (Fig. 1.11). Essa conformação das placas do tórax dos pterigotos relaciona-se à ação da musculatura de voo indireto através da deformação do tórax. Em ordens caracterizadas pelo uso primário ou exclusivo das asas anteriores para o voo (por exemplo, Diptera), o mesotórax é mais desenvolvido; naquelas em que as asas posteriores têm mais importância (como em Coleoptera e Orthoptera), o metatórax é expandido em relação ao mesotórax.

As asas inserem-se no alinoto, em geral mais longo que o posnoto e divide-se em três regiões demarcadas por sulcos: **prescuto**, **escuto** (ou escudo) e **escutelo** (da parte anterior para a posterior), os dois últimos sendo mais definidos e frequentemente mais reconhecíveis que o primeiro. O **sulco escuto-escutelar**, em forma de V invertido, quando muito desenvolvido, é chamado por alguns autores de **fissura**. No mesonoto, seria apropriado referir-se aos escleritos do alinoto por **pré-mesoscuto**, **mesoscuto** e **mesescutelo (mesoscutelo)**, enquanto no metanoto seriam chamados de **pré-metascuto**, **metascuto** e **metescutelo (metascutelo)**. As margens laterais do mesoscuto e do metascuto possuem pequenas projeções denominadas **protuberâncias alares anterior** e **posterior**, importantes para a articulação das asas ao tórax (Fig. 1.11).

As asas inserem-se na junção entre tergo e pleura e as pernas unem-se ao tórax na região pleural. Os escleritos pleurais pterotorácicos são subdivididos em duas placas por um sulco transversal, denominado **sulco pleural** (Fig. 1.11). Esse sulco estende-se à porção superior da pleura, onde se forma uma projeção que se articula e auxilia na sustentação e articulação da asa (**protuberância pleural alar**). Na porção inferior, outra projeção articula-se com a coxa (**protuberância pleural coxal**). O sulco pleural reforça a lateral do segmento torácico, dando mais rigidez à pleura durante a contração da musculatura de voo, evidenciado internamente pela **crista pleural**. O sulco pleural divide a pleura em duas metades: a anterior é chamada de **episterno** e a posterior, de **epímero**. No mesotórax, são chamados de **mesepisterno (mesoepisterno)** e **mesepímero (mesoepímero)** e, no metatórax, **metepisterno (metaepisterno)** e **metepímero (metaepímero)** (Fig. 1.11).

São encontrados também **epipleuritos**, que funcionam como pontos de fixação de músculos diretos de voo. Os epipleuritos anteriores, mais próximos do episterno, são chamados **basalares** e aqueles mais próximos ao epímero são chamados **subalares**. Frequentemente ocorre fusão de escleritos basalares e de subalares, formando apenas um basalar e um subalar. Um pequeno esclerito anterior à coxa e à protuberância pleural coxal é o **trocantino** (Fig. 1.11).

Os esternos torácicos, **prosterno**, **mesosterno** e **metasterno**, têm morfologia bastante variável e observa-se grau variável de

redução, esclerosação e fusão de placas. Dois escleritos principais são observados: o **eusterno** (placa principal em cada segmento), intercalados por placas intersegmentais, chamadas de **espinasterno**. O metasterno (metasterno) nunca possui espinasterno. Os eusternos podem fundir-se aos espinasternos sem que seja possível diagnosticar seus limites claramente. O eusterno pode ser uma placa simples ou subdividida em três escleritos: **pressterno**, **basisterno** e **esternelo** (Fig. 1.11).

O eusterno frequentemente se funde ao esternito pleural adjacente, formando um **látero-esternito**, que se denominam **pontes pré-coxal** e **pós-coxal**, posicionadas, respectivamente, anterior e posteriormente à articulação da coxa.

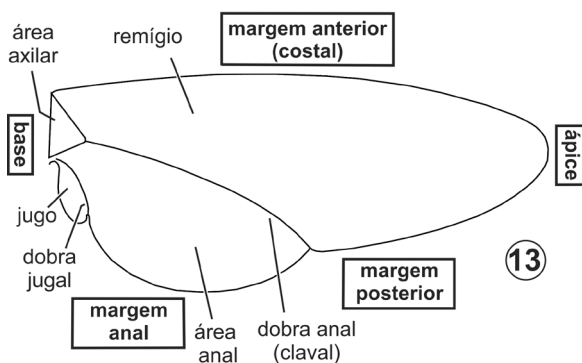
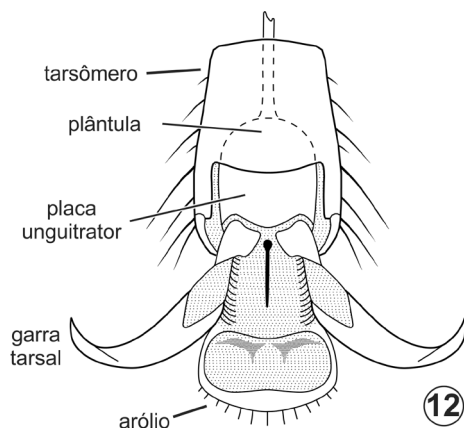
**Pernas.** Um par de pernas insere-se em cada segmento do tórax, recebendo, por isso, nomes específicos de acordo com sua inserção: pernas **anteriores** (ou protorácicas), **médias** (ou mesotorácicas) e **posteriores** (ou metatorácicas) (Fig. 1.1). A estrutura típica de uma perna em Hexapoda inclui seis artigos principais: **coxa**, **trocater**, **fêmur**, **tíbia**, **tarso** e **pretarso** (ou pós-tarso), do mais proximal ao mais distal (Fig. 1.1).

Há evidências de que o número de artigos da perna reduziu-se ao longo da evolução dos insetos. Grupos de insetos representados apenas no registro fóssilífero e outras classes de Arthropoda (como aracnídeos) possuem artigos adicionais: pré-fêmur (fundido com o trocater), patela (fundida com a tíbia) e basitarso (associado ao tarso). Acredita-se que alguns Ephemeroptera e Odonata viventes possuam vestígios de um ou mais desses artigos.

A **coxa** é, em geral, curta e robusta. Em vários grupos de Neoptera, as coxas meso- e metatorácicas estão subdivididas em **coxa vera** e um lobo posterior, o **meron**. A articulação da coxa ao tórax é feita pela protuberância coxal e, em alguns casos, também pelo trocantino ou com o esterno. Quanto maior é o número de pontos de articulação, mais restritos são os tipos e a amplitude de movimentos executados pela coxa. A articulação com o trocantino reduz a liberdade de movimentos da coxa em relação à articulação unicamente com a pleura; ainda mais restritiva é a articulação com a pleura e o esterno. Em geral, o **trocater** também é curto, sendo uma peça importante na articulação entre a coxa e o fêmur, embora não permita ampla gama de tipos de movimento por tratar-se de articulação dicondílica. O trocater único presente na grande maioria dos grupos de insetos pode ser resultante da fusão do par de trocateres encontrado em outros Arthropoda. Em Odonata, o trocater está subdividido em duas unidades não articuladas entre si. Dentre os artigos da perna, normalmente o **fêmur** é o mais desenvolvido, muito forte e rígido, podendo ainda ser o mais longo. Sua morfologia de modo geral possui modificações nesses casos relacionadas a adaptações aos hábitos de vida e funções do fêmur. Em geral, a **tíbia** é o artigo mais longo, mas não tão robusto quanto o fêmur. Vários espinhos costumam estar presentes na sua superfície e pode haver também esporões localizados subapicalmente e voltados para o lado interno. Tíbia e fêmur conectam-se por articulação dicondílica, ao passo que distalmente, a tíbia é unida ao tarsômero proximal por uma articulação monocondílica. O **tarso** divide-se em um número variável de **tarsômeros**, entre um e cinco, mas em grande parte dos insetos estão presentes de três a cinco artigos. O estado mais plesiomórfico da morfologia tarsal

aparenta ser sem subdivisões, como observado em outros grupos de Arthropoda (por exemplo, o propodito de crustáceos) e em linhagens muito antigas de insetos: Protura e alguns Collembola. O primeiro tarsômero é comumente o mais longo e pode ser tratado por **metatarso** ou **basitarso** (este último termo não deve ser confundido com o segmento ancestral de Arthropoda perdido pelos insetos como discutido acima). Comumente o ápice dos tarsômeros possui uma pequena região ventral em forma de almofada, denominada **plântula** (Fig. 1.12). Os escleritos ventrais e mais distais da perna conectam-se à extremidade do pretarso: a **placa unguitrator** (ou simplesmente unguitrator) e a **planta**. Associados ao pretarso estão **garras tarsais**, um **arólio** entre as garras (Fig. 1.12) e **pulvilos**, estruturas em forma de almofadas na base das garras. As garras tarsais inserem-se médio-apicalmente e, entre elas e partindo da planta, localiza-se o arólio. Em alguns insetos, esse lobo é substituído por um espinho situado ventralmente, o **empódio** (que pode também ser lobulado).

**Asas.** A condição plesiomórfica de um adulto de inseto pterigoto é possuir dois pares de asas, as **anteriores** conectadas ao mesotórax e as **posteriores**, ao metatórax. Os dois pares são serialmente homólogos e morfologicamente comparáveis. A asa constitui-se de duas lâminas membranosas, dorsal e ventral, sobrepostas e sustentadas por um conjunto de **veias alares** longitudinais, as



**Figuras 1.12–13.** Pretarso e asa esquemática. **12**, pretarso da barata *Periplaneta americana* (Linnaeus) (Blattaria, Blattidae), vv; **13**, regiões da asa e linhas de flexão. Fontes: Snodgrass (1935) e Mackerras (1970), respectivamente.

quais são reforçadas por veias transversais. As veias tendem a concentrar-se na porção anterior da asa e são mais rígidas próximo à base, adelgaçando-se em direção ao ápice.

Algumas regiões principais da asa são reconhecíveis nos diferentes grupos de insetos alados (Fig. 1.13). A principal delas é o **remígio**, que corresponde à porção anterior da asa (podendo ocupar quase toda sua área) e é responsável por grande parte do movimento de voo, impulsionado pela musculatura torácica. Posteriormente ao remígio, posiciona-se a área anal (ou **clavo**), que é delimitada pela **dobra anal** (ou **claval**), uma linha de flexão paralela à veia cubital. Uma segunda linha de flexão, a **linha jugal**, pode delimitar uma terceira pequena porção da asa, situada posteriormente à área anal e denominada **jugo** ou área jugal. Nas asas posteriores, o clavo pode-se expandir e formar uma área **vanal** (ou **vano**), delimitado anteriormente por outra linha de flexão, a **linha claval**. A importância funcional dessas linhas de flexão nas asas é discutida no capítulo “Morfologia Interna e Fisiologia”.

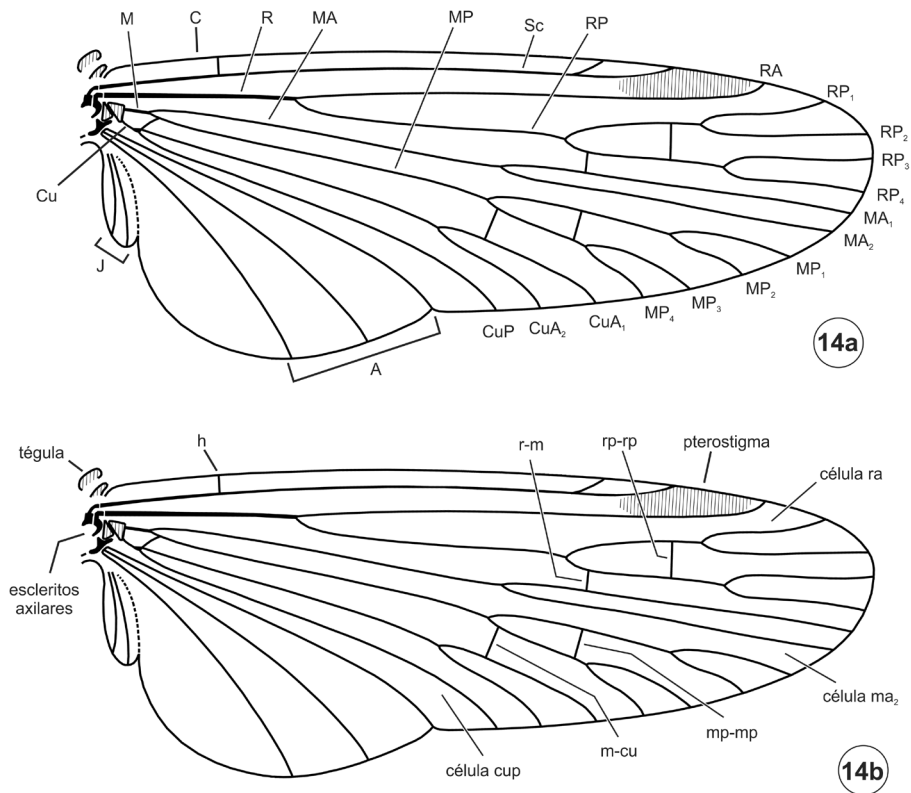
As veias são ditas convexas e côncavas, dependendo de sua configuração em relação ao plano da asa, o que é mais fácil de verificar próximo à base da asa. Esses dois tipos de veias alternam-se da margem anterior à posterior, com isso conferindo às asas uma estrutura plissada. Há sistemas alternativos de terminologia de venação (e de hipóteses de homologia), mas há concordância em que o conjunto fundamental constitui-se das seguintes sete veias principais longitudinais, seguidas de suas respectivas abreviações (Fig. 1.14a): costa (C), subcosta (Sc), radial (R), média (M), cubital (Cu), anal (A) e jugal (J), listadas da mais anterior a mais posterior. Por convenção as veias convexas aparecem seguidas de sinal positivo (+) e as côncavas de sinal negativo (-).

Às veias secundárias, adiciona-se “anterior” (A) e “posterior” (P) ao nome da veia, e numerais subscritos caso haja ramificações adicionais. Por exemplo, uma veia média que se bifurca duas vezes produzindo quatro veias é denominada ‘média’ na base, ‘média anterior’ (MA) e ‘média posterior’ (MP) depois da primeira bifurcação, e ‘MA<sub>1</sub>’, ‘MA<sub>2</sub>’, ‘MP<sub>1</sub>’ e ‘MP<sub>2</sub>’ distalmente às segundas bifurcações (Fig. 1.14a).

O nome de uma veia transversal (Fig. 1.14b) é determinado pelos nomes das longitudinais às quais ela se conecta, em minúsculo e separados por hífen (por exemplo, a veia transversa que une a média, M, e a cubital, Cu, chama-se m-cu), exceto quando une dois ramos de uma mesma veia longitudinal (por exemplo, a veia transversa que une MA e MP chama-se m).

Grandes diferenças no sistema de venação das asas são encontradas entre as ordens de insetos. Essas diferenças devem-se à: (1) redução ou perda de uma ou mais das veias principais; (2) ramificação das veias principais, formando veias longitudinais acessórias; (3) presença de um número variável de veias transversais; e (4) fusão de veias, especialmente daquelas localizadas na margem anterior da asa.

As áreas membranosas delimitadas pelo sistema de veias são denominadas **células alares** (ou simplesmente células). Uma distinção pode ser feita entre dois tipos de células: **abertas** são aquelas parcialmente delimitadas por veias, mas que alcançam a margem da asa; as **fechadas** são completamente delimitadas por veias. Uma célula recebe o nome da veia principal (ou ramo dessa veia) presente em sua margem anterior. Assim, a célula costal (c) localiza-se posteriormente à veia C e a segunda célula cubital



**Figura 1.14.** Venação. **14a**, posição relativa e orientação das principais veias alares longitudinais; **14b**, posição relativa e orientação das principais veias alares transversais. Fonte: Mackerras (1970).

anterior ( $cu_{a_2}$ ), à veia  $CuA_2$ . O **pterostigma** (Fig. 1.14a) é uma área opaca ou pigmentada na margem anterior, posicionada mais proximamente ao ápice da asa.

As asas inserem-se no tórax em uma área triangular não esclerosada chamada área axilar (Fig. 1.13) e articulam-se com o tórax com o auxílio de **escleritos articulares** e das protuberâncias alares. Nos Neoptera (Pterygota com exceção de Ephemeroptera e Odonata), os escleritos articulares consistem em uma **placa umeral**, **tégula** e três (raramente quatro) **escleritos axilares** (Fig. 1.14b). Por meio desses escleritos, a asa articula-se dorsalmente com as protuberâncias alares do escuto e ventralmente com a protuberância pleural e os epipleuritos. O primeiro esclerito axilar conecta-se à subcosta, o segundo conecta-se ao primeiro esclerito, e também à veia radial e à placa média; o terceiro esclerito conecta-se às veias anais. A placa média conecta-se às veias medial e cubital, além do segundo esclerito axilar.

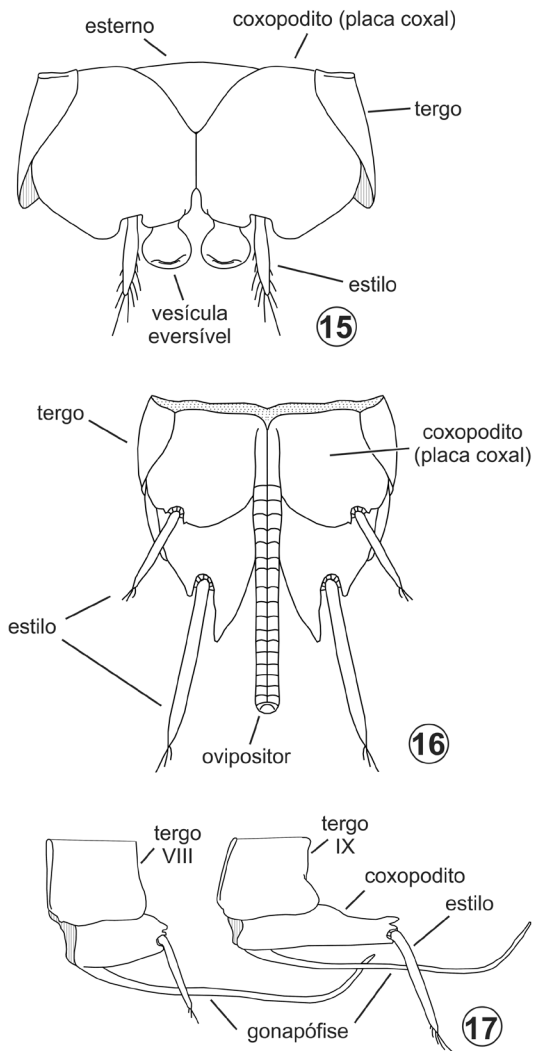
Em vários grupos de Neoptera, as asas anterior e posterior movem-se juntas, funcionando como uma unidade. Para tanto, existem diferentes mecanismos de acoplamento das asas. Essas estruturas, presentes em Lepidoptera, Trichoptera, Mecoptera e Hymenoptera, consistem, de forma geral, da sobreposição de porções de uma asa sobre a outra ou também envolvem a modificação de cerdas especializadas que auxiliam no acoplamento das duas asas. Nessas ordens, quatro tipos de acoplamento são observados entre as asas anterior e posterior: (1) ampla sobreposição entre as margens das asas anterior e média (**acoplamento amplexiforme**); (2) o lobo jugal da asa anterior sobrepõe-se à porção anterior da asa posterior (**acoplamento jugal**); (3) uma ou mais cerdas da asa posterior (**frênulo**) prendem-se a uma es-

trutura chamada de retináculo, um tufo de cerdas na asa anterior (**acoplamento frenular**); (4) uma fileira de pequenos ganchos, chamados **hâmulos**, na margem anterior da asa posterior permite o acoplamento a uma dobra esclerosada na margem posterior da asa anterior (**acoplamento hamular**).

**Abdômen.** No plano-básico de Hexapoda, o abdômen possui 11 segmentos. Contudo, o número observado na maioria dos insetos é menor. O primeiro pode ser reduzido ou fundido ao tórax e com frequência ocorrem reduções ou modificações dos segmentos distais. Os sete segmentos proximais são chamados de **segmentos pré-genitais**, já que os segmentos VIII e IX representam os **segmentos genitais**. O segmento X, quando presente, é sempre reduzido; o segmento XI é representado por pequenos lobos que circundam a abertura anal: um esclerito dorsal denominado **epiprocto** e um par de escleritos látero-ventrais, os **paraproctos**. Algumas ordens de insetos possuem, tipicamente, **cercos** na extremidade apical do abdômen (Fig. 1.18). Esses apêndices têm origem metamérica e são derivados do segmento XI, normalmente tendo função sensorial (em Dermoptera e em alguns Diplura, os cercos são modificados em pinças pré-ênseis). Em sua condição ancestral, inserem-se na membrana entre o epiprocto e os paraproctos. Como o segmento XI é ausente ou muito reduzido na maioria dos grupos, os cercos articulam-se ao segmento X ou a outros segmentos.

Os oito primeiros segmentos abdominais tendem a ser morfológicamente bastante similares. De modo geral, os **tergos** são maiores e arqueados, enquanto os **esternos** são menores e planos. A conexão entre tergos e esternos é feita por uma **membrana pleural**, o que aumenta a flexibilidade e a capacidade de dilatação



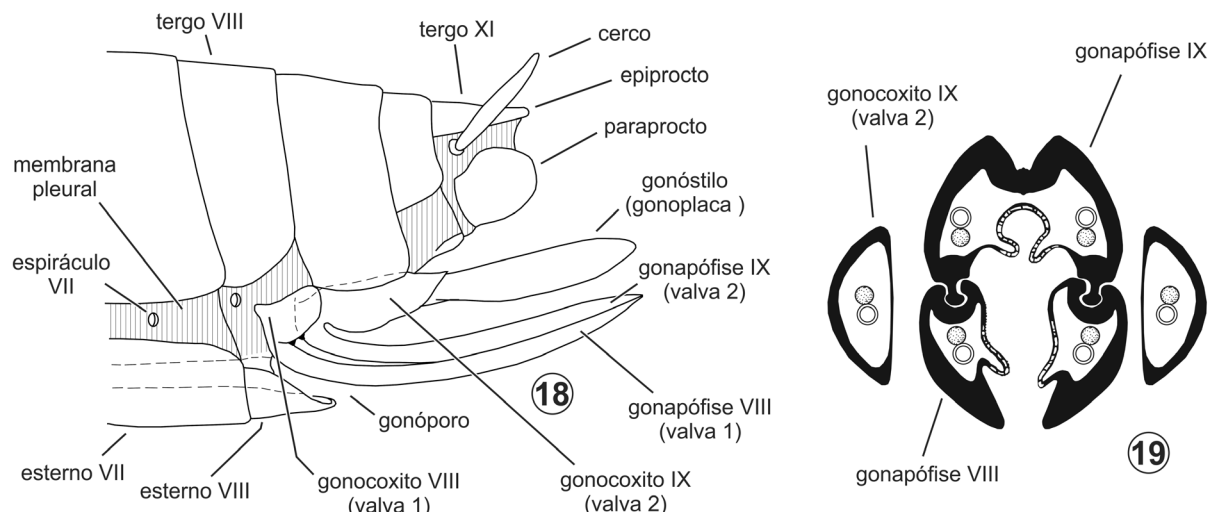


**Figura 1.15-17.** Segmentos abdominais e ovipositor. **15**, segmento abdominal de *Nesomachilis* (Archaeognatha, Meinertellidae) mostrando o esterno verdadeiro e os coxopoditos, aos quais se conectam vesículas eversíveis e estilos, vv; **16**, segmentos abdominais VIII, IX e ovipositor de *Thermobia* Bergroth (Zygentoma, Lepismatidae), vv; **17**, gonópodes dos segmentos abdominais VIII e IX e seus respectivos tergites de *Machilis* Latreille (Archaeognatha, Machilidae), vl. Fonte: Snodgrass (1935).

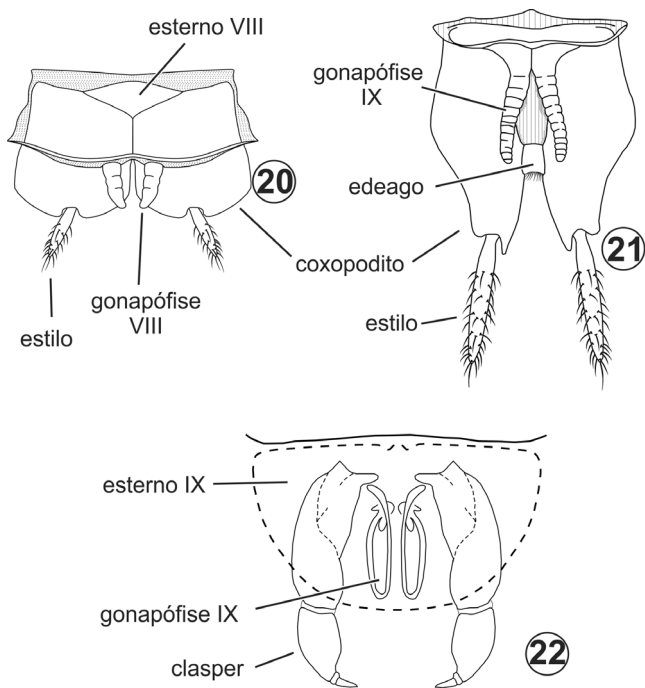
dos segmentos (Fig. 1.18). Excepcionalmente, pode haver fusão do tergo e do esterno de um segmento, formando um anel. Essa membrana flexível permite ainda uma superposição parcial das placas dorsais sobre as ventrais. Da mesma maneira, a conexão intersegmental por membrana conjuntiva dá ao abdômen capacidade de distensão no eixo longitudinal. Os espiráculos posicionam-se lateralmente, em geral na pleura, mas podem estar incorporados ao tergo ou ao esterno adjacente. Além disso, o número de espiráculos pode não corresponder exatamente ao número de segmentos. Em geral, não há apêndices nos segmentos pré-genitais, exceto pelas exceções descritas abaixo. Observa-se nos tergos a segmentação secundária típica, em que estão presentes acrotergito e sutura antecostal, com musculatura longitudinal conectando essas suturas. Ao contrário da segmentação torácica, contudo, não há formação de placas comparáveis aos posnotos. Nos esternos abdominais, a segmentação normalmente também segue o padrão secundário.

Apêndices abdominais metaméricos eversíveis são encontrados em segmentos pré-genitais em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma. A homologia dessas estruturas em relação aos apêndices encontrados em alguns pterigotos não está bem estabelecida. Em Archaeognatha, observa-se a divisão dos esternos abdominais em três placas, em que a mediana é menor e corresponde ao esterno verdadeiro dos demais insetos. Os escleritos laterais, denominados **coxopoditos**, possuem **vesículas eversíveis** medianas e apêndices laterais móveis, chamados **estilos** (Fig. 1.15). Os coxopoditos de Archaeognatha são interpretados como homólogos às coxas de pernas locomotoras.

**Terminália.** A terminália, tanto masculina quanto feminina, corresponde ao subtagma ano-genital resultante da modificação dos segmentos mais distais do abdômen, do VIII ou IX (raramente o VII) até o mais distal. **Genitália** é o nome dado à porção genital da terminália (isto é, segmentos genitais), que inclui modificações morfológicas relacionadas à cópula e oviposição. Representantes viventes de Archaeognatha possuem o que poderia ser considerada muito próxima do plano-básico da morfologia da terminália de insetos Ectognatha (Fig. 1.17). Em Entognatha, não se observa diferenciação de uma genitália. Comparada à morfologia da genitália de outros grupos



**Figuras 1.18-19.** Estrutura do ovipositor de um inseto pterigoto. **18**, ovipositor, vl.; **19**, ovipositor, corte transversal. Fonte: Snodgrass (1935) e Smith (1969), respectivamente.



**Figuras 1.20–22.** Genitália masculina. **20**, primeiro gonocoxito e gonópodes do segmento abdominal VIII de *Machilis variabilis* Say (Archaeognatha), vd; **21**, segundo gonocoxito e gonópodes do segmento abdominal IX de *M. variabilis* (Archaeognatha), vd; **22**, de um inseto pterigoto em vista ventral. Fonte: Figs 20–21 de Snodgrass (1935), fig. 22 de Smith (1969).

de insetos, as estruturas de *Zygentoma* e *Archaeognatha* são relativamente simples (Figs 1.16–17, 20–21). Além disso, a morfologia de machos e fêmeas é semelhante o bastante para permitir comparações, hipóteses de homologia e generalizações sobre suas partes constituintes, por exemplo, comparações aos segmentos abdominais I–VII (veja descrição da morfologia dos esternos abdominais de *Archaeognatha*, acima). Os escleritos que compõem os segmentos genitais recebem nomes específicos: os coxopoditos são chamados de **gonocoxitos** ou **valvíferos**, os estilos são chamados de **gonóstilos** e as projeções lanciformes articuladas na base dos gonocoxitos, denominadas **gonapófises** ou **valvas** (Fig. 1.18). A homologia das gonapófises permanece controversa, com alguns autores defendendo a origem a partir de modificação de partes distais das pernas. Coletivamente, gonóstilos e gonapófises são chamados de **gonópodes**. Apesar da dificuldade de estabelecer-se em alguns casos a homologia entre as partes da genitália entre diferentes grupos de insetos, um ou ambos os pares de gonapófises podem ser encontrados em ao menos um sexo de todas as ordens de insetos ectognatos.

A abertura genital feminina (**gonóporo**) localiza-se entre os segmentos abdominais VIII e IX. A evolução do aparelho ovipositor dos insetos levou ao desenvolvimento de uma bainha formada pelas gonapófises: o primeiro par (segmento VIII) forma o assoalho do canal e o segundo par (segmento IX) recobre a parte superior dessa estrutura. Esse canal contribui no processo de postura, após a liberação do ovo através do gonóporo. A evolução do ovipositor nos diferentes grupos de insetos passou por grandes modificações morfológicas, que incluíram aumento ou redução de determinadas partes, chegando até à redução quase

completa de todo o ovipositor. *Zygentoma* e *Pterygota* possuem o **gonângulo**, uma pequena placa localizada entre os gonocoxitos VIII e IX, possivelmente resultante da fragmentação do segundo gonocoxito e que facilita a movimentação do ovipositor. Entre os *Pterygota*, o ovipositor (Figs 1.18–19) pode ser encontrado em Orthoptera, Grylloblattodea, Dictyoptera e Hymenoptera, na maioria dos grupos de Hemiptera, Thysanoptera e Psocoptera e em alguns Odonata. Os insetos pterigotos compartilham uma série de modificações adicionais importantes: (1) perda do primeiro gonóstilo (ou de ambos os gonóstilos); (2) expansão do segundo gonocoxito e respectivo gonóstilo, formando uma estrutura laminar, que em vários grupos envolve as gonapófises (Fig. 1.19); (3) o primeiro gonocoxito tende a articular-se mais proximamente ao tergo IX que ao VIII (Fig. 1.18), como na configuração ancestral; e (4) a superfície interna das gonapófises é revestida por pequenas escamas ou espinhos direcionados para trás, que previnem que o ovo retroceda durante a oviposição. Ao longo da história da Entomologia, muitas dessas estruturas receberam nomes diferentes para tratar da morfologia em diferentes ordens, o que pode causar confusão. Nos machos, a abertura genital localiza-se no segmento IX. A estrutura da genitália masculina de *Archaeognatha* e *Zygentoma* é muito similar à das fêmeas, mas as gonapófises dos machos são em geral menores (Figs 1.20–21). Além dos componentes básicos dos segmentos genitais — gonocoxito, gonapófise e gonóstilo — observa-se um tubo membranoso (ou fracamente esclerosado) mediano posicionado entre as gonapófises do segmento abdominal IX. Esse tubo é o **eedeago** (ou pênis), que abriga o ducto ejaculatório, que se abre através do gonóporo (Fig. 1.21). Em *Pterygota*, duas modificações estruturais são percebidas na morfologia da genitália masculina, em comparação àquela de *Archaeognatha* e *Zygentoma*: o desaparecimento do primeiro par de gonapófises e dos gonóstilos do primeiro gonocoxito. Além disso, os gonóstilos associados ao segundo gonocoxito são modificados em **claspers**, os quais se posicionam lateralmente ao eedeago e auxiliam a manutenção de sua posição correta durante a cópula (Fig. 1.22). Grande número de escleritos adicionais é encontrado como especializações surgidas em genitálias dos diferentes grupos de insetos pterigotos.

## Referências bibliográficas

- Bitsch, J. 1979. Morphologie abdominale des insectes, pp. 291–578. In: P.-P. Grassé (ed.). *Traité de Zoologie* 8(2). Paris, Masson et Cie., 612 pp.
- Denis, J.R. & J. Bitsch 1973. Morphologie de la tête des Insectes, pp. 1–593. In: P.-P. Grassé (ed.). *Traité de Zoologie* 8(1). Paris, Masson et Cie., 593 pp.
- Kukulová-Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures, pp. 141–179. In: I.D. Naumann; P.B. Carne; J.F. Lawrence; E.S. Nielsen; J.P. Spradberry; R.W. Taylor; M.J. Whitten & M.J. Littlejohn (eds). *The insects of Australia: A textbook for students and research workers, second edition*. Melbourne, CSIRO, Melbourne University Press, xviii+1137 pp.
- Mackerras, I.M. 1970. Skeletal anatomy, pp. 3–28. In: CSIRO (ed.). *The insects of Australia: A textbook for students and research workers*. Melbourne, Melbourne University Press, xiv+1029 pp.
- Matsuda, R. 1965. Morphology and evolution of the insect head. *Memoirs of the American Entomological Institute* 4: 1–334.
- Matsuda, R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. *Memoirs of the Canadian Entomologist* 76: 1–431.
- Matsuda, R. 1976. *Morphology and evolution of the insect abdomen, with special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics*. Nova York, Pergamon Press, xiii+534 pp.

- Matsuda, R. 1979. Morphologie du thorax et des appendices thoraciques des insects, pp. 1–289. *In*: P.-P. Grassé (ed.). **Traité de Zoologie** 8(2). Paris, Masson et Cie., Paris, 612 pp.
- Nichols, S.W. [compilador] 1989. **The Torre-Bueno glossary of entomology**. Nova York, New York Entomological Society, 840 pp.
- Richard, O.W. & R.G. Davies 1977. **Imms' general textbook of entomology**. Vol. I: Structure, Physiology and Development. 10ª Ed. Londres, Chapman and Hall, 418 pp.
- Scudder, G.G.E. 1961. The comparative morphology of the insect ovipositor. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 152: 113–131.
- Scudder, G.G.E. 1971. Comparative morphology of insect genitalia. **Annual Review of Entomology** 16:379–406.
- Smith, E.L. 1969. Evolutionary morphology of external insect genitalia. 1. Origin and relationships to other appendages. **Annals of the Entomological Society of America** 62: 1051–1079.
- Snodgrass, R.E. 1935. **Principles of insect morphology**. Nova York, McGraw Hill, ix+667 pp.
- Snodgrass, R.E. 1952. **A textbook of arthropod anatomy**. Ithaca, Cornell University Press, 363 pp.
- Tuxen, S.L. 1970. **Taxonomist's glossary of genitalia in insects**. Copenhagen, Munksgaard, 359 pp.

