

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LEANDRO MATTOS SANTOS

**ANÁLISE CLADÍSTICA DAS ABELHAS DO GÊNERO *AUGOCHLOROPSIS*
COCKERELL, 1897 (HYMENOPTERA: APIDAE S.L.: AUGOCHLORINI)**

CURITIBA

2014

LEANDRO MATTOS SANTOS

**ANÁLISE CLADÍSTICA DAS ABELHAS DO GÊNERO *AUGOCHLOROPSIS*
COCKERELL, 1897 (HYMENOPTERA: APIDAE S.L.: AUGOCHLORINI)**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, no Curso de Pós-Graduação em Entomologia, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo

CURITIBA

2014

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo pela orientação e oportunidade concedida. Aos professores do curso de pós-graduação em Entomologia da Universidade Federal do Paraná (UFPR), aos coordenadores do período Prof.^a Dr^a Luciane Marinoni, Prof. Dr. Marcio Roberto Pie, Prof. Dr. Mario Navarro e Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho. Ao secretário do curso, Jorge Luís Silveira dos Santos. Ao Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR. A todos os funcionários da UFPR públicos e terceirizados. À Prof.^a Danúncia Urban pela ajuda com as dúvidas em relação à nomenclatura morfológica e bate papos, professora que é para mim um exemplo de vida profissional e pessoal. Um abraço de gratidão e de amizade a Aline Martins, Claudivã Maia, Diana Grisales e Mario Guedes. Agradecimentos também aos colegas de laboratório e do curso pela amizade, convivência e cooperação.

Aos familiares: mãe, pai, irmãos e consanguíneos que me apoiaram durante a vinda para Curitiba. A Tatiana de Castro e Souza, amiga e companheira e Romeu Castro Mattos, filho, amigo, carinhoso e amoroso, que o pai tanto ama. Sem a compreensão dos dois esta tese não teria sido possível.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo.

A Eduardo A. B. Almeida e Claus Rasmussem pelo convite de revisar artigos durante o doutoramento, atividade que ajudou muito na minha formação. A Leandro C. S. Assis pelas conversas e dicas de leitura. A Antonio Aguiar e Luiz Faria Júnior pela amizade além da sociedade das abelhas.

Aos professores doutores, membros da comissão julgadora da tese pela disponibilidade, leitura, sugestões, críticas e discussão.

“A todo povo brasileiro, norte, centro, sul, inteiro”.

Dedico a tese à Professora Dr^a Danuncia Urban.

EPÍGRAFE

COM A CARA E A CORAGEM*

ele é um cara

mete a cara

sem cara ou coroa

com a cara e a coragem

*Ricardo Chacal, do livro Nariz Aniz
[1979]

EPÍGRAFE

CONSTATAÇÃO

Os caracteres morfológicos
são como o sol, a água, os nutrientes
senão forem bons o suficiente
as árvores competem entre si
padecem, ficam doentes

RESUMO

O gênero de abelhas *Augochloropsis* Cockerell, 1897 é o táxon mais diverso dentre os Augochlorini, com 146 espécies válidas, sendo a maioria descrita do início até a metade do século vinte. Após este período pouco foi feito em referência à taxonomia e sistemática do gênero que nunca foi revisado e sua classificação é instável em relação aos subgêneros: *Augochloropsis s.str.*, *A. (Glyptobasia)* Moure, 1941, *A. (Glyptochlora)* Moure, 1958 e *A. (Paraugochloropsis)* Schrottky, 1906. Estas abelhas nidificam no solo, apresentam comportamento social, são abundantes em inventários de fauna e visitam uma enorme gama de espécies vegetais, tendo papel importante na polinização e conservação da flora. Porém, suas espécies são de difícil identificação e uma revisão completa do gênero torna-se inviável devido à complexidade taxonômica e ao grande número de exemplares depositados nas diversas instituições nacionais e internacionais, além de não haver uma filogenia para suas espécies. Desta forma, uma análise filogenética do gênero é proposta para elucidar as relações entre as linhagens e defini-las. Para isto, 37 espécies representantes do gênero foram examinadas, incluindo *A. (s.str.) ignita* (Smith, 1861), *A. (Glyptobasia) chloera* (Moure, 1940), *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879), espécies tipos dos subgêneros, além de espécies representantes de *A. (Paraugochloropsis)*. Das 37 espécies, todas as três que ocorrem na região Neártica foram estudadas, *A. anonyma*, *A. metallica* e *A. sumptuosa*, sendo as demais espécies distribuídas na região Neotropical. Como grupo externo foram utilizados quatro espécies de quatro diferentes gêneros de Augochlorini: *Caenaugochlora (Caenaugochlora) cfr. chaetops* (Vachal, 1903), *Corynura chloris* (Spinola, 1851), *Megalopta sodalis* (Vachal, 1904) e *Pseudaugochlora gramínea* (Fabricius, 1804). Portanto, a partir do exame de 41 espécies e 107 caracteres morfológicos analisados obteve-se uma matriz que foi submetida a uma análise cladística. Os resultados das análises cladísticas com pesagem implícita recuperou linhagens em *A. (Paraugochloropsis)* diferentemente da análise com pesos iguais. Os resultados confirmam a monofilia de *Augochloropsis s.l.*, de *Augochloropsis s.str.*, *A. (Glyptochlora)* e *A. (Paraugochloropsis)* e a parafilia de *A. (Glyptobasia)* em relação a *A. (Glyptochlora)*. Apesar dos resultados corroborarem em grande parte as propostas prévias de classificação, não foi proposto nenhum sistema de classificação até que os tipos primários de *Augochloropsis* possam ser estudados e definidos em relação ao subgênero. Além da monofilia das linhagens acima, um conjunto de novos caracteres morfológicos foram estabelecidos o que irá permitir avançar em estudos taxonômicos do gênero.

ABSTRACT

The bee genus *Augochloropsis* Cockerell, 1897 is the most diverse within the Augochlorini with 146 valid species, most of them described in the beginning until the mid-twentieth century. After this period, little research has been done in reference to its taxonomy and systematics. The genus has never been reviewed and its classification is unstable in relation to recognition of the subgenera: *Augochloropsis s.str.*, *A. (Glyptobasia)* Moure 1941, *A. (Glyptochlora)* Moure 1958 and *A. (Paraugochloropsis)* Schrottky, 1906. These bees make their nest in the ground, exhibit social behavior, are abundant in wildlife inventories and visit a large number of plant species and therefore have an important role in flora pollination and conservation. However, its species are difficult to identify and a complete taxonomic revision of the genus becomes infeasible due to taxonomic complexity and the large number of species deposited in the various national and international entomological collections, besides not having a phylogeny for their species. Thus, a phylogenetic analysis of the genus is proposed to elucidate the relationships among its lineages. For this, individuals representative of 37 species of the genus were examined, including *A. (s.str.) ignita* (Smith, 1861), *A. (Glyptobasia) chloera* (Moure, 1940), *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879), types species of the subgenera and species represented of *A. (Paraugochloropsis)*. Of the 37 species, all three that's occurring in the Nearctic were studied, *A. anonyma* (Cockerell, 1922), *A. metallica* (Fabricius, 1793) and *A. sumptuosa* (Smith, 1853), while the other species distributed in the Neotropical region. For outgroups, four species from four different genera of Augochlorini were used: *Caenaugochlora (Caenaugochlora) cfr. chaetops* (Vachal, 1903), *Corynura chloris* (Spinola, 1851), *Megalopta sodalis* (Vachal, 1904) and *Pseudaugochlora graminea* (Fabricius, 1804). Therefore, from an examination of 41 species and 107 morphological characters analyzed and subjected to a cladistic analysis. The result of the cladistic analysis with implicit weighing recovered main groups within *A. (Paraugochloropsis)* a result not present with equal weights. The results confirm the monophyly of *Augochloropsis s.l.*, of *Augochloropsis s.str.*, *A. (Glyptochlora)* and *A. (Paraugochloropsis)* and the paraphily of *A. (Glyptobasia)* in relation to *A. (Glyptochlora)*. Although the results partially corroborate previous classifications, has not proposed a classification system until *Augochloropsis* types can be studied and defined in relation to the subgenus. Besides monophyletic lineages above, a set of new morphological characters have been established which will allow progress on taxonomic studies of the genus.

LISTA DE FIGURAS

Figuras 1-2. (1) Número de espécies descritas de *Augochloropsis* desde 1758 até o presente. (2) Número de espécimens-tipo depositados e sua situação. O nome completo das instituições consta na seção de Material e Métodos.....14

Figuras 3-6: Gráficos dos caracteres construídos. (3). N° de caracteres em relação aos seus estados. (4). N° de caracteres em relação ao seu tipo. (5). N° de caracteres por região corporal. (6). N° de caracteres em relação ao sexo..... 53

Figura 7. Árvore de consenso obtida com pesagem igual de caracteres utilizando tanto a busca tradicional quanto as novas tecnologias no programa TNT. Os círculos pretos representam mudanças únicas enquanto os círculos brancos representam paralelismos ou convergência (homoplasias) nos cladogramas. Os retângulos numerados representam os valores de suporte de reamostragem simétrica (superiores) e de Bremer (inferiores). $P = 349$, $IC = 43$ e $IR = 70$57

Figura 8. Cladograma obtido com pesagem implícita de caracteres utilizando tanto a busca tradicional quanto as novas tecnologias no programa TNT. Os círculos pretos representam mudanças únicas enquanto os brancos representam paralelismos ou convergência (homoplasias) e os vermelhos os clados. Os retângulos numerados representam os valores de suporte de reamostragem simétrica (superiores) e de Bremer (inferiores). Ajuste = 16,90726.5458

Figuras 9-14. Figuras 9-10: Vista frontal do labro. (9) *A. (Paraugochloropsis) smithiana* (Cockerell, 1900). (10) *A. (Augochloropsis) callichroa* (Cockerell, 1900). Figuras 11-12: Vista frontal dos flagelômeros (11) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). (12) *A. (Paraugochloropsis) tupacamaru* (Holmberg, 1884). Figuras 13-14: Vista lateral da área supraclipeal. (13) *A. (Paraugochloropsis) aff. electra*. (14) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). Escalas: figuras 9-12 = 0,1 mm; figuras 13-14 = 0,01 mm75

Figuras 15-20. (15) Vista frontal do escapo de *A. (Paraugochloropsis) imperialis* (Vachal, 1903). Escala 0,1mm. Figuras 16-18: Vista dorsal do vértice. (16) *A. (Augochloropsis) cyclis*

(Vachal, 1903). (17) *A. (Paraugochloropsis) hebescens* (Smith, 1879). (18) *A. (Paraugochloropsis) aff. electra* (Smith, 1853). (19) Vista lateral da pós-gena de *A. (Augochloropsis) aff. charapina* (Cockerell, 1913). (20) Vista lateral do lobo pronotal de *A. (Paraugochloropsis) sparsilis* (Vachal, 1903). Escalas: figuras 15-18 = 0,1 mm; figuras 19-20 = 0,01 mm76

Figuras 21-26. (21) Vista lateral do lobo pronotal de *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). (22) Vista frontal do pronoto e mesoscuto de *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). Figuras 23-26: Vista dorsal do mesoscuto. (23) *A. (Augochloropsis) callichroa* (Cockerell, 1900). (24) *A. (Paraugochloropsis) hebescens* (Smith, 1879). (25) *A. (Paraugochloropsis) cupreola* (Cockerell, 1900). (26) *A. (Glyptobasia) bertonii* (Schrottky, 1909). Escalas: figuras 21-22 = 0,1 m; figuras 23-26 = 50 µ77

Figuras 27-32. Vista dorsal da área basal do metaposnoto. (27) *A. (Paraugochloropsis) smthiana* (Cockerell, 1900). (28) *A. (Paraugochloropsis) tupacamaru* (Holmberg, 1884). (29) *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). (30) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). (31) *A. (Paraugochloropsis) sumptuosa* (Smith, 1853). (32) *A. (Paraugochloropsis) terrestris* (Vachal, 1903). Escala = 0,1 mm.....78

Figuras 33-38. (33) Vista lateral do metepisterno de *A. (Paraugochloropsis) imperialis* (Vachal, 1903). (34) Vista dorsal do T1-T2 de *A. (Glyptochlora) aff. ornata* (Smith, 1879). Figuras 35-37: Vista dorsal do T1-T2. (35) *A. (Paraugochloropsis) aurifluens* (Vachal, 1903). (36) *A. (Glyptobasia) bertonii* (Schrottky, 1909). (37) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). (38) Vista lateral do T1 de *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). Escalas: figuras 33-34, 38 = 0,1 m; figuras 35-37 = 100 µ79

Figuras 39-44. Figuras 39-41: Metassoma de *Augochloropsis*. Vista dorsal dos tergos. (39) T2-3 de *A. (Paraugochloropsis) cleopatra* (Schrottky, 1902). (40) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). (41) *A. (Augochloropsis) cyclis* (Vachal, 1903). (42) Vista dorsal do T7 em *A. (Augochloropsis) callichroa* (Cockerell, 1900). (43) Placa pigidial de *A. (Paraugochloropsis) smtihiana* (Cockerell, 1900). (44) Vista ventral de E4 de *A. (Augochloropsis) vivax* (Smith, 1879). Escalas = 0,1 mm, exceto figura 41 = 1 mm80

Figuras 45-50. Figuras 45-48: Vista ventral do E4 de *Augochloropsis*. (45) *A. (Glyptobasia) chloera* (Moure, 1940). (46) *A. (Paraugochloropsis) imperialis* (Vachal, 1903). (47) *A. (Paraugochloropsis) aff. electra*. (48) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). Figuras 49-50: Vista ventral do E5 de *Augochloropsis*. (49) *A. (Paraugochloropsis) aff. electra*. (50) *A. (Augochloropsis) callichroa* (Cockerell, 1900). Escalas = 0,1 mm.....81

Figuras 51-56. Vista ventral do E5 de *Augochloropsis*. (51) *A. (Glyptobasia) chloera* (Moure, 1940). (52) *A. (Paraugochloropsis) liopelte* (Moure, 1940). (53) *A. (Paraugochloropsis) crassiceps* Moure, 1947. (54) *A. (Glyptobasia) chloera* (Moure, 1940). (55) *A. (Paraugochloropsis) imperialis* (Vachal, 1903). (56) *A. (Paraugochloropsis) sparsilis* (Vachal, 1903).....82

Figuras 57-60. Figuras 57-58: vista ventral do E6 de *Augochloropsis*. (57) *A. (Paraugochloropsis) electra* (Smith, 1853). (58) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). Figuras 57-58, genitália em vista dorsal (59) *A. (Paraugochloropsis) aff. electra* (Smith, 1853). (60) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900).....83

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Diferentes classificações subgênicas propostas para *Augochloropsis*. Os campos em cinza mostram os táxons aceitos pela classificação de acordo com o autor enquanto os nomes no interior são considerados sinônimos pelos mesmos.15

Tabela 2: Espécies de *Augochloropsis* usadas como grupo interno na análise cladística de acordo com a classificação proposta por Moure & Hurd (1987). Os exemplares utilizados pertencem à coleção do (DZUP), exceto quando indicado. As espécies tipo dos subgêneros estão destacadas em negrito.19

Tabela 3. Análises realizadas pelo programa TNT, de acordo com os algoritmos utilizados, método de pesagem e comandos empregados.....28

Tabela 4. Matriz de dados com a codificação dos estados de caracteres55

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	13
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	17
2.1. Escolha dos terminais	17
2.2. Morfologia.....	21
2.3. Homologia	22
2.4. Análise dos caracteres	24
2.5. Análise cladística.....	27
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	30
3.1. Análise dos caracteres	30
3.2. Rejeição dose caracteres.....	54
3.3. Análise cladística.....	56
<i>Augochloropsis</i> e seu grupo irmão	59
Monofilia de <i>Augochloropsis</i>	60
Monofilia de ((<i>A. (Glyptobasia)</i> + <i>A. (Glyptochlora)</i>) + <i>Augochloropsis s. str.</i>).....	61
Monofilia da linhagem formada pelas espécies de <i>A. (Glyptobasia)</i> e <i>A. (Glyptochlora)</i>	61
Monofilia de <i>Augochloropsis s. str.</i>	64
Monofilia de <i>Paraugochloropsis</i>	65
4. CONCLUSÃO.....	67
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68

1. INTRODUÇÃO

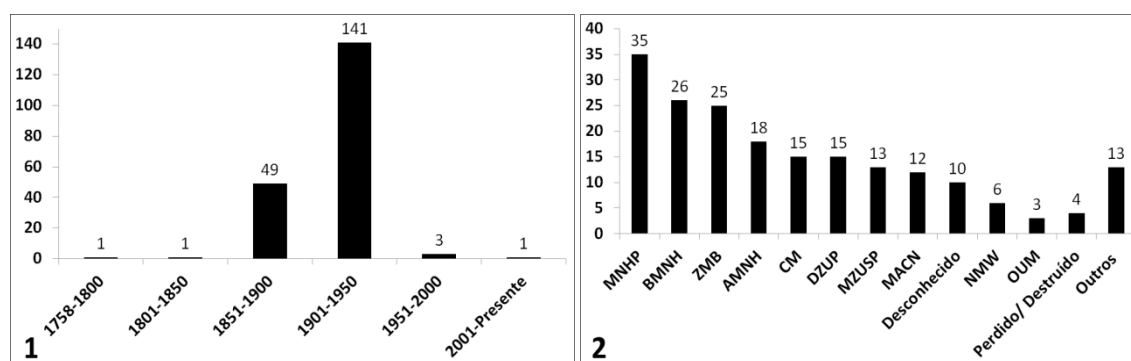
Augochloropsis (Hymenoptera: Apidae s.l.: Augochlorini) foi descrito por Cockerell (1897) como subgênero de *Augochlora* Smith, 1853, para separar as espécies que apresentam na tíbia posterior, esporão interno pectinado. A espécie tipo do gênero é *Augochloropsis ignita* (Smith, 1861) (Moure 2007). *Augochloropsis* é o gênero mais diverso da tribo Augochlorini, com 146 espécies válidas (Moure & Hurd 1987; Moure 2007). Suas espécies são brilhantes e coloridas, com exceção de poucas que apresentam integumento fosco, escurecido e até mesmo com um único tom de cor ao longo do corpo — que varia de 5 a 13 mm de comprimento (Michener 2000, 2007).

Augochloropsis ocorre desde a Argentina até o sul do Canadá (Engel 2000; Michener 2007) e assim como outros gêneros de Augochlorini é mais numeroso em espécies nos trópicos (Michener 2007, Moure 2007). Desta forma, o gênero em sua maioria é Neotropical *sensu* Morrone (2002), com exceção de três espécies que ocorrem na região Neártica *sensu* Morrone (2002) que pertencem ao subgênero *A.* (*Paraugochloropsis*) (Engel 2000). Este padrão de distribuição difere de outros gêneros de Augochlorini que ocorrem somente na região Neotropical e não são encontrados na região Neártica, pois somente poucas espécies de *Augochloropsis*, *Augochlora* Smith e *Augochlorella* Sandhouse estão presentes na região Neártica e ocorrem até o sul do Canadá (Michener 2007). Outros gêneros de Augochlorini, como *Neocorynura* Schrottky, *Pseudaugochlora* Michener e *Temnosoma* Smith estão distribuídos na região Neártica, entretanto sua distribuição está limitada ao sudoeste dos Estados Unidos (Eickwort 1969, Michener 1979, Moure 2007).

Em relação à origem, Brady *et al.* (2006) e Tierney *et al.* (2012) sugerem que o gênero surgiu no Oligoceno, entre 40 a 30 milhões de anos atrás e 30 milhões de anos atrás respectivamente, no entanto os autores utilizaram somente *Augochloropsis metallica* que ocorre na região Neártica. Desta forma, a partir do resultado destes trabalhos é impossível determinar se o gênero teve uma origem na região Neotropical ou Neártica. No entanto, o trabalho de Gonçalves (2011) apresenta uma hipótese de diversificação para o gênero através de datação molecular mais recente, durante o Mioceno e inclui cinco espécies do gênero, quatro da região Neotropical e uma da região Neártica. De acordo com os dados apresentados e as espécies utilizadas por Gonçalves (2011), *Augochloropsis* teve sua origem há cerca de 16 milhões de anos atrás, na região Neotropical tendo expandido sua distribuição para a região Neártica há cerca de 4 milhões de anos atrás.

A maioria das espécies do gênero foi descrita durante a metade do século XX principalmente por Vachal, Smith, Cockerell e Schrottky. Após este período pouco foi feito (Figura 1), apenas descrições de quatro novas espécies (Engel 2008; Michener 1954), designação de material tipo e proposição de novas sinonímias (Moure & Hurd 1987).

Além disso, o gênero é muito complexo do ponto de vista taxonômico, seja pelos 196 nomes disponíveis ou pelo trabalho de descrição quase simultânea de vários autores com caracterização morfológica confusa e pouco comparativa entre as espécies. Como consequência da complexidade taxonômica, o gênero *Augochloropsis* nunca foi revisado e provavelmente novas espécies e sinonímias devem ser encontradas quando suas espécies forem estudadas de forma sistemática. Os tipos estão depositados em sua maioria em instituições na Europa e Estados Unidos, além de existir tipos perdidos e com paradeiro desconhecido (Figura 2) o que dificulta a aplicação dos nomes válidos e a identificação das espécies de *Augochloropsis*.



Figuras 1-2. (1). Número de espécies descritas de *Augochloropsis* desde 1758 até o presente. (2). Número de espécimens-tipo depositados e sua situação. O nome completo das instituições consta na seção de Material e Métodos.

No que diz respeito à classificação e sua história taxonômica, as espécies de *Augochloropsis* foram descritas em vários gêneros de forma indiscriminada, desde o século XVIII até quando suas espécies começaram a ser agrupadas e o gênero foi caracterizado (Moure 1940, 1943). Após sua caracterização, o gênero passou a ser classificado e avaliado em relação a quatro nomes subgenéricos: 1) *A.* (*Augochloropsis*) Cockerell 1897; 2) *A.* (*Glyptobasia*) Moure, 1941; 3) *A.* (*Glyptochlora*) Moure, 1958 e 4) *A.* (*Paraugochloropsis*) Schrottky, 1906. Eickwort (1969) reconheceu os subgêneros *Augochloropsis s.str* e *A.* (*Paraugochloropsis*), sendo *A.* (*Glyptobasia*) e *A.* (*Glyptochlora*) sinônimos de *A.* (*Paraugochloropsis*). No entanto, Moure & Hurd (1987) reconheceram todos os quatro. Engel (2000), no seu trabalho de filogenia dos Augochlorini, reconhece três: *Augochloropsis s.str.*,

A. (Glyptochlora) e *A. (Paraugochloropsis)*. Michener (2000, 2007) aceita e reconhece a classificação proposta por Eickwort. Porém, das 146 espécies válidas, apenas 49 foram classificadas quanto aos subgêneros propostos (Moure & Hurd 1987). Destas, 29 são incluídas em *A. (Paraugochloropsis)*, 15 em *Augochloropsis s.str.*, quatro em *A. (Glyptochlora)* e duas em *A. (Glyptobasia)*. No entanto, não é possível classificar 96 espécies com base nos caracteres propostos, o que favorece a decisão de Moure (2007) de não adotar a classificação subgenérica para *Augochloropsis*.

Tabela 1. Diferentes classificações subgenéricas propostas para *Augochloropsis*. Os campos em cinza mostram os táxons aceitos pela classificação de acordo com o autor enquanto os nomes no interior são considerados sinônimos pelos mesmos.

Tabela 1. Diferentes classificações subgenéricas propostas para *Augochloropsis*. Os campos em cinza mostram os táxons aceitos pela classificação de acordo com o autor enquanto os nomes no interior são considerados sinônimos pelos mesmos.

Autores\Subgênero	<i>Augochloropsis</i>	<i>Glyptobasia</i>	<i>Glyptochlora</i>	<i>Paraugochloropsis</i>
Eickwort (1969)	<i>Augochloropsis</i>	<i>Paraugochloropsis</i>	<i>Paraugochloropsis</i>	<i>Paraugochloropsis</i>
Moure & Hurd (1987)	<i>Augochloropsis</i>	<i>Glyptobasia</i>	<i>Glyptochlora</i>	<i>Paraugochloropsis</i>
Michener (2007)	<i>Augochloropsis</i>	<i>Paraugochloropsis</i>	<i>Paraugochloropsis</i>	<i>Paraugochloropsis</i>
Engel (2000)	<i>Augochloropsis</i>	<i>Paraugochloropsis</i>	<i>Glyptochlora</i>	<i>Paraugochloropsis</i>
Moure (2007)	_____	_____	_____	_____

Sobre as relações filogenéticas de *Augochloropsis*, três estudos baseados na morfologia dos Augochlorini tratam sobre suas hipóteses de relacionamento (Danforth & Eickwort 1997, Eickwort 1969; Engel, 2000). O estudo morfológico e a análise fenética de Eickwort (1969), aponta a partir da matriz de correlação uma similaridade de *Augochloropsis* com *Temnosoma*, no entanto o autor diz que o valor de correlação é baixo e que há pouca razão para sugerir um relacionamento filogenético entre os dois gêneros. Já a matriz de distância, sugere que *Thectochlora* Moure e o grupo mais próximo, relacionado a *Augochloropsis*, apesar da baixa similaridade morfológica entre os gêneros. Eickwort sugere que *Augochloropsis* junto com

Augochlorodes Moure formem o Grupo *Augochloropsis*, apesar dos dois gêneros não estarem relacionados de forma direta em nenhuma das matrizes geradas. Já o estudo de Danforth & Eickwort (1997) também relaciona *Augochloropsis* a *Temnosoma*. Enquanto no estudo de Engel (2000) *Augochloropsis* é grupo irmão de *Caenoaugochlora* e a monofilia de *Augochloropsis* s.l. é sustentada pelos seguintes caracteres: 1) Processo distal do labro quadrangular; 2) Recorte interno na margem posterior da tégula; 3) Macho com ausência de processo distal no labro; 4) Macho com presença de um processo mesoapical no esterno quatro; 5) Genitália masculina com volsela e com gancho interno e apical; 6) Genitália do macho com uma forte quilha nas valvas; 7) Células de cria, com orientação vertical nos ninhos; 8) Células de cria, com túneis laterais e curtos na borda.

Em relação aos dados moleculares, a maioria dos trabalhos (Brady *et al.* 2006; Danforth *et al.* 2004, 2008; Tierney *et al.* 2012) não permitem posicionar *Augochloropsis* em relação a outros gêneros da tribo Augochlorini devido a pouca quantidade de terminais de diferentes gêneros da tribo utilizados devido ao escopo dos trabalhos citados. Entretanto, o estudo de Gonçalves (2011), a partir principalmente de dados moleculares e com objetivo de analisar as relações filogenéticas da tribo Augochlorini sugere que *Augochloropsis* possa estar relacionado a *Augochlorodes*, *Pseudaugochlora*, *Stilbochlora* Engel, Brooks & Yanega e o Grupo Megaloptidia.

No que diz respeito à biologia, sabe-se que as espécies: *A. brachycephala* Moure, 1943, *A. cleopatra* (Schrottky, 1902), *A. diversipennis* (Lepeletier, 1841), *A. ignita* (Smith, 1861), *A. iris* (Schrottky, 1902), *A. notophos* (Vachal, 1903), *A. sparsilis* (Vachal, 1903) e *A. sumptuosa* (Smith, 1853) nidificam no solo (Coelho 2002; Gimenes *et al.* 1991; Michener & Seabra 1959; Michener & Lange 1959). Elas também podem apresentar polimorfismo cefálico que está relacionado ao comportamento social e à diferenciação em castas (Coelho 2002; Sakagami & Moure 1965, 1967). As espécies de *Augochloropsis* visitam um grande número de espécies vegetais (Andena *et al.* 2005; Antonini & Martins 2003; Cure *et al.* 1992; Gonçalves & Melo 2005; Martins *et al.* 2013) sendo importantes para a polinização e conservação das espécies vegetais, seja de forma secundária (Schlindwein & Wittmann 1995; Vieira & Lima 1997) ou primária (Singer & Cocucci 1999). Além disso, em inventários de fauna, as espécies de *Augochloropsis* destacam-se quanto à abundância de seus indivíduos e à riqueza de suas espécies quando comparadas a outros gêneros ou espécies de abelhas (Antonini & Martins 2003; Cure *et al.* 1992; Steiner *et al.* 2006; Thomazini & Thomazini 2002 e referências acima).

Para lidar com a complexidade taxônomica de *Augochloropsis* foi conduzida uma análise cladística com o objetivo de identificar as principais linhagens, suas relações filogenéticas e caracteres diagnósticos que permitam no futuro o estudo taxonômico de suas espécies de forma gradual. Pretende-se também avaliar a monofilia dos subgêneros de *Augochloropsis* propostos anteriormente.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Escolha dos terminais

Quarenta e uma espécies foram utilizadas na análise, sendo 37 delas de *Augochloropsis* e quatro de diferentes gêneros de Augochlorini: *Caenaugochlora* (*Caenaugochlora*) *cfr chaetops* (Vachal, 1903), *Corynura chloris* (Spinola, 1851), *Megalopta sodalis* (Vachal, 1904) e *Pseudaugochlora* *gramínea* (Fabricius, 1804) (Tabela 2). A maioria delas encontra-se depositada na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure (DZUP) com exceção de espécies ou indivíduos obtidos por empréstimo do “American Museum of Natural History” (AMNH), da “Universidad Nacional Mayor de San Marcos” (MUSM) e da coleção particular de Claus Rasmussen (CRC). Todos os indivíduos usados como terminais foram marcados com uma etiqueta azul com os seguintes dados: “Terminal in\ cladistic analysis of\ *Augochloropsis*\ L.M.Santos”.

Outras instituições citadas no texto são: “Natural History Museum” (BMNH), “Carnegie Museum” (CM), “Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), “Muséum National d’ Histoire Naturelle” (MNHP), Naturhistorisches Museum in Wien” (NMW), “Hope Department Entomology, Oxford University”, (OUM) e “Museum für Naturkunde” (ZMB).

Para avaliar a monofilia dos subgêneros, os nomes dos táxons utilizados seguiram a classificação que considera todos os nomes subgenéricos como válidos (Moure & Hurd 1987).

Como grupos externos foram escolhidos quatro gêneros da tribo Augochlorini de acordo com os respectivos critérios:

1. *Corynura (Callistochlora) chloris* (Spinola, 1851): Escolhida para ser o terminal de enraizamento uma vez que as análises filogenéticas demonstram que *Corynura* é uma linhagem basal em relação aos outros táxons escolhidos como grupo externo da tribo Augochlorini (Danforth & Eickwort 1997; Danforth *et al.* 2008; Eickwort 1969; Engel 2000; Gonçalves 2011).
2. *Caenaugochlora (Caenaugochlora) cfr chaetops* (Vachal, 1903): Seleccionada para terminal do grupo externo por *Caenaugochlora* ser grupo irmão de *Augochloropsis* de acordo com a filogenia de Augochlorini de Engel (2000).
3. *Megalopta sodalis* (Vachal, 1904): Escolhida como terminal do grupo externo porque *Xenochlora*, *Megalopta*, *Caenaugochlora* e *Augochloropsis* formam um grupo monofilético de acordo com os resultados propostos por Engel (2000).
4. *Pseudaugochlora graminea* (Fabricius, 1804): Seleccionada como grupo externo devido ao conhecimento morfológico detalhado da espécie que auxilia como referência no entendimento da morfologia (Almeida 2008; Eickwort 1969), além de estar proximamente relacionada a *Augochloropsis* de acordo com os dados moleculares (Gonçalves 2011).

Os terminais utilizados como grupo interno (Tabela 2) foram selecionados de modo a considerar as diferenças e a diversidade morfológica encontrada no gênero, a disponibilidade de indivíduos de ambos os sexos em uma espécie, proximidade da localidade tipo e utilização de exemplares que representam as espécies-tipo dos subgêneros: *A. (Augochloropsis) ignita* (Smith, 1861), *A. (Glyptobasia) chloera* (Moure, 1940), *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). O espécime-tipo de *A. lycorias* Schrottky, 1906, espécie tipo do subgênero *A. (Paraugochloropsis)* encontra-se desaparecido, além de estar em sinonímia sob *A. epipyrgitis* (Holmberg, 1903) cujos síntipos também estão perdidos. Desta maneira nenhum dos nomes disponíveis para a espécie-tipo do subgênero *A. (Paraugochloropsis)* pode ser atribuído de forma incontestável. No entanto, espécies como *A. tupacamaru*, *A. anisitsi*, *A. smithiana* e outras (Tabela 2) podem ser identificadas em relação ao subgênero *A. (Paraugochloropsis)* de acordo com a descrição de Schrottky (1906).

Abaixo segue a lista de táxons escolhidos como grupo interno na análise.

Tabela 2: Espécies de *Augochloropsis* usadas como grupo interno na análise cladística de acordo com a classificação proposta por Moure & Hurd (1987). Os exemplares utilizados pertencem à coleção do (DZUP), exceto quando indicado. As espécies tipo dos subgêneros estão destacadas em negrito.

Táxon	Localidade
<i>A. callichroa</i> (Cockerell, 1900)	Brasil, Mato Grosso, Cáceres.
<i>A. (A.) ignita</i> (Smith, 1861)	México, Veracruz, Zongólica.
<i>A. (A.) wallacei</i> (Cockerell, 1900)	Brasil, Mato Grosso, Chapada dos Guimarães; Minas Gerais, Araxá.
<i>A. (A.) vivax</i> (Smith, 1879)	Brasil, São Paulo, Sete Barras.
<i>A. (A.) charapina</i> (Cockerell, 1913)	Peru, Cuzco, Quincemil.
<i>A. auriventris</i> (Friese, 1921)	Costa Rica, Heredia, Puerto Viejo de Sarapiquí; Panamá, Darían, “Ancon Station”.
<i>A. (Glc.) cyclis</i> (Vachal, 1903)	Peru, San Martin, Moyobamba (CCR).
<i>A. (Glc.) cfr. atropos</i> (Smith, 1879)	Brasil, Rio de Janeiro, Itatiaia.
<i>A. (Glb.) chloera</i> (Moure, 1940)	Brasil, Paraná, Piraquara; Santa Catarina, Orleans.
<i>A. (Glb.)</i> sp. n.1	Peru, Puno, 17 km SW San Gaban.
<i>A. (Glb.) bertonii</i> (Schrottky, 1909)	Brasil, Espírito Santo, Santa Teresa.
<i>A. (Glc.) aff. ornata</i>	Brasil, Pará, Oriximiná.

<i>A. (Glc.) ornata</i> (Smith, 1879)	Peru, San Martin, Yurimaguas (CCR).
<i>A. liopelte</i> (Moure, 1940)	Brasil, Paraná, Curitiba.
<i>A. crassiceps</i> Moure, 1947	Brasil, Minas Gerais, Passos.
<i>A. pentheres</i> (Vachal, 1903)	Bolívia, Santa Cruz, Buena Vista.
<i>A. electra</i> (Smith, 1853)	Brasil, Espírito Santo, Santa Teresa; Rio de Janeiro, Itatiaia.
<i>A. (P.) tupacamaru</i> (Holmberg, 1884)	Argentina, Entre Rios, Pronunciamento.
<i>A. aff. electra</i>	Peru, Cuzco, 19km NE de Marcapata.
<i>A. hypsipyle</i> (Schrottky, 1909)	Brasil, Paraná, Palmeira.
<i>A. (P.) anisitsi</i> (Schrottky, 1908)	Brasil, Paraná, Piraquara.
<i>A. aurifluens</i> (Vachal, 1903)	Brasil, Minas Gerais, Ibiá; Araxá; São Paulo, Ribeirão Preto.
<i>A. cleopatra</i> (Schrottky, 1902)	Brasil, Minas Gerais, Araxá.
<i>A. iris</i> (Schrottky, 1902)	Brasil, Paraná, Palmeira; Piraquara.
<i>A. (P.) smithiana</i> (Cockerell, 1900)	Brasil, Mato Grosso, Cáceres.
<i>A. imperialis</i> (Vachal, 1903)	Brasil, Paraná, Telêmaco Borba; Bocaiúva do Sul.
<i>A. terrestris</i> (Vachal, 1903)	Brasil, Minas Gerais, Araxá.

<i>A. (P.) sparsilis</i> (Vachal, 1903)	Brasil, Paraná, Curitiba; Piraquara.
<i>A. (P.) cyanea</i> (Schrottky, 1902)	Brasil, São Paulo, Campos do Jordão.
<i>A. (P.) cupreola</i> (Cockerell, 1900)	Brasil, Bahia, Jequié.
<i>A. heterochroa</i> (Cockerell, 1900)	Brasil, Mato Grosso, Chapada dos Guimarães.
<i>A. (P.) euterpe</i> (Holmberg, 1886)	Argentina, Buenos Aires, Buenos Aires (DZUP).
<i>A. (P.) sumptuosa</i> (Smith, 1853)	Estados Unidos, Novo México, Roswell, Kansas, Garden City.
<i>A. sp. 10</i>	Brasil, Paraná, Piraquara.
<i>A. (P.) hebescens</i> (Smith, 1879)	Brasil, Minas Gerais, Ibiá.
<i>A. (P.) metallica</i> (Fabricius, 1793)	Estados Unidos, Kansas, Eureka.
<i>A. (P.) anonyma</i> (Cockerell, 1922)	Estados Unidos, Florida, Homestead (AMNH); Levy County.

2.2. Morfologia

A morfologia de *Augochloropsis* foi estudada a partir de exemplares alfinetados e secos examinados em microscópio esteromicroscópio Zeiss modelo Discovery V8. A terminologia utilizada para a morfologia em termos gerais segue a proposta por (Eickwort 1969), com exceção da área basal do propódeo que foi tratada como área basal do metaposnoto de acordo com Brothers (1976) e do pré-episterno tratado como mesepisterno (Michener 2000, 2007). Os flagelômeros da antena são tratados como F1, F2, F3 até F11. Já os tergos e esternos são indicados como T1, T2, E1, E2, etc. respectivamente. Em relação à distância entre os pontos, a pontuação é considerada *esparsa* quando a distância entre os pontos é maior que o diâmetro

do ponto, *densa* quando a distância é menor que um ponto e *contígua* quando não há separação entre os pontos.

Devido às diferenças nas formas e estruturas encontradas nos esternos e genitália dos machos, quando possível, o metassoma de um exemplar do sexo masculino foi extraído e posteriormente dissecado para um estudo detalhado de suas estruturas. Os espécimes foram levados à câmara úmida por 24 a 48 horas para o amolecimento do integumento e das membrans e na sequência o metassoma foi separado do restante do corpo bem como os tergos, esternos e genitálias. Então, as estruturas eram embebidas com hidróxido de potássio 10% (KOH) por aproximadamente um dia para retirada da musculatura e membranas. Após este procedimento, as estruturas eram expostas a uma solução de ácido acético para neutralizar o KOH e lavadas posteriormente em água destilada. Depois desse procedimento, as estruturas eram acondicionadas em placas individualizadas com glicerina pura.

Além dos esternos e das genitálias nos machos, o labro de ambos os sexos possuem características importantes que precisam ser estudadas com as mandíbulas das abelhas abertas. Portanto, para a visualização do labro, exemplares também foram submetidos ao mesmo processo de amolecimento do integumento para a abertura das mandíbulas e posterior exposição do labro. Após esse procedimento, os exemplares eram colocados em uma estufa por 24 horas para a secagem do integumento.

As imagens das estruturas foram obtidas com uma câmara digital Leica DFC 295 acoplada a um microscópio estereoscópico Leica MZ125 equipado com o software de montagem de fotografias Zerene Stacker. Também foram capturadas imagens através do microscópio eletrônico de baixo vácuo do Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR. Neste caso, exemplares de *Augochloropsis* foram limpos, dissecados e suas partes foram aderidas com fita de cobre dupla face em um disco metálico antes da visualização no microscópio.

2.3. Homologia

A homologia é a base hierárquica da biologia comparada sendo estudada em todos os níveis de organização biológica (Hall 1994). Ela também é a identidade de partes na composição estrutural de diferentes organismos (Müller 2003). Portanto, para o estudo comparativo das abelhas *Augochloropsis* e a formulação dos caracteres morfológicos foram fundamentais considerar tanto o conceito quanto os critérios de homologia para a identificação e descrição de estruturas correspondentes nos diferentes organismos (Scholtz

2010; Winther 2009). Entretanto, várias definições para o termo homologia e suas aplicações podem ser encontradas na literatura. De acordo com West-Eberhard (2003) existem em uso dois conceitos gerais relacionados à homologia — homologia cladística e homologia no sentido mais amplo, transformacional ou biológica. O conceito cladístico muitas vezes está relacionado com a ideia de considerar como termos iguais homologia e sinapomorfia (Patterson 1982; Nelson 1994; Rieppel & Kearney 2002) ou a sinapomorfia como um tipo de homologia (Nixon & Carpenter 2012). O fato de comparar e até mesmo igualar homologia com sinapomorfia é que ela pode ser revelada ou iluminada pela análise cladística através de um cladograma que melhor se adapte aos dados utilizados (Nelson 1994). De acordo com Nelson (1994) através dos cladogramas é possível visualizar os atributos particulares de um nó ou de uma linhagem que passam a ser interpretados como homologias ou sinapomorfias. O conceito cladístico de homologia não significa apenas similaridade devido à ancestralidade comum como propõe Rieppel (1994), mas similaridade devido à descendência contínua a partir de um ancestral comum imediato, entendido como sinapomorfia (Rieppel & Kearney 2002; West-Eberhard 2003). A concepção do termo na cladística é compreendido também como um conceito metodológico de homologia (Müller 2003). Além disso, a homologia cladística é vista como uma relação totalmente filogenética que está relacionada estritamente com a monofilia, sendo a homoplasia compreendida em oposição a uma ancestralidade comum e não devida a ela. Já o conceito de homologia no sentido amplo, biológico ou transformacional admite que a homologia devido à ancestralidade comum não tem relação direta com a hierarquia filogenética, ou seja a homologia pode ser estabelecida em grupos onde o ancestral pode não ser o mais recente ou exclusivo, e sim um ancestral mais distante. Desta maneira, tanto o paralelismo, convergência e recorrência filogenética são aceitos em um conceito de homologia mais amplo que reconhece que podem ocorrer pausas na expressão de características nos descendentes (Hall 2007; West-Eberhard 2003). Podemos também considerar homólogo, quando um determinado atributo ou característica é constante na evolução e homoplasia quando é recorrente (Hall 2007). Do ponto de vista filogenético, homologia é a presença de uma característica no ancestral comum mais recente, e homoplasia é a presença de uma característica devido à evolução convergente ou paralela (Hall 2007). Desta forma, as duas definições de homologia que representam abordagens complementares para o entendimento da evolução e a estabilidade de estruturas e caracteres morfológicos são utilizadas, como sugere West-Eberhard (2003). Assim, o conceito cladístico é empregado nas análises filogenéticas para a interpretação das relações entre os caracteres e os táxons quando

existe congruência. Enquanto o conceito de homologia amplo é utilizado na interpretação quando não há congruência entre os caracteres.

Aqui, por se tratar de um estudo filogenético do gênero pressupõe-se que todas as espécies do gênero derivam de um ancestral comum mais recente (Engel 2000; Gonçalves 2011) e que suas estruturas são homólogas. Consideram-se homólogos, elementos individuais da construção corporal que são arranjados de forma idêntica (Müller 2003).

Outra questão relacionada à homologia é o estabelecimento de critérios de semelhança para a formulação de suas hipóteses. Devido ao problema de estabelecimento de homologias, principalmente em caracteres complexos de difícil definição, o ideal é usar o máximo de critérios possíveis que possam ser aplicados aos táxons em um estudo para o estabelecimento das homologias. Para o reconhecimento de estruturas homólogas foram seguidos os três critérios de Remane citados por Rieppel and Kearney (2002), Schuh & Brower (2009) e Winther (2009). Os critérios são: **1)** Similaridade de estruturas ou de estrutura singular; **2)** Posição, entendida como a descrição anatômica e particularizada de qualquer parte do organismo; **3)** Conexão a partir de formas intermediárias (transformação).

2.4. Análise dos caracteres

A análise dos caracteres morfológicos foi realizada a partir da comparação de similaridades de estruturas homólogas entre os terminais escolhidos. Através de um processo de abstração chegou-se à formulação e avaliação dos caracteres morfológicos que foram utilizados na análise filogenética. Aqui, a análise dos caracteres e a análise filogenética são apresentadas de forma separada e alguns autores defendem que elas são temporalmente e logicamente distintas (Rieppel & Kearney 2002; Winther 2009). Entretanto, após um período inicial e ao longo do desenvolvimento do trabalho as duas análises foram desenvolvidas de forma mútua o que permitiu uma constante avaliação e modificação da análise dos caracteres e conseqüentemente da análise filogenética desde os primeiros cladogramas gerados até o último. Esse tipo de enfoque dentro da sistemática filogenética é reconhecido como ciclo de pesquisa (Kluge 1998) e recentemente foram demonstrados seus benefícios no que se refere ao uso dessa abordagem (Franz 2013). A partir do momento que as duas análises são relacionadas é fundamental e indispensável preocupar-se com a análise dos caracteres para que posteriormente se obtenha cladogramas confiáveis (Rieppel and Kearney 2002; Scholtz

2010; Winther 2009). Uma vez que uma análise de caracteres ruim pode levar a cladogramas desastrosos, mesmo quando a análise filogenética empregada é adequada (Winther 2009). O mesmo autor critica que muitos sistematas preocupam-se mais com os aspectos da análise filogenética do que com a análise dos caracteres em si (Winther 2009). Além disso, a quantidade de caracteres não deve ser mais importante do que a qualidade e o cuidado com a análise dos caracteres e do estabelecimento das homologies (Rieppel & Kearney 2002; Scholtz 2010; Winther 2009).

Com relação à definição de caráter, vários conceitos podem ser encontrados na literatura biológica (Serenó 2007). Segundo Hennig, os caracteres são características ou particularidades que distinguem um semaforonte, ou um grupo deles, de outros semaforontes (Hennig 1966). Já Rieppel & Kearney (2002) dizem que um caráter é uma observação que capta as peculiaridades distintivas entre organismos através de uma relação lógica estabelecida entre atributos intrínsecos de dois ou mais organismos. Segundo eles, Hennig entendia o conceito de caráter como uma relação lógica estabelecida entre atributos intrínsecos de dois ou mais organismos e que está enraizada na observação, podendo ser corroborada por congruência e explicada hipoteticamente como uma relação histórica (Rieppel & Kearney 2002). Já Winther (2009) diz que os caracteres são pensados como unidades naturais que só podem ser descobertos e caracterizados através de um processo de abstração, mesmo que limitado. Outros autores defendem um conceito mais amplo que trata não somente do caráter em si, mas também incorpora a exclusividade mútua dos seus estados (Serenó 2007, Schuh & Brower 2009). Para Sereno (2007), os caracteres são características herdáveis, manifestadas como variáveis independentes e seus estados são condições exclusivas e mútuas da condição do caráter. Para ele, os caracteres assim como seus estados compõem a explicação do caráter (Serenó 2007). Para Schuh & Brower (2009), caráter não é um atributo físico de um organismo em particular, mas um conjunto conceitual de atributos que são julgados pelo sistemata como sendo o mesmo ou algo complementar. Scholtz (2010) diz que os caracteres são unidades da morfologia e que são construídos durante o processo de comparação. Segundo ele, os caracteres são baseados na observação de estruturas. Sendo assim, todos os conceitos mencionados acima foram considerados durante o processo de abstração e formulação dos caracteres.

Em relação à seleção dos caracteres, Poe & Wiens (2000) afirmam que os sistematas em suas análises filogenéticas não indicam com clareza os critérios utilizados para a seleção e exclusão de caracteres ou em outras palavras, o que seria um caráter aceitável e um

inaceitável. Da mesma forma, Rieppel & Kearney (2002) dizem que os morfologistas geralmente não explicam ou explicam pouco sobre a escolha dos caracteres. Além destas críticas, os autores enfatizam a necessidade de mencionar quais critérios de seleção de caracteres foram utilizados com o objetivo de aumentar o rigor científico das análises (Poe & Wiens 2000; Rieppel & Kearney 2002). Segundo Winther (2009) para que se obtenha uma análise filogenética confiável deve-se usar critérios objetivos para a identificação de homologies e formulação dos caracteres a serem utilizados e testados na análise filogenética. Portanto, para a construção dos caracteres e o estabelecimento das homologies foram usados os três critérios de Remane citados acima. Alguns caracteres usados foram selecionados de estudos prévios e em alguns casos foram reinterpretados e reformulados, sendo referenciados abaixo nos resultados. Os caracteres foram selecionados e estabelecidos através de características morfológicas de abelhas que foram sacrificadas, secas e alfinetadas quando adultas e que constituem somente um estágio de vida do indivíduo ou semaforante (Hennig 1966). Apesar do estudo de investigação morfológica não ter trabalhado com muitos exemplares como no método taxonômico, as características foram avaliadas em vários exemplares quando possível, sendo descartada qualquer variação intraespecífica na formulação de um caráter. Para a construção dos caracteres foi respeitada a independência dos caracteres (Serenó 2007; Wilkinson 1995). Após o processo de abstração dos caracteres eles foram explicados a partir do modelo de organização e apresentação proposto por Sereno (2007, 2009). Para a formulação dos caracteres optou-se na medida do possível pela construção de caracteres contingentes ou redutivos ao invés da codificação multiestado ou composta. A codificação composta produz um único caráter com múltiplos ou vários estados, sendo que cada estado de caráter representa todas as combinações observadas de características em relação à complexidade do caráter (Strong & Lipscomb 1999; Wilkinson 1995). Em contraste, a codificação redutiva particiona as variações em um caráter mais simples que descreve a variação de determinado componente em um caráter complexo (Wilkinson 1995).

O preenchimento dos estados dos caracteres foi realizado em uma matriz de dados no programa Winclada ver. 1.00.08 (Nixon 2002). Durante a codificação dos estados foi utilizado um ponto de interrogação (?) quando o estado é inaplicável e não pode ser codificado para um terminal por ele não possuir a estrutura na qual o caráter ou o estado foi definido. Já o símbolo de traço (-) foi usado para estados onde os dados são faltantes e não é possível ter acesso à informação filogenética. Apesar dos programas computacionais não distinguirem entre dados inaplicáveis e faltantes (Strong & Lipscomb 1999) foi utilizada a

distinção não somente para facilitar as futuras análises ou a adição de dados na matriz como proposto por Schuh & Brower (2009), mas também para ficar claro o motivo pelo qual não foi possível codificar determinado estado de caráter.

2.5. Análise cladística

Em uma análise filogenética, os caracteres constituem a evidência e a topologia da árvore é a hipótese a ser testada (Rieppel & Kearney 2002). Para que os caracteres possam ser analisados quantitativamente eles precisam ser abordados a partir de um critério de otimalidade (do inglês — *optimality*) que encaixe ou organize os caracteres no cladograma. Na análise cladística em geral, o critério de otimização utilizado é o de parcimônia que tem como finalidade minimizar o número de mudanças nos estados de caracteres e de hipóteses posteriores no cladograma (Schuh & Brower 2009). No caso da análise com pesos iguais, o cladograma ideal é a árvore com menor comprimento e que requer o menor número de transformações nos estados dos caracteres ou passos (Schuh & Brower 2009). Quando o custo de mudança de um estado de caráter para outro é igual os estados são tratados como não ordenados ou não aditivos (Schuh & Brower 2009; Wilkinson 1995). Porém, quando os custos de transformação de um estado para outro são diferentes eles são chamados de ordenados ou aditivos e o melhor cladograma é a árvore com o menor peso ou custo (Schuh & Brower 2009).

Nas análises, todos os caracteres foram tratados como não ordenados ou não aditivos, de modo que a mudança de um estado de caráter para outro tem o mesmo custo ou peso na análise e constitui a hipótese mais geral sobre a transformação de um estado de caráter (Schuh & Brower 2009). Já os caracteres não informativos foram mantidos e documentados, pois em uma análise futura eles podem ser potenciais sinapomorfias.

Após a codificação da matriz, as análises filogenéticas por parcimônia foram conduzidas no programa TNT (Goloboff *et al.* 2008) (Tabela 3). Para análises tradicionais foi utilizado o algoritmo de Wagner + SPR+ TBR com os seguintes parâmetros: *random seed* = 0, réplicas = 10.000 e 20 árvores por replicação. Para as análises de nova tecnologia foram utilizados simultaneamente o algoritmo *Drift* com um número de 50 ciclos e o *Ratchet* como 200 repetições e na fase de perturbação com pesagem acima e abaixo igual a 8, sendo o procedimento repetido por 100 vezes.

Tabela 3. Análises realizadas pelo programa TNT, de acordo com os algoritmos utilizados, método de pesagem e comandos empregados.

Número	Análise	Pesagem	Comandos
1	Wagner + TBR	Igual	—
2	Wagner + Ratchet + Drift + TBR	Igual	—
3	Wagner + TBR	Implícita	setk
4	Wagner + Ratchet + Drift + TBR	Implícita	setk

As análises 1 e 2 foram conduzidas com pesagem igual, assim todos os caracteres foram tratados da mesma forma. Nessa abordagem, a melhor árvore é a que tem o menor número de passos, ou seja, o menor número de mudanças de estados de caracteres. As análises 3 e 4 (Tabela 3) foram realizadas com pesagem implícita que favorece o sinal filogenético de caracteres que possuem menos homoplasias (Schuh & Brower 2009). Na análise com pesagem implícita o valor de concavidade (k) de cada caráter é obtido simultaneamente a cada reconstrução e a escolha da melhor árvore é obtida pelo maior valor de ajuste (*fit*) total, que é a soma do ajuste individual de cada caráter (Schuh & Brower 2009). Portanto, na pesagem implícita o cladograma ideal não é árvore mais curta como na análise sem pesagem, mas sim a árvore que tem o maior valor de ajuste. De acordo com Goloboff *et al.* (2008), na pesagem implícita são atribuídos aos caracteres homoplásticos um peso menor que resultam em grupos fortemente suportados e mais estáveis. Nas análises com pesagem implícita, a escolha do valor de k foi determinada pelo algoritmo *setk* (Goloboff *et al.* 2008). Vale ressaltar que um valor baixo de k confere pouca importância aos caracteres homoplásticos e mais para caracteres sinapomórficos. Mas na medida em que os valores de k tornam-se maiores o uso da pesagem implícita perde eficácia e robustez e produz resultados similares a análise com pesos iguais (Goloboff, 1997; Schuh & Brower 2009).

Para avaliar os resultados das análises dos caracteres e filogenéticas foram usadas medidas como o número de passos (p), índice de consistência (ic) e retenção (ir). Estas medidas indicam o grau para o qual um conjunto de dados está em conformidade com um cladograma, ou simplesmente a sua concordância ou ajuste. O índice de consistência (ic) de um caráter é obtido através da fórmula:

$$IC = m/p$$

e para todos os caracteres:

$$IC = \Sigma M / \Sigma S$$

Onde p representa o número de mudanças de estado de caráter ou passos. Já m é o número mínimo de mudanças de estado de caráter de acordo com o número de estados observáveis. Os valores de ic aqui foram considerados entre próximos de 0 e 1. Valores próximos de 0 indicam maior homoplasia e valores maiores menos homoplasia (h). O índice de consistência é uma medida de grau de homoplasia de um caráter ou do conjunto deles. O número de homoplasias ou no caso, passos extras de um caráter pode ser encontrado pela fórmula:

$$H = p - m$$

Outra medida utilizada para avaliação dos resultados foi o índice de retenção (ir) que é uma medida que determina a fração de sinapomorfia potencial retida como sinapomorfia em um cladograma. O ir pode ser calculado a partir da formula:

$$RI = g - s / g - m$$

Onde g é o número máximo de passos possíveis para um caráter e equivale ao número de táxons terminais onde o caráter pode mudar. Podemos entender também como o número de combinações que um caráter pode mudar em táxons terminais. Valor de $ir = 1$ indica que o caráter é completamente consistente com o cladograma, enquanto valores menores e que se aproximam a $ir = 0$ indicam alta proporção de homoplasias em um caráter (Schuh & Brower, 2009).

Quando a análise filogenética gerou mais de uma árvore foi calculado o consenso estrito. Essa técnica gera uma árvore de consenso no qual apenas os agrupamentos que ocorrem em todas as árvores geradas podem ser encontrados na árvore resultante (Schuh & Brower 2009). Nas árvores, a visualização das mudanças de estados foram otimizadas como não ambíguas e os círculos pretos representam mudanças únicas enquanto os círculos brancos representam paralelismos ou convergência (homoplasias) nos cladogramas.

Para avaliar os resultados filogenéticos foram utilizados dois métodos de suporte de grupos: reamostragem simétrica e suporte de Bremer, calculados no programa TNT. O

método de reamostragem simétrica foi feito a partir de dez mil replicações. O método calcula e avalia as probabilidades de formação de agrupamentos através da comparação nas frequências de probabilidade entre grupos formados com grupos contraditórios (Goloboff *et al.* 2003). Já o suporte de Bremer indica o número de passos extras necessários para romper um clado em árvores quase parcimoniosas, ou seja, com comprimento maior do que a árvore mais parcimoniosa encontrada (Bremer, 1994). O suporte de Bremer foi calculado para árvores com dez passos mais longos e com outros parâmetros predefinidos pelo programa.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Análise dos caracteres

A análise dos caracteres realizada através da comparação dos 41 táxons estabeleceu 107 caracteres morfológicos e seus respectivos estados de caráter, o que resultou em uma matriz com 4387 entradas, número mínimo de visualizações em estereomicroscópio para a codificação dos estados. Os caracteres são apresentados de acordo com a posição do corpo (cabeça, mesossoma e metassoma). Os caracteres exclusivos dos machos são indicados por um asterisco (*) e os das fêmeas por um sinal de positivo (+) antes da explicação do caráter. Alguns caracteres não foram codificados devido à ausência de machos para algumas espécies de *Augochloropsis* (Tabela 4). Segue a abaixo a listagem dos caracteres, os valores apresentados após a descrição do caráter são resultantes da árvore de consenso obtida na análise com pesagem igual dos caracteres.

Cabeça:

0. Cabeça em vista frontal com coloração:

(0) homogênea;

(1) heterogênea entre a porção superior e inferior.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

1. Olho composto, cerdas na superfície:

(0) ausentes;

(1) presentes.

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0, H = 1].

2. ⁺ Mandíbula, na base, mancha metálica:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 5, IC = 0,2, IR = 0,42, H = 4].

3. ^{*} Labro, elevação basal:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,5, H = 1].

4. ⁺ Labro com elevação basal desenvolvida:

(0) a partir da metade apical;

(1) ao longo de toda extensão.

[P = 8, IC = 0,12, IR = 0,56, H = 7].

Obs.: Caráter contingente ao estado 3.1.

5. ^{*} Labro, processo distal:

(0) ausente;

(1) presente (Figura 9).

[P = 0, caráter não informativo].

Obs.: Engel (2000, p. 34) menciona que os machos de *Augochloropsis* não possuem processo distal do labro, uma informação equivocada. Eickwort (1969, p. 411) considera o processo distal como expandido. Aqui, para *Augochloropsis* o processo distal do labro é codificado como presente e longo.

6. * Labro, com processo distal:

(0) curto;

(1) longo.

[P = 2, IC = 0,5, RI = 0,8, H = 1].

Obs.: Caráter contingente ao estado 5.1.

7. * Labro com processo distal:

(0) recortado fortemente na metade apical (Figura 9);

(1) arredondado (Figura 10).

[P = 4, IC = 0,25, IR = 0,62, H = 3].

8. * Labro no processo distal com fímbrias:

(0) curtas (Figura 9);

(1) longas.

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,71, H = 2].

9. Clípeo na porção ântero-lateral com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

[P = 1, caráter não informativo].

Obs.: O estado 0 do caráter é uma autapomorfia de *A. pantheres* Vachal.

10. Clípeo com a superfície entre os pontos:

(0) micropontuada;

(1) microreticulada;

(2) lisa.

[P = 10, IC = 0,20, IR = 0,65, H = 8].

11. Clípeo, na porção central com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

(2) careniforme.

[P = 34, IC = 0,66, IR = 0, H = 32].

12. * Clípeo, mácula no ápice:

(0) ausente (Figura 9);

(1) presente (Figura 10).

[P = 2, IC = 0,50, IR = 0,87, H = 1].

13. * Clípeo com mácula apical:

(0) ao longo de toda a margem;

(1) restrita a uma porção central larga;

(2) restrita a uma porção central curta.

[P = 2, IC = 1, IR = 1, H = 1].

Obs.: Caráter contingente ao estado 12.1.

14. ⁺Área supraclipeal no terço apical com superfície:

(0) plana (Figura 13);

(1) convexa;

(2) com degrau bem definido (Figura 14).

[P = 2, IC = 1, IR = 1, H = 1].

15. * Escapo:

(0) cilíndrico, com fraco alargamento apical (Figura 15);

(1) fusiforme, com forte alargamento em direção ao ápice (Figura 15).

[P = 5, IC = 0,2, IR = 0,33, H = 4].

16. Escapo, brilho metálico:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0, H = 1].

17. * F5-F11:

(0) mais largos que longos (Figura 11);

(1) mais longos que largos (Figura 12).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

18. * F11 com comprimento em comparação ao comprimento individual dos flagelômeros anteriores:

(0) menor;

(1) igual;

(2) maior.

[P= 2, caráter não informativo].

Obs.: O estado 0 do caráter é uma autapomorfia de *Corynura (Callistochlora) chloris* (Spinola) enquanto o estado 1 é uma autapomorfia de *Megalopta sodalis* (Vachal).

19. * F11, ápice:

(0) recortado diagonalmente;

(1) em forma de gancho.

[P = 1, caráter não informativo].

Obs.: O estado 1 do caráter é uma autapomorfia de *Pseudaugochlora graminea*.

20. Vértice em vista dorsal, com a superfície occipital em comparação à largura do ocelo médio:

(0) curta, menos de uma vez a largura (Figura 16);

(1) média, entre 1 a 1,5 vezes a largura (Figura 17);

(2) larga, duas vezes a largura (Figura 18).

[P = 11, IC = 0,18, IR = 0,47, H = 9].

Obs.: O estado dois se aplica tanto para indivíduos macrocefálicos quanto para aqueles com a cabeça de tamanho normal.

21. ⁺Vértice, dorsalmente, carena transversal:

(0) ausente;

(1) presente (Figura 16).

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,92, H = 1].

Obs.: Extraído de Moure (1958) e Engel (2000).

22. Pós-gena com a superfície entre os pontos:

(0) microreticulada;

(1) estriada (Figura 19).

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,5, H = 1].

23. Carena hipostomal, quilha basal:

(0) ausente;

(1) presente (Figura 19).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

24. ⁺Carena hipostomal:

(0) carenada em toda a superfície;

(1) lamelada a partir da porção média.

[P = 0, caráter não informativo].

Obs.: O estado 1 do caráter é uma autapomorfia de *Megalopta sodalis* (Vachal).

25. Ponte hipostomal, sutura:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

Obs.: Rodrigo B. Gonçalves, comunicação pessoal.

Mesosoma:

26. ⁺Mesoscuto, centralmente entre as linhas parapsidiais com coloração:

(0) da mesma cor;

(1) com cores contrastantes.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

Obs.: Em geral, a coloração é preta contrastante com a cor do integumento.

27. Mesoscuto, com margem ântero-lateral:

(0) levemente sinuosa;

(1) recortada;

(2) fortemente sinuosa no nível do ângulo lateral do pronoto;

(3) arredondada;

(4) reta.

[P = 6, IC = 0,66, IR = 0,86, H = 2].

28. Pronoto, angulo lateral ao lobo pronotal, com carena dorsal do pronoto expandida**até o:**

- (0) ângulo lateral, depois voltada para cima;
- (1) lobo pronotal;
- (2) ângulo lateral, após a carena dorsal recortada e sem expansão;
- (3) ângulo lateral, após somente carenada sem expansão.

[P = 4, IC = 0,5, IR = 0,88, H = 1].

29. Pronoto com superfície:

- (0) carenada;
- (1) lamelada.

[P = 1, Caráter não informativo].

Obs.: O estado 0 do caráter é uma autapomorfia para *Megalopta sodalis*.**30. Lobo pronotal com a superfície deprimida:**

- (0) levemente; (Figura 20)
- (1) fortemente. (Figura 21)

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

31. Área sub-alar abaixo da tégula, rugulosidades transversais:

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,6, H = 2].

32. Carena sub-alar no metepisterno, lamela:

- (0) ausente;
- (1) presente, bem desenvolvida.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

33. Carena dorsal do pronoto com a superfície em comparação ao nível do lobo pronotal:

- (0) em declive suave;
 - (1) em declive abrupto;
 - (2) com degrau bem definido.
- [P = 2, IC = 1, IR = 1, H = 0].

34. Mesoscuto, na margem anterior, lamela projetada sobre o pronoto:

- (0) ausente;
 - (1) presente (Figura 22).
- [P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

35. Mesoscuto em vista dorsal, pontuação no disco em comparação às regiões parapsidiais:

- (0) homogênea ao longo do mesoscuto.
 - (1) heterogênea ao longo do mesoscuto.
- [P = 4, IC = 0,25, IR = 0,8, H = 3].

36. Mesoscuto com pontuação no disco:

- (0) escavada (Figuras 22-23);
 - (1) elevada (Figura 24);
 - (2) foveolada (Figura 25);
 - (3) alveolada.
- [P = 4, IC = 0,75, IR = 0,87, H=1].

37. ⁺ Mesoscuto em vista dorsal, na região sub-apical com pontuação:

- (0) esparsa;
 - (1) densa;
 - (2) contígua.
- [P = 8, IC = 0,25, IR = 0,66, H = 6].

Obs.: Os machos em geral apresentam pontuação sempre mais densa do que as fêmeas.

38. Mesoscuto, brilho metálico:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,33, H = 2].

39. Mesoscuto, em vista lateral, com a superfície em comparação à linha parapsidial:

(0) no mesmo nível;

(1) rebaixada.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

40. ⁺Mesoscuto com pilosidade:

(0) curta;

(1) longa;

(2) muito longa.

[P = 2, IC = 1, IR = 1, H = 0].

41. ⁺Mesoscuto com pilosidade:

(0) plumosa no ápice;

(1) simples;

(2) plumosa na base.

[P = 6, IC = 0,33, IR = 0,63, H = 4].

42. Mesoscuto centralmente com a superfície entre os pontos:

(0) lisa (Figura 21);

(1) tesselada;

(2) micropontuada;

(3) microreticulada;

(4) carenada.

[P = 12, IC = 0,25, IR = 0,35, H = 8].

43. Tégula, recorte interno no ápice:

(0) ausente

(1) presente.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

Obs.: Extraído de Eickwort (1969).

44. Tégula, reentrância sub-apical na borda externa:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

Obs.: O formato da borda externa da tégula pode ser um importante caráter na diferenciação dos gêneros da tribo Augochlorini.

45. Tégula na margem interna posterior, em vista dorsal, com a superfície do recorte:

(0) plana;

(1) rebaixada.

[P = 7, IC = 0,14, IR = 0,25, H = 6].

Obs.: Caráter contingente ao estado 43.1.

46. ⁺Escutelo centralmente, em vista dorsal, com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

(2) contígua.

[P = 10, IC = 0,20, IR = 0,52, H = 8].

47. ⁺Escutelo, nas margens póstero-laterais, com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

(2) contígua.

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,33, H = 1].

48. Escutelo e metanoto com pilosidade:

(0) curta;

(1) longa e plumosa.

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0, H = 2].

49. Metanoto com a junção entre os pontos formando:

(0) sulcos;

(1) carenas.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

50. ⁺Metanoto com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

(2) contígua.

[P = 4, IC = 0,5, IR = 0, H = 2].

51. Metanoto com diâmetro da pontuação em comparação ao do escutelo:

(0) igual;

(1) mais fina;

(2) mais grossa.

[P = 6, IC = 0,33, IR = 0,71, H = 4].

52. Metanoto, quilha central:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 1, Caráter não informativo].

Obs.: O estado 1 do caráter é uma autapomorfia para *Augochloropsis hebescens* (Smith).

53. Área basal do metaposnoto com a superfície:

- (0) rugulosa devido à confluência dos pontos;
 - (1) carenada irregularmente (Figura 27, 28);
 - (2) microreticulada; (Figura 29);
 - (3) carenada da base até o terço apical, posteriormente com a superfície microreticulada (Figura 30);
 - (4) pontuada em formato de alvéolos (Figura 31);
 - (5) carenada em toda a superfície (Figura 32);
 - (6) rugosa na base, microreticulada no ápice;
 - (7) com sulcos, exceto na porção transversal e apical;
- [P = 12, IC = 0,58, IR = 0,72, H = 5].

54. Área basal do metaposnoto, elevação na margem posterior:

- (0) ausente (Figuras 27-28, 30-32);
 - (1) presente (Figura 29).
- [P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

55. Área basal do metaposnoto na margem posterior com a superfície:

- (0) fortemente angulada em relação à região posterior do propódeo;
 - (1) em declive em relação à região posterior do propódeo.
- [P = 2, IC = 0,5, IR = 0, H = 1].

56. Área basal do metaposnoto com a margem posterior:

- (0) arqueada, centralmente com aspecto triangular e margens laterais curtas;
 - (1) quadrangular (Figuras 27-28, 31);
 - (2) semicircular (Figura 30);
 - (3) fortemente arqueada (Figura 32).
- [P = 3, IC = 1, IR = 1, H = 0].

57. Propódeo na região posterior com pontuação:

- (0) esparsa;

(1) densa;

(2) contígua.

[P = 9, IC = 0,22, IR = 0,56, H = 7].

58. Sulco mesepisternal com a superfície:

(0) trabeculada;

(1) pontuada;

(2) alveolada.

[P = 8, IC = 0,25, IR = 0,45, H = 6].

59. Mesepisterno posteriormente ao sulco mesepisternal com pontuação:

(0) elevada;

(1) alveolada;

(2) foveolado.

[P = 4, IC = 0,5, IR = 0,8, H = 2].

60. Mesepisterno, lamela anterior ao sulco precoxal:

(0) ausente;

(1) presente

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,5, H = 1].

61. Metepisterno na metade basal com sulcos:

(0) ausentes;

(1) presentes.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

62. Mesepisterno, em vista ventral, com a superfície do signo em comparação à superfície do mesepisterno:

(0) no mesmo nível;

(1) elevada.

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,5, H = 1].

63. ⁺Área sub-alar no metepisterno, elevação:

(0) ausente;

(1) presente (Figura 33).

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,83, H = 2].

64. Carena supralar com superfície em comparação ao nível da superfície da pré-axila:

(0) rasa, no mesmo nível;

(1) elevada, acima do nível;

(2) profunda, abaixo do nível.

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,83, H = 1].

65. Asa anterior com ápice da célula marginal:

(0) aguda;

(1) truncada.

[P = 1, Caráter não informativo].

Obs.: Extraído de Engel (2000). O estado 0 é uma autapomorfia para *Corynura (Callistochlora) chloris* (Spinola).

66. Fêmur posterior na superfície externa com a superfície:

(0) fosca;

(1) brilhante.

[P = 7, IC = 0,14, IR = 0,62, H = 6].

Metassoma:**67. ⁺T1 na área posterior marginal com a superfície predominantemente:**

(0) lisa;

(1) pontuada.

[P = 5, IC = 0,20, IR = 0,69, H = 4].

68. ⁺T1 na área posterior marginal com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

(2) contígua.

[P = 5, IC = 0,20, IR = 0,60, H = 3].

69. T1 na área posterior marginal com integumento entre a pontuação:

(0) liso;

(1) microreticulado, mas com superfície fosca;

(2) microreticulado, mas com superfície brilhante.

[P = 10, IC = 0,20, IR = 0,60, H = 8].

70. T1, sulco anterior à área posterior marginal:

(0) não definido;

(1) bem definido, mais forte nas laterais.

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,77, H = 2].

71. T1-2, vibrissas:

(0) ausentes (Figura 34);

(1) presentes (Figura 35-37).

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,8, H = 1].

72. Vibrissas com diâmetro comparado aos pelos do disco:

(0) mais grossas, como cerdas (Figura 35);

(1) iguais como pelos simples (Figura 36-37).

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,81, H = 2].

Obs.: Caráter contingente ao estado 71.1.

73. Tergos, depressão marginal:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,8, H = 1].

74. ⁺T1, na superfície póstero-lateral em comparação à área adjacente do tergo com pontuação:

(0) no mesmo nível;

(1) contígua e limitada por uma área elevada (Figura 38).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

75. ⁺T2 na superfície dorsal com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

(2) contígua.

[P = 7, IC = 0,28, IR = 0,7, H = 5].

76. ⁺T2, na área posterior marginal, com pontuação:

(0) esparsa;

(1) densa;

(2) contígua.

[P = 8, IC = 0,25, IR = 0,66, H = 6].

77. ⁺T2 na área posterior marginal com integumento entre a pontuação:

(0) liso;

(1) microreticulado.

[P = 5, IC = 0,2, IR = 0,6, H = 4].

78. T1-2 na área posterior marginal com integumento:

(0) sem expansão;

(1) expandido, com lamela translúcida (Figura 37).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

79. ⁺T3 na área posterior marginal, em vista dorsal, pubescência:

(0) ausente;

(1) presente (Figura 39).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

80. ⁺T3 na área posterior marginal, em vista dorsal com pubescência:

(0) esparsa (Figura 40);

(1) densa (Figura 39) .

[P = 3, IC = 0,33, IR = 0,84, H = 2].

Obs.: Caráter contingente ao estado 79.1.

81. ⁺T3-5 com coloração em comparação a T1-T2:

(0) da mesma cor;

(1) de cores diferentes (Figura 41).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

82. * T7, recorte do grádulo na porção média:

(0) ausente;

(1) presente (Figura 42);

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

Obs.: Retirado de Eickwort (1969).

83. Placa pigidial, recorte sinuoso na margem póstero-central:

(0) ausente;

(1) presente (Figura 43).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

84. * E3, sulco longitudinal:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 1, Caráter não informativo].

Obs.: O estado 1 é uma autapomorfia para *Megalopta sodalis* (Vachal).

85. *E3, recorte em V na margem póstero-central:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 1, Caráter não informativo].

Obs.: O estado 1 é uma autapomorfia de *Caenaugochlora* (*Caenaugochlora*) *cfr. chaetops* (Vachal).

86. *E4, projeção na margem póstero-central:

(0) ausente;

(1) presente (Figuras 44, 45).

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

87. *E4, na margem póstero-central com projeção:

(0) curta (Figuras 44, 45);

(1) longa (Figuras 46, 47).

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,66, H = 1].

Obs.: Caráter contingente ao estado 86.1.

88. *E4 na margem posterior com recorte:

(0) gradual em direção as laterais (Figuras 44, 45);

(1) amplo na região sub-lateral (Figura 47);

(2) curto na região sub-lateral. (Figura 46).

[P = 5, IC = 0,6, IR = 0,6, H = 3].

89. *E4, recorte retangular na região ântero-lateral do grádulo:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 1, Caráter não informativo].

Obs.: O estado 1 é uma autapomorfia de *Augochloropsis bertonii* (Schrottky).

90. * E4, expansão lateral do integumento:

(0) ausente (Figura 45);

(1) presente (Figuras 44, 46-47).

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,5, H = 1].

91. * E4 com expansão lateral em comparação à região pós-gradular:

(0) curta, cerca da metade do comprimento (Figura 45);

(1) igual (Figura 46);

(2) longa, seu comprimento maior (Figura 47).

[P = 4, IC = 0,5, IR = 0,71, H = 2].

Obs.: Caráter contingente ao estado 90.1.

92. * E4, pilosidade na expansão lateral:

(0) ausente;

(1) presente (Figuras 44, 46-47).

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0, H = 1].

93. * E4 na expansão lateral com pilosidade:

(0) curta (Figuras 44);

(1) longa (Figuras 46-47)..

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,66, H = 1].

Obs.: Caráter contingente ao estado 92.1.

94. * E4, cerdas longas anteriores à expansão lateral:

(0) ausente (Figuras 46, 47);

(1) presente (Figuras 44, 48).

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,75, H = 1].

95. * E4 na expansão lateral com o ápice:

(0) delgado (Figura 47);

- (1) em espátula (Figura 46);
 - (2) expandido;
 - (3) em lóbulo (Figura 48);
 - (4) digitiforme (Figura 44).
- [P = 4, IC = 1, IR = 1, H = 0].

96. *E5, com margem póstero-central:

- (0) retilínea a levemente sinuosa (Figura 49);
 - (1) recortada (Figura 50).
- [P = 2 IC = 0,5, IR = 0,66, H = 1].

97. *E5, na margem posterior a partir do centro:

- (0) levemente sinuoso (Figura 49);
 - (1) fortemente emarginado. (Figura 51);
 - (2) levemente emarginado, arqueado (Figura 52);
 - (3) fortemente emarginado, semicircular, angulosa em relação às laterais (Figura 53);
 - (4) levemente expandido em direção à lateral (Figura 50);
 - (5) levemente sinuoso a retilíneo (Figura 54);
 - (6) fortemente emarginado (Figura 55);
 - (7) bisinuoso (Figura 56).
- [P = 10, IC = 0,8, IR = 0,6, H = 3].

98. *E6, abas pós-gradulares:

- (0) ausente (Figura 57);
 - (1) presente (Figura 58).
- [P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

99. *E6 na margem póstero-central com recorte:

- (0) curto (Figura 57);
 - (1) longo (Figura 58).
- [P = 2, IC = 0,5, IR = 0,85, H = 1].

100.* Gonóstilo no ápice, em vista ventral, fileira de cerdas:

(0) ausentes;

(1) presentes.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

101.* Gonóstilo no ápice, em vista ventral, com fileira de cerdas:

(0) não modificadas;

(1) modificadas.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

Obs.: Retirado de Eickwort (1969).

102.* Válvula do pênis, lamela:

(0) ausente;

(1) presente.

[P = 1, IC = 1, IR = 1, H = 0].

Obs.: Retirado de Eickwort (1969).

103.* Válvula do pênis com lamela:

(0) baixa (Fig. 369, Eickwort, 1969);

(1) alta.

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,8, H = 1].

Obs.: Retirado de Eickwort (1969). Caráter contingente ao estado do caráter 102.1.

104.* Lobo parapenial:

(0) sem lamela (Figura 60).

(1) com lamela bem desenvolvida estendendo-se até o processo ventral do gonóstilo
(Figura 59);

[P = 2, IC = 0,5, IR = 0,66, H = 1].

Obs.: Retirado de Eickwort (1969).

105.* Lobo parapenial, pilosidade:

- (0) ausente (Figura 60);
 - (1) longa em toda a extensão da lamela (Figura 59);
- [P = 2, IC = 0,5, IR = 0,83, H = 1].

106. ⁺E3-5, grádulo bem delimitado:

- (0) ausente;
 - (1) presente.
- [P = 1, Caráter não informativo].

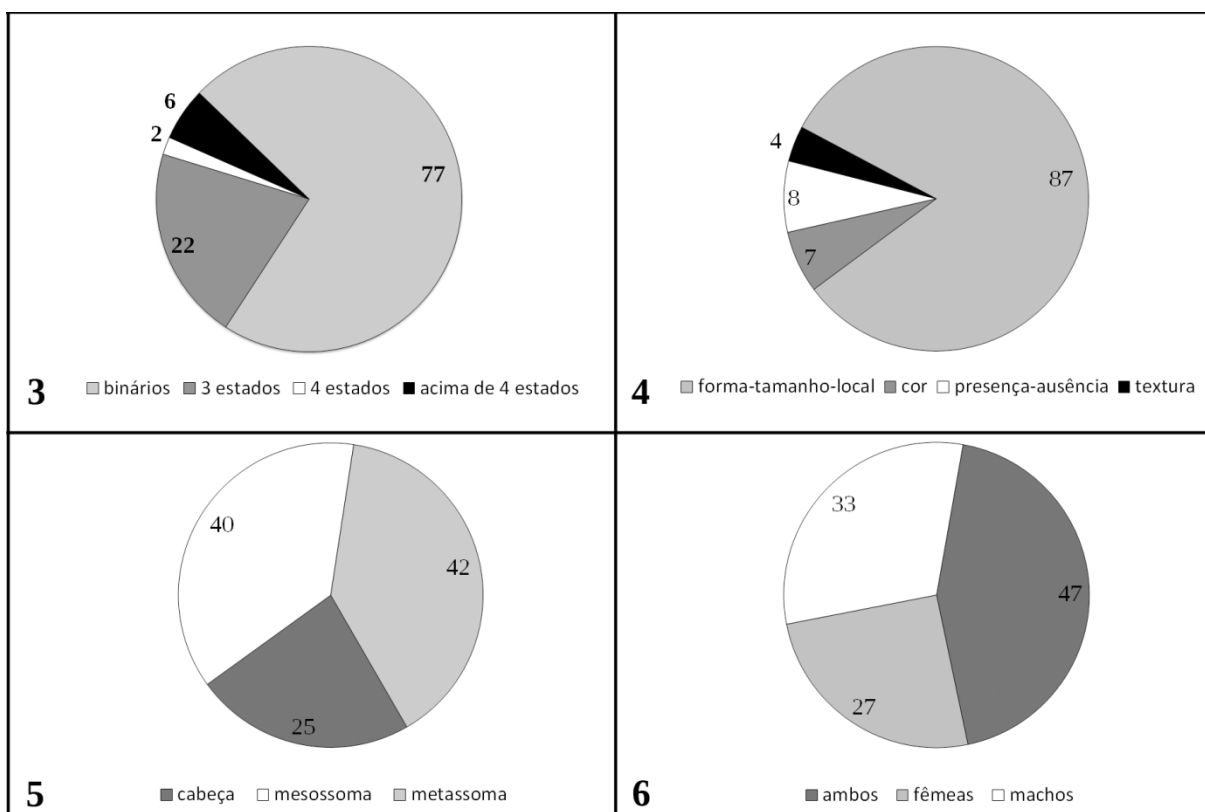
Dos 107 caracteres construídos, 77 são binários e 31 multiestados (Figura 3). A codificação redutiva ou contingente nem sempre é capaz de lidar com a complexidade dos caracteres e incorporar todas as combinações observadas sem violar a independência dos caracteres (Figura 3). No que diz respeito aos tipos de caracteres obtidos durante a análise (Figura 4) a maioria deles está relacionada à tríade forma-tamanho-local enquanto caracteres relacionados à sua presença ou ausência, cor e textura foram menos numerosos, mas não menos importantes. No caso de *Augochloropsis* que apresentam várias colorações é interessante notar que a diversidade de cores não reflete uma grande quantidade de caracteres principalmente devido à grande variação intraespecífica, o que dificulta o seu delineamento. No entanto, os caracteres selecionados em relação à cor podem ser importantes, como a cabeça das fêmeas em *A. (Glyptochlora)* com coloração distinta entre a porção superior e inferior [caráter 0] e o integumento de T3-5 com coloração diferente dos tergos anteriores [caráter 81] que possuem os valores máximos para os índices de consistência e retenção. Porém, os outros caracteres relacionados à coloração [2, 12, 16, 26, 38] devem ser considerados como perda do brilho metálico no integumento, sendo a perda uma característica que pode ser recorrente filogeneticamente.

Já os caracteres [10, 42, 77] relacionados à textura do integumento apresentam um grande número de homoplasias o que pode indicar paralelismo e convergência. Mas eles podem ser também caracteres variáveis intraespecificamente e somente um aumento na quantidade de indivíduos examinados poderá ajudar a elucidar a importância destes tipos de caracteres tanto para a taxonomia quanto para a filogenia.

O número de caracteres analisados de acordo com a região corporal (Figura 5) está diretamente relacionado com a complexidade dos caracteres encontrados no mesossoma e

metassoma, além da cabeça ser o menor tagma em tamanho. Muitas vezes foi necessário formular mais de um caráter para a mesma estrutura corporal para essas regiões, sem, é claro, violar a independência dos caracteres.

Quanto ao sexo, 47 caracteres podem ser diagnosticados em ambos os sexos, enquanto 33 são exclusivos dos machos e 27 das fêmeas (Figura 6). No caso desta análise, uma limitação foi a falta de informação filogenética devido à ausência de machos em espécies de *Augochloropsis s.str.*, *A. (Glyptochlora)* e *A. (Paraugochloropsis)*. A falta de exemplares machos não permitiu a codificação de caracteres importantes como aqueles localizados no labro, antena, esternos e terminálias. Os machos de *A. (Glyptochlora)* são desconhecidos e esforços de coletas na região Amazônica, local onde o táxon ocorre e visitas a coleções entomológicas poderão suprir a falta de exemplares do grupo. No entanto, todas as espécies utilizadas como terminais na análise possuíam fêmeas como exemplares.



Figuras 3-6: Gráficos dos caracteres construídos. (3). Nº de caracteres em relação aos seus estados. (4). Nº de caracteres em relação ao seu tipo. (5). Nº de caracteres por região corporal. (6). Nº de caracteres em relação ao sexo.

Desde o trabalho de Eickwort (1969) nenhum caráter morfológico foi avaliado ou descoberto em *Augochloropsis*, uma vez que o estudo de Engel (2000) e as considerações

feitas por Michener (2000, 2007) foram feitas principalmente a partir dos caracteres estudados por Eickwort. Isto demonstra que a morfologia permanece sendo útil para a ciência ao adicionar, mesmo que aos poucos, novas informações que ajudam na compreensão em relação à *Augochloropsis* e à tribo dos Augochlorini.

A matriz de dados com a codificação dos estados dos caracteres, dados ausentes e inaplicáveis é mostrada na Tabela 4.

3.2. Rejeição dos caracteres

Durante a análise, muitos caracteres morfológicos foram rejeitados devido aos seguintes critérios: grande variação intraespecífica, alto número de homoplasias e violação da independência dos caracteres a partir da subdivisão de um caráter em vários caracteres. No caso do pronoto é difícil estabelecer estruturas homólogas capazes de representar toda a complexidade da estrutura. O pronoto de *Augochloropsis* possui grandes variações em sua estrutura e formatos, que torna o estabelecimento de regiões homólogas uma tarefa difícil. Portanto, sugere-se que a formulação de caracteres, seja em relação à quantidade ou qualidade em estruturas complexas, deve ser feita a partir de uma visão do desenvolvimento embriogênico capaz de demonstrar como a morfologia da estrutura é formada (Rieppel & Kearney 2007; Winther 2009).

3.3. Análise cladística

As análises 1 e 2 realizadas com pesagem igual dos caracteres resultaram cada uma em duas árvores igualmente parcimoniosas, de mesma topologia, com 349 passos, IC = 43 e IR = 70. Desta forma, foi gerado o consenso estrito para as duas análises que é mostrado na figura 7.

Já as análises 3 e 4 com pesagem implícita resultaram apenas em uma árvore com a mesma topologia. O valor calculado pelo conjunto de comandos *setk*, resultou num valor de $k = 7,1875$. O resultado destas análises é apresentado na figura 8.

O fato das análises realizadas com a busca tradicional e com as novas tecnologias produzirem a mesma topologia pode ser explicado pelo fato da matriz de dados ser pequena em relação ao número de terminais. Segundo Goloboff *et al.* (2008), os algoritmos disponíveis na nova tecnologia de busca, quando comparados aos tradicionais, são mais rápidos e eficientes para encontrar árvores mais parcimoniosas em matrizes com centenas de táxons. Todas as análises apresentam em comum os seguintes relacionamentos: 1) (*C. cfr. chaetops* + *P. graminea*) como grupo irmão de *Augochloropsis*. 2) Monofilia de *Augochloropsis s.l.* e das linhagens (*Glyptobasia* + *Glyptochlora* + *Augochloropsis s. str.*), *Glyptochlora*, *Augochloropsis s. str.* e *Paraugochloropsis* e 3) Parafilia de *A.* (*Glyptobasia*) (Figuras 7-8).

No que se refere às análises com pesagem igual e implícita foram encontradas diferenças não somente no número de cladogramas obtidos, mas também na formação de grupos de espécies monofiléticos em *A.* (*Paraugochloropsis*) que foram mais bem definidos pela abordagem da pesagem implícita (Figuras 7-8). Portanto, a apresentação e discussão dos resultados foram realizadas a partir do cladograma (Figura 8) que representa a mesma topologia encontrada na análise 3 e 4.

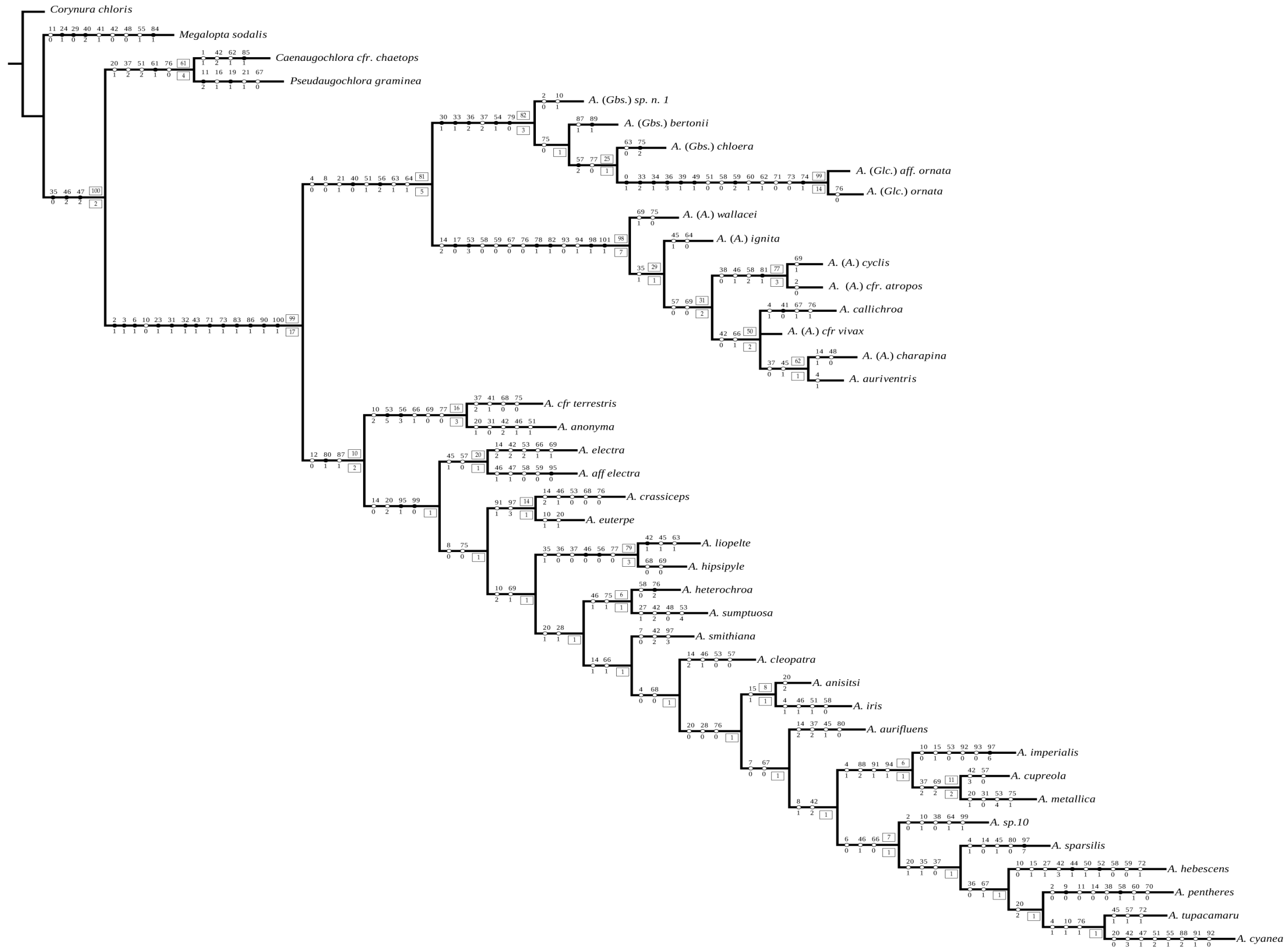


Figura 7: Árvore de consenso obtida com pesagem igual de caracteres utilizando algoritmos da busca tradicional e das novas tecnologias no programa TNT. Os círculos pretos representam mudanças únicas e os brancos representam paralelismos ou convergências (homoplasias) nos cladogramas. Os retângulos numerados representam os valores de suporte de reamostragem simétrica (superiores) e de Bremer (inferiores). P = 349, IC = 43 e IR = 70.

***Augochloropsis* e seu grupo irmão**

Os cladogramas apresentados aqui mostram que o clado (*Caenaugochlora* + *Pseudaugochlora*) é grupo irmão de *Augochloropsis* (Figuras 7-8). A relação entre eles é suportada pelas seguintes sinapomorfias: cípeo nos machos com mácula apical restrita a uma larga porção central (caráter 13, estado 1 — [13.1]), F11 com comprimento maior do que os flagelômeros anteriores [18.2], pós-gena com a superfície entre os pontos estriada [22.1], escutelo e metanoto com pontuação contígua na região central e nas margens póstero-laterais [46.2, 47.2, 50.2], além de uma transformação homoplástica relacionada à pontuação uniforme na superfície do mesoscuto entre as regiões parapsidiais [35.0].

Eickwort (1969) no seu estudo de morfologia comparada dos Augochlorini e análise fenética mostrou que *Augochloropsis* está relacionada com *Augochlorodes* baseado nas estruturas do aparelho bucal, do restante da cabeça, dos esternos masculinos e genitálias. Entretanto, Eickwort diz que *Augochlorodes* não compartilha a maioria dos caracteres distintivos de *Augochloropsis*. Em sua análise, *Pseudaugochlora*, *Caenaugochlora* e *Megalopta* não estão relacionadas com *Augochloropsis*.

Engel (2000) no seu trabalho de filogenia morfológica da tribo Augochlorini apresenta o clado Megaloptiti, formado pelos gêneros ((*Xenochlora* + *Megalopta*) (*Caenaugochlora* + *Augochloropsis*)) que é suportado pela fusão do grádulo com a antecosta no esterno 4, ([42.1], Engel 2000). Desta forma, *Augochloropsis* não possui relação de grupo irmão com *Pseudaugochlora*, que em sua análise é grupo irmão do Grupo Megaloptidia que inclui: *Ariphanarthra*, *Megaloptidia*, *Megaloptina* e *Megommation*.

Gonçalves (2011) em seu estudo da filogenia molecular dos Augochlorini não estabeleceu nenhum grupo diretamente relacionado com *Augochloropsis*, mas de acordo com os seus resultados, o gênero seria grupo irmão do clado com as seguintes linhagens: *Augochlorodes*, *Pseudaugochlora*, *Stilbochlora* e grupo Megaloptidia.

Interessante ressaltar que no esterno 4 a fusão da antecosta com o gradulo está presente também em *Augochlorodes* e no Grupo Megaloptidia. Desta forma, seria interessante incluir *Augochlorodes* assim como algum representante do grupo Megaloptidia na análise cladística para avaliar as relações filogenéticas dessas linhagens com *Augochloropsis*. Além disso, é necessário modificar e ampliar a análise conduzida por Engel (2000) que foi realizada através da amostragem do plano básico com a inserção de exemplares como terminais, assim como uma nova análise dos caracteres morfológicos das abelhas da tribo Augochlorini.

Monofilia de *Augochloropsis*

As análises apresentadas confirmam a monofilia de *Augochloropsis* (clado 1, Figura 8). A monofilia é suportada por 12 mudanças únicas e uma homoplasia (Figuras 7-8):

1. Mandíbula na base com mancha metálica [2.1].
2. *Processo distal do labro longo [6.1]
3. Clípeo com a superfície entre os pontos micropontuada [10.0];
4. Carena hipostomal com quilha basal [23.1];
5. Área sub-alar abaixo da tégula com rugulosidades transversais [31.1];
6. Carena sub-alar no metepisterno com lâmina bem desenvolvida [32.1];
7. Tégula no ápice com recorte interno [43.1];
8. T1-2 com vibrissas [71.1];
9. Tergos com depressão marginal [73.1];
10. Placa pigidial na margem póstero-central com recorte sinuoso [83.1];
11. *E4, margem póstero-central com projeção da superfície [86.1];
12. *E4 com expansão lateral do integumento [90.1];
13. *Gonóstilo no ápice, em vista ventral, com fileira de cerdas [100.1];

Quando comparamos os resultados obtidos aqui com o de Engel (2000) fica evidente o acréscimo de sinapomorfias que sustentam *Augochloropsis* como grupo monofilético. Dos 13 estados de caracteres que suportam *Augochloropsis* dez são novos, dois já haviam sido documentados [43.1, 86.1] e um foi reinterpretado [6.1].

O cladograma (Figura 8) mostra dois grandes grupos, os cladogramas 2 e 3. O cladograma 2 é formado pelas espécies de *A. (Glyptobasia)* + *A. (Glyptochlora)* e as espécies de *Augochloropsis* s.str. Já o cladograma 3 inclui as espécies de *A. (Paraugochloropsis)*.

A aplicação dos nomes subgenéricos no cladograma 4 para *A. (Glyptobasia)* torna o gênero parafilético, enquanto *A. (Glyptochlora)* é monofilético. Já os subgêneros *A. (Augochloropsis* s.str.) e *A. (Paraugochloropsis)* são monofiléticos, cladogramas 5 e 3, respectivamente.

Monofilia de ((*A. (Glyptobasia)* + *A. (Glyptochlora)*) + *Augochloropsis* s. str.)

Como mencionado acima, o cladograma 2 inclui as espécies de *A. (Glyptobasia)*, *A. (Glyptochlora)* e *Augochloropsis* s.str. Ele é suportado pelos seguintes estados de caracteres não ambíguos:

1. Labro com elevação basal desenvolvida a partir da metade apical [4.0];
2. Processo distal do labro com fímbrias curtas [8.0];
3. Vértice dorsalmente com carena transversal presente [21.1];
4. Mesoscuto com pilosidade curta [40.0];
5. Metanoto com o diâmetro da pontuação mais fino em comparação ao do escutelo: [51.1];
6. Área basal do metapostnoto com formato semicircular [56.2];
7. Área sub-alar no metepisterno com elevação presente [63.1];
8. Carena supralar com superfície elevada em relação ao nível da superfície da pré-axila [64.1].

Eickwort (1969) considera as espécies de *A. (Glyptobasia)* e *A. (Glyptochlora)* mais similares a *A. (Paraugochloropsis)* devido principalmente a caracteres da terminália, posição seguida também por Michener (2000, 2007). No entanto, a análise cladística demonstra que os dois grupos de espécies acima estão mais relacionados a *Augochloropsis* s.str.

Monofilia da linhagem formada pelas espécies de *A. (Glyptobasia)* e *A. (Glyptochlora)*

A monofilia de (*Glyptobasia* + *Glyptochlora*) é sustentada por seis transformações não ambíguas (clado 4; Figuras 7-8):

1. Lobo pronotal com a superfície fortemente deprimida [30.1];
2. Carena dorsal do pronoto com a superfície comparação ao nível do lobo pronotal [33.1];
3. Mesoscuto com pontuação no disco foveolada [36.2];
4. Mesoscuto em vista dorsal na região sub-apical com pontuação contígua [37.2];
5. Área basal do metapostnoto na margem posterior com carena transversal, suas laterais com recorte sinuoso [54.1];
6. T3, em vista dorsal sem pubescência sobre o integumento na área posterior marginal [79.0];

No entanto, o subgênero *A. (Glyptobasia)* é parafilético, pois ao considerar seu ancestral comum e todos os seus descendentes, o clado inclui as espécies de *A. (Glyptochlora)* — uma linhagem monofilética derivada das espécies de *A. (Glyptobasia)*. Desta forma, no caso de optar por uma classificação subgenérica é necessário indicar o nome de *A. (Glyptochlora)* Moure, 1958 como sinônimo júnior de *A. (Glyptobasia)* Moure, 1941, de acordo com o princípio da prioridade, artigo 23 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999) e defini-lo de acordo com as características que sustentam o clado.

Eickwort (1969) propôs *A. (Glyptobasia)* como sinônimo de *A. (Paraugochloropsis)* devido principalmente aos caracteres da genitália, embora ele afirme também que algumas características de *A. (Glyptobasia) chloera* são encontradas nas espécies de *A. (Augochloropsis s.str.)*. Ele propõe também a sinonímia de *A. (Glyptochlora)* sob *A. (Paraugochloropsis)* de forma provisória até a descoberta dos machos. No entanto, eles permanecem desconhecidos e a busca por exemplares deve ser feita tanto em coletas quanto em coleções entomológicas. Apesar da ausência de machos, os resultados são claros no tocante à monofilia de *A. (Glyptochlora)*. Moure (1958) ao descrever o subgênero *A. (Glyptochlora)* chama a atenção para a semelhança morfológica com *A. (Glyptobasia)*. De fato, os dois táxons são muito semelhantes morfológicamente, porém quando estudados detalhadamente, as espécies previamente alocadas em *A. (Glyptochlora)*, clado 6 são derivadas e possuem diferenças consideráveis:

1. Cabeça, em vista frontal, com coloração heterogênea entre a porção superior e inferior [0.1];
2. Carena dorsal do pronoto, com a superfície em comparação ao nível do lobo pronotal, com degrau bem definido [33.2];
3. Mesoscuto, na margem anterior, com lamela projetada sobre o pronoto [34.1];
4. Mesoscuto, em vista lateral, com a superfície elevada em comparação à linha parapsidial [39.1];
5. Metanoto com junção entre os pontos formando carenas [49.1];
6. Metanoto com diâmetro da pontuação igual ao do escutelo: [51.0];
7. Sulco mesepisternal com a superfície trabeculada [58.0];
8. Mesepisterno, posterior ao sulco mesepisternal, com pontuação foveolada [59.2];
9. Mesepisterno, anterior ao sulco precoxal, lamelado [60.1];
10. Mesepisterno em vista ventral, com superfície do signo elevada em comparação à superfície do mesepisterno: [62.1];
11. T1-2 com vibrissas ausentes [71.0];
12. Tergos com depressão marginal ausente [73.0];
13. T1, na superfície póstero-lateral, com área elevada de pontuação contígua [74.1];

Interessante ressaltar que a diversidade de espécies nesta linhagem é baixa quando comparada a outras linhagens. Após a análise, quatro espécies válidas são reconhecidas para o clado que contém os dois subgêneros:

1. *A. (Glyptobassia) bertonii* (Schrottky, 1909).
2. *A. (Glyptobasia) chloera* (Moure, 1940).
3. *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879).
4. *A. (Glyptochlora) refulgens* (Smith, 1861).

Além das quatro espécies acima, as duas espécies representadas na análise foram determinadas como novas: *A. sp.n.1* e *A. aff. ornata* e posteriormente serão descritas.

Monofilia de *Augochloropsis s. str.*

O clado 5 composto por *Augochloropsis s.str* é sustentado por seis mudanças únicas de estado e sete homoplásticas — convergências e paralelismos (Figura 7-8). Suas espécies podem ser reconhecidas pelos seguintes atributos:

1. Área supraclipeal no terço apical com degrau bem definido na sua superfície [14.2];
2. * F5-F11 mais largos do que longos [17.0];
3. Área basal do metaposnoto predominantemente com a superfície carenada da base até o terço apical, posteriormente com a superfície microreticulada [53.3];
4. Sulco mesepisternal com a superfície trabeculada [58.0];
5. Mesepisterno posterior ao sulco mesepisternal com pontuação elevada [59.0];
6. T1 na área posterior marginal com a superfície predominantemente lisa [67.0];
7. T2 na área posterior marginal com pontuação esparsa [76.0];
8. T1-2 na área posterior marginal com integumento expandido [78.1];
9. * T7 medianamente com recorte no grádulo [82.1];
10. *E4 na expansão lateral com pilosidade curta [93.0];
11. *E4 com cerdas longas anteriores à expansão lateral presente [94.1];
12. * E6 com abas pós-gradulares [98.1];
13. *Gonóstilo no ápice, em vista ventral, com fileira de cerdas modificadas [101.1];

As fêmeas de *Augochloropsis s.str* eram diagnosticadas com base apenas em um caráter do metaposnoto (Eickwort 1969; Engel 2000; Michener 2000, 2007). Este caráter foi reinterpretado [53.3] e, em conjunto com outros caracteres acima, definem as fêmeas do grupo. Já os machos eram definidos por caracteres dos esternos que geralmente estão ocultos

por outros esternos e dificulta a identificação do subgênero. Da mesma forma agora é possível identificar os machos não somente pelos esternos.

No clado 7 (Figura 8) há dois grupos de espécies bem definidos, ((*A. cyclis* + *A. cfr. atropos*) (*A. callichroa* (*A. vivax* (*A. charapina* + *A. auriventris*))))). As espécies, *A. cyclis* e *A. atropos* foram alocadas em *A. (Glyptochlora)* por Moure & Hurd (1987) e Engel (2000). Porém, os resultados da análise demonstram que estas espécies fazem parte da linhagem de *Augochloropsis s.str.* As duas espécies possuem como sinapomorfia a coloração contrastante de T3-5 em comparação aos anteriores [81.1]. Entretanto, os machos deste grupo são desconhecidos.

Outro grupo de espécies definido é o clado 9 que contém as espécies: *A. vivax*, *A. charapina* e *A. auriventris*. Estas espécies apresentam como característica exclusiva e compartilhada o integumento enegrecido na região central do mesoscuto entre as linhas parapsidiais em contraste com integumento brilhante nas laterais [26.1].

Além dos grupos acima é possível que ao inserir novos terminais de *Augochloropsis s.str.* na análise, espécies como *A. ignita* e *A. wallacei* façam parte de outro agrupamento assim como *A. callichroa*.

Monofilia de *Paraugochloropsis*

A monofilia de *A. (Paraugochloropsis)*, clado 3 é sustentada por uma mudança única e duas homoplasias (Figuras 7-8) listadas abaixo:

1. *Clípeo no ápice com mácula ausente [12.0];
2. T3 na área posterior marginal, em vista dorsal com pubescência densa [80.1];
3. *E4, na margem póstero-central, com projeção longa [87.1];

A. (Paraugochloropsis) é o grupo mais diverso de *Augochloropsis*. A topologia dos cladogramas com pesagem igual (Figura 7) e implícita (Figura 8) são as mesmas para os grupos mais basais, no entanto a análise com pesagem implícita definiu duas linhagens mais apicais. A maioria dos agrupamentos formados é suportado por homoplasias. O primeiro grupo formado separou o clado 10 (*A. cfr. terrestris* + *A. anonyma*) das demais espécies de *A. (Paraugochloropsis)* — clado 11. O clado 10 é suportado por quatro características homoplásticas [10.2, 66.1, 69.0, 77.0] e por duas sinapomorfias na área basal do metaposnoto

que apresenta a superfície completamente carenada [53.5] e com margens apicais fortemente arqueadas [56.4].

O restante das espécies amostradas de *A. (Paraugochloropsis)*, incluídas no clado 11 é suportado por dois estados homoplásticos [14.0, 20.2] e duas sinapomorfias relacionadas aos esternos: E4 com o ápice em espátula [95.1] e E6 na margem póstero-central com recorte curto [99.0].

O clado 12 inclui *A. electra* e *A. aff. electra* sendo suportado pela tégula com a superfície rebaixada [45.1] e o propódeo na região posterior com pontuação esparsa [57.0].

O clado 13 é composto pelo restante das espécies de *A. (Paraugochloropsis)* amostradas na análise sendo suportado pelas fimbrias curtas no processo distal do labro [8.0] e pela pontuação densa no T2 [75.0].

O clado 14 é formado por *A. crassiceps* e *A. euterpe* sendo sustentado pela curta expansão lateral do esterno 4 [91.1] e a margem posterior do esterno 5 fortemente emarginada [97.3].

O clado 15 presente apenas na análise com pesagem implícita (Figura 8) divide *A. (Paraugochloropsis)* em duas grandes linhagens: clado 16 e 17.

O clado 16 é suportado pela superfície convexa da área supraclipeal [14.1], pelo fêmur posterior com integumento brilhante [66.1] e pelas grossas vibrissas dos tergos basais [72.0]. O clado 16 apresenta dois subgrupos, os clados 18 e 19.

O clado 18 (*A. anisitsi* + *A. iris*) é sustentado pelo formato fusiforme do escapo nos machos [15.1]. O clado 19, contendo (*A. smithiana* ((*A. aurifluens* + *A. sparsilis*) (*A. imperialis* (*A. cupreola* + *A. metallica*)))), é suportado pelo processo distal do labro fortemente recortado nos machos [7.0] e pela micropontuação do mesoscuto [42.2].

O clado 17 subdivide-se nos clados 20 e 21, sendo suportado pela pontuação grossa do escutelo [46.1].

O clado 20 é formado por (*A. cleopatra* (*A. heterochroa* + *A. sumptuosa*)), sendo sustentado pela expansão média do vértice [20.1] e pela expansão da carena dorsal do pronoto até o lobo pronotal [28.1].

O clado 21 é sustentado por características relacionadas à pontuação do mesoscuto [35.1, 36.0, 37.0] podendo ser dividido nos clados 22 e 23. O clado 22 — (*A. liopelte* + *A.*

hipsipyle) é mantido pela pontuação esparsa no escutelo [46.0], pelo formato da área basal do metaposnoto [56.0] e por apresentar integumento liso na área posterior marginal de T2 [77.0].

Já o clado 23 inclui (*A. tupacamaru* (*A. hebescens* (*A. cyanea* (*A. pentheres* + *A. sp.* 10)), sendo suportado por caracteres relacionados ao processo distal do labro: curto, recortado fortemente na metade apical e com fímbrias longas [6.0, 7.0, 8.1], bem como pelo clipeo microreticulado [10.1], área supraclipeal convexa no terço apical [14.1] e pela área basal do metaposnoto microreticulada [53.2].

As fêmeas de *A. (Pauraugochloropsis)* eram diferenciadas somente pela área basal do metaposnoto que poderia ser lisa, granulosa ou com rugas irregulares na superfície (Eickwort 1969; Engel 2000; Michener 2000, 2007). No que concerne a este caráter ele apresenta uma grande variação de estados em relação à complexidade do caráter [53.0,1, 2, 5, 6, 8], Tabela 4. Porém, ele continua a ser um bom caráter para identificar as fêmeas de *A. (Pauraugochloropsis)*. Um novo caráter que auxilia na identificação das fêmeas da linhagem é a pilosidade densa do tergo 3 [80.1]. Quanto aos machos, às características assinaladas como diagnósticas seriam: 1) processo distal do labro arredondado [7.1]; 2) T7 com grádulo não recortado [82.0]; 3) E4 na margem póstero-central com projeção longa [87.1]; 4) E5 com a margem apical sem recorte [96.0]; 5) E6 sem abas pós-gradulares [98.0]; 6) E7 com processo médio truncado ou fortemente arredondado posteriormente (não analisado), 7) gonóstilo em vista ventral no ápice com cerdas não modificadas [101.0]; 8) Válvula do pênis com lamela alta [103.1] (Eickwort 1969; Engel 2000; Michener 2000, 2007). Em referência ao processo distal do labro arredondado [7.1], ele não é um bom caráter para definir a linhagem, pois algumas espécies analisadas da linhagem (*A. terrestris*, *A. smithiana*, *A. aurifluens*, *A. cupreola*, *A. sp.* 10 e *A. tupacamaru*) apresentam o processo distal do labro fortemente recortado na metade apical [7.0], tabela 4. Os estados de caracteres [82.0, 87.1, 96.0, 98.0, 101.0, 103.1] estão presentes em todas as espécies de *A. (Pauraugochloropsis)* cuja observação foi possível, o que indica que estas características ajudam a diagnosticar o grupo. Outros atributos que ajudam a definir os machos do grupo e que foram descobertos durante o presente estudo são: ausência de mácula no clipeo [12.0] e margem posterior do E4 com projeção central longa [87.1].

4. CONCLUSÃO

O estudo morfológico das abelhas do gênero *Augochloropsis* demonstrou que a morfologia continua sendo importante para a avaliação das relações filogenéticas e descoberta de novos caracteres para a ciência. A análise morfológica permitiu o reconhecimento de novos caracteres que ajudaram na definição das linhagens do gênero. Já a análise cladística mostrou que *Augochloropsis* é um grupo monofilético, irmão de (*Caenaugochlora* + *Pseudaugochlora*), sendo porém importante incluir novos terminais no grupo externo e reavaliar as relações filogenéticas de *Augochloropsis* com outros gêneros de Augochlorini. As análises também demonstraram a monofilia dos subgêneros: *Augochloropsis* s.str., *A. (Paraugochloropsis)* e *A. (Glyptochlora)* e a parafilia de *Augochloropsis (Glyptobasia)*. A análise com pesagem implícita agrupou melhor as linhagens de *A. (Paraugochloropsis)* do que a análise como pesos iguais e as análises conduzidas com os algoritmos tradicionais e as novas tecnologias de busca resultaram em cladogramas com a mesma topologia. A partir da definição das linhagens e o conjunto de caracteres que as definem será possível iniciar a revisão taxonômica de *Augochloropsis*. Desta maneira, estudos taxonômicos devem ser conduzidos e fundamentados a partir desta análise cladística, através da inserção de novos terminais nas linhagens de interesse. Sendo assim, será possível revisar a taxonomia de forma gradual e permitir que no futuro as espécies do gênero possam ser identificadas de forma correta.

Os caracteres morfológicos obtidos no estudo sugerem que as análises filogenéticas baseadas na morfologia dos Augochlorini não devem ser abandonadas, pois na medida que novos estudos morfológicos são feitos (Gonçalves & Melo 2012; Gonçalves 2010) novas informações são geradas e acumuladas a respeito da monofilia das linhagens e das características morfológicas que sustentam de forma não-ambígua os respectivos clados. Da mesma forma, os estudos de revisão taxonômica deveriam incorporar os métodos filogenéticos para avaliar e entender a distribuição dos caracteres, assim como suas relações com as espécies terminais.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida, E.A.B. (2008) Revision of the Brazilian species of *Pseudaugochlora* Michener 1954 (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini). *Zootaxa*, 1679, 1–38.

- Andena, S.R., Bego, L.R. & Mechi, M.R. (2005) A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. *Revista Brasileira de Zoociências*, 7, 55–91.
- Antonini, Y. & Martins, R.P. (2003) The flowering-visiting bees at the Ecological Station of the Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, Brazil. *Neotropical Entomology*, 32, 565–575.
- Brady, S.G., Sipes, S., Pearson, A. & Danforth, B. N. (2006) Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 1643–1649.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304.
- Brothers, D.J. (1976) Modifications of the metapostnotum and origin of the ‘propodeal triangle’ in Hymenoptera Aculeata. *Systematic Entomology*, 1, 177–182.
- Cockerell, T.D.A. (1897) On the Mexican bees of the genus *Augochlora*. *The Canadian Entomologist*, 29, 4–6.
- Coelho, B.W.T. (2002) The biology of the primitively eusocial *Augochloropsis iris* (Schrottky, 1902) (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux*, 49, 181–190.
- Cure, J.R., Thiengo, M., Silveira, F.A. & Rocha, L.B. (1992) Levantamento da fauna de abelhas silvestres na “Zona da Mata” de Minas Gerais. III. Mata secundária na região de Viçosa (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 9, 223–239.
- Danforth, B.N., Brady, S.G., Sipes, S.D. & Pearson, A. (2004) Single-copy nuclear genes recover Cretaceous-age divergences in bees. *Systematic Biology*, 53, 309–326.
- Danforth, B.N., Eardley, C., Packer, L., Walker, K., Pauly, A., Randrianambinintsoa, F.J., Kenneth, W., Alain, P. & R, F.J. (2008) Phylogeny of Halictidae with an emphasis on endemic African Halictinae. *Apidologie*, 39, 86–101.
- Danforth, B.N. & Eickwort, G.C. (1997) Evolution of social behavior in the augochlorine sweat bees (Hymenoptera: Halictidae) based on a phylogenetic analysis of the genera. In: J. C. Choe and B. J. Crespi (Eds), *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 270–292.

- Eickwort, G.C. (1969) A comparative morphological study and generic revision of the Augochlorine bees (Hymenoptera: Halictidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 48, 325–524.
- Engel, M.S. (2000) Classification of the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera, Halictidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1–89.
- Engel, M.S. (2008) A new Andean species of *Augochloropsis* from Peru (Hymenoptera: Halictidae). *Sociobiology*, 52, 5–11.
- Franz, N.M. (2013) Anatomy of a cladistic analysis. *Cladistics*, 1–28. no prelo. DOI: 10.1111/cla.12042
- Gimenes, M.; Kajiwara, C.A.; Carmo, F.A. & Bego, L.R. (1991) Seasonal cycle and nests architecture of *Augochloropsis notophos* (Hymenoptera, Halictidae, Halictinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 35, 767–772.
- Goloboff, P.A. (1997) Self-weighted optimization: Tree searches and character state reconstructions under implied transformation costs. *Cladistics*, 13, 225–245.
- Goloboff, P. A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B, Ramirez, M.J. & Szumik, C.A. (2003) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19, 324–332.
- Goloboff, P. A., Carpenter, J.M., Arias, J.S. & Esquivel, D.R.M. (2008) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24, 758–773.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.
- Gonçalves, R.B. (2010) Phylogeny and revision of the Neotropical bee genus *Rhectomia* s.l. Moure (Hymenoptera, Apidae, Augochlorini). *Systematic Entomology*, 35, 90–117.
- Gonçalves, R.B. (2011) Filogenia molecular das abelhas Augochlorini (Hymenoptera, Apidae). Tese apresentada ao programa de pós-graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

- Gonçalves, R.B. & Melo, G.A.R. (2005) A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae s. l.) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenologia e fontes florais de alimento. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49, 557–571.
- Gonçalves, R.B. & Melo, G.A.R. (2012) Phylogeny and revision of the bee genus *Rhinocorynura* Schrottky (Hymenoptera, Apidae, Augochlorini), with comments on its female cephalic polymorphism. *Revista Brasileira de Entomologia*, 56, 29–46.
- Hall, B.K. (1994) Introduction. In: B. K. Hall (Ed), *Homology, The Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 65–100.
- Hall, B.K. (2007) Homoplasy and homology : Dichotomy or continuum. *Journal of Human Evolution* 52, 473–479.
- Hennig, W. (1966) *Phylogenetic Systematics*. University Illinois Press, Urbana. 280 pp.
- ICZN (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. 4ª edição. The International Trust for Zoological Nomenclature. London, 124 pp.
- Kluge, A.G. (1998) Sophisticated falsification and research cycles : Consequences for differential character weighting in phylogenetic systematics. *Zoologica Scripta*, 26, 349–360.
- Martins, A.C., Gonçalves, R.B. & Melo, G.A.R. (2013) Changes in wild bee fauna of a grassland in Brazil reveal negative effects associated with growing urbanization during the last 40 years. *Zoologia*, 30, 157–176.
- Michener, C.D. (1954) Bees of Panama. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 104, 1–176.
- Michener, C.D. (1979) Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66, 277–347.
- Michener, C.D. (2000) *The Bees of the world*, 1ª edição. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 913 pp.

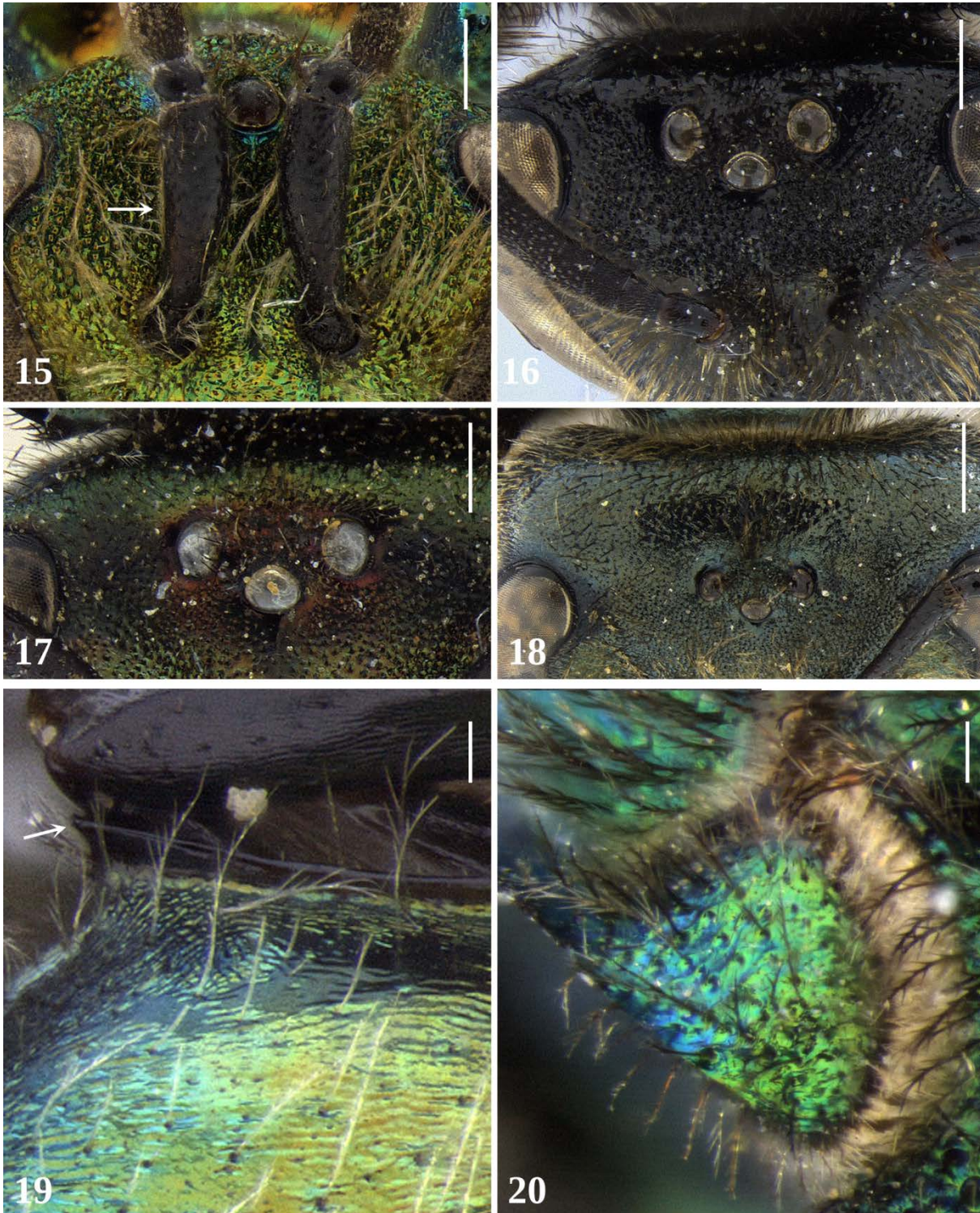
- Michener, C.D. (2007) *The Bees of the world*. 2ª edição. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 953 pp.
- Michener, C.D. & Seabra, C.AC. (1959) Observations on the behavior of Brazilian halictid bees, VI, Tropical species. *Journal of Kansas Entomological Society*, 32, 19–28.
- Michener, C.D. & Lange, R.B. (1959) Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea) IV. *Augochloropsis*, with notes on extralimital forms. *American Museum Novitates*, 1924, 1–42.
- Morrone, J. J. (2002) Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, 29, 149–152.
- Moure, J.S. (1940) I - Apoidea Neotropica. *Arquivos Zoologia (São Paulo)*, 2, 39–64.
- Moure, J.S. (1943) Notas sôbre abelhas da coleção Zikán (Hym. Apoidea). *Revista de Entomologia*, 14, 447–484.
- Moure, J. S. (1958) On the species of *Megalopta* described by F. Smith (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of New York Entomological Society*, 66, 179-190.
- Moure, J.S. (2007) Augochlorini Beebe, 1925. In: Moure, J.S., Urban, D. & Melo, G.A.R. (Eds) *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, pp. 759–823.
- Moure, J.S. & Hurd, P.D. (1987) *An Annotated Catalog of the Halictid Bees of the Western Hemisphere (Hymenoptera:Halictidae)*. Smithsonian Institution Press, Washington, Columbia, 405 pp.
- Müller, G.B. (2003) Homology: the evolution of morphological organization. In: Müller, G.B., Newman, S.A. (Eds.), *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 51–69.
- Nelson, G. (1994) Homolgy and systematics. In: B. K. Hall (Ed), *Homology, The Hierarchical Basis of Comaprative Biology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 65–100.

- Nixon, K.C. (2002). Winclada, versão 1.45. Disponibilizado pelo autor.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (2012) On homology. *Cladistics*, 28, 160–169.
- Patterson, C. (1982) Morphological Characters and Homology. In: K. A. Joysey and A. E. Friday (Eds), *Systematics Association Special Volume 21: "Problems of Phylogenetic Reconstruction."* Academic Press, pp. 21–74.
- Poe, S. & Wiens, J.J. (2000) Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. In: J. J. Wiens (Ed), *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 220.
- Rieppel, O. (1994). Homology, topology, and typology: The history of modern debates. In: B. K. Hall (Ed), *Homology, The Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 65–100.
- Rieppel, O. & Kearney, M. (2002) Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 59–82.
- Rieppel, O. & Kearney, M. (2007) The poverty of taxonomic characters. *Biology & Philosophy*, 22, 95–113.
- Sakagami, S.F. & Moure, J.S. (1965) Cephalic polymorphism in some Neotropical Halictine bees (Hymenoptera - Apoidea). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 37, 303–313.
- Schindwein, C. & Wittmann, D. (1995) Specialized solitary bees as effective pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya*, 13, 25–34.
- Scholtz, G. (2010) Deconstructing morphology. *Acta Zoologica*, 91, 44–63.
- Schrottky, C. (1906) Neue und wenig bekannte südamerikanische Bienen. *Zeitschrift für Systematische Hymenopterologie und Dipterologie*, 6, 305–316.
- Schuh, R.T. & Brower, A.V.Z. (2009) *Biological systematics principles and applications*. 2ª edição, Cornell University Press, Ithaca, 311pp.

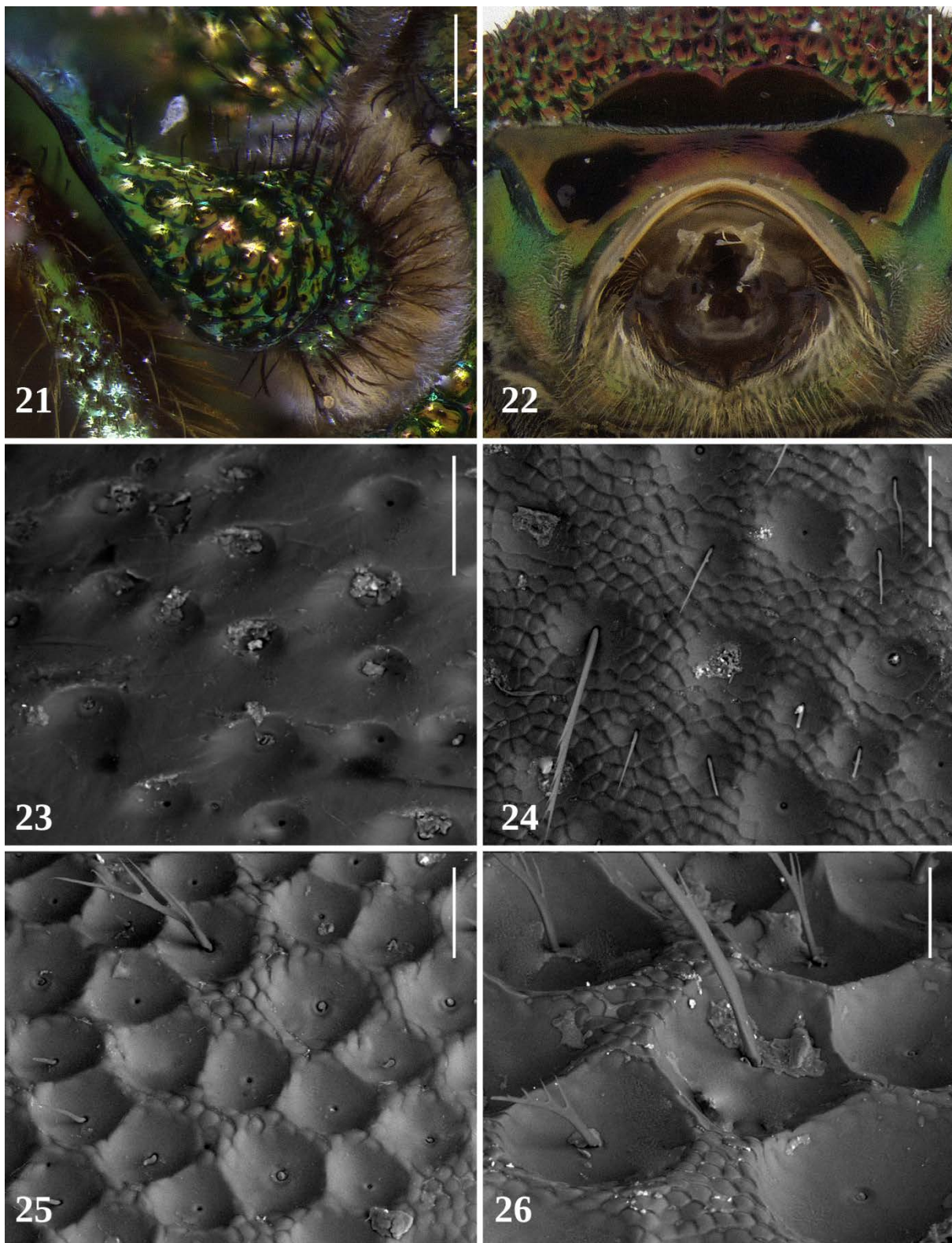
- Sereno, P.C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565–587.
- Sereno, P.C. (2009) Comparative cladistics. *Cladistics*, 25, 624–659.
- Singer, R.B. & Cocucci, A.A. (1999) Pollination mechanism in southern Brazilian orchids which are exclusively or mainly pollinated by halictid bees. *Plant Systematics and Evolution*, 217, 101–117.
- Steiner, J., Harter-Marques, B., Zillikens, A. & Feja, A.P. (2006) Bees of Santa Catarina Island, Brazil—a first survey and checklist (Insecta: Apoidea). *Zootaxa*, 1220, 1–18.
- Strong, E.E. & Lipscomb, D. (1999) Character coding and inapplicable data. *Cladistics*, 15, 363–371.
- Thomazini, M.J. & Thomazini, A.P.B.W. (2002) Diversidade de abelhas (Hymenoptera : Apoidea) em inflorescências de *Piper hispidinervum* (C .DC.). *Neotropical Entomology*, 31, 27–34.
- Tierney, S.M., Sanjur, O., Grajales, G.G., Santos, L.M., Bermingham, E. & Wcislo, W.T. (2012) Photic niche invasions: phylogenetic history of the dim-light foraging augochlorine bees (Halictidae). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 279, 794–803.
- Vieira, M.F. & Lima, A.D.S. (1997) Pollination of *Echinodorus grandiflorus* (Alismataceae). *Aquatic Botany*, 58, 89–98.
- West-Eberhard, M. (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, 794 pp.
- Wilkinson, M. (1995) A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*, 11, 297–308.
- Winther, R.G. (2009) Character analysis in cladistics: abstraction, reification, and the search for objectivity. *Acta biotheoretica*, 57, 129–62.



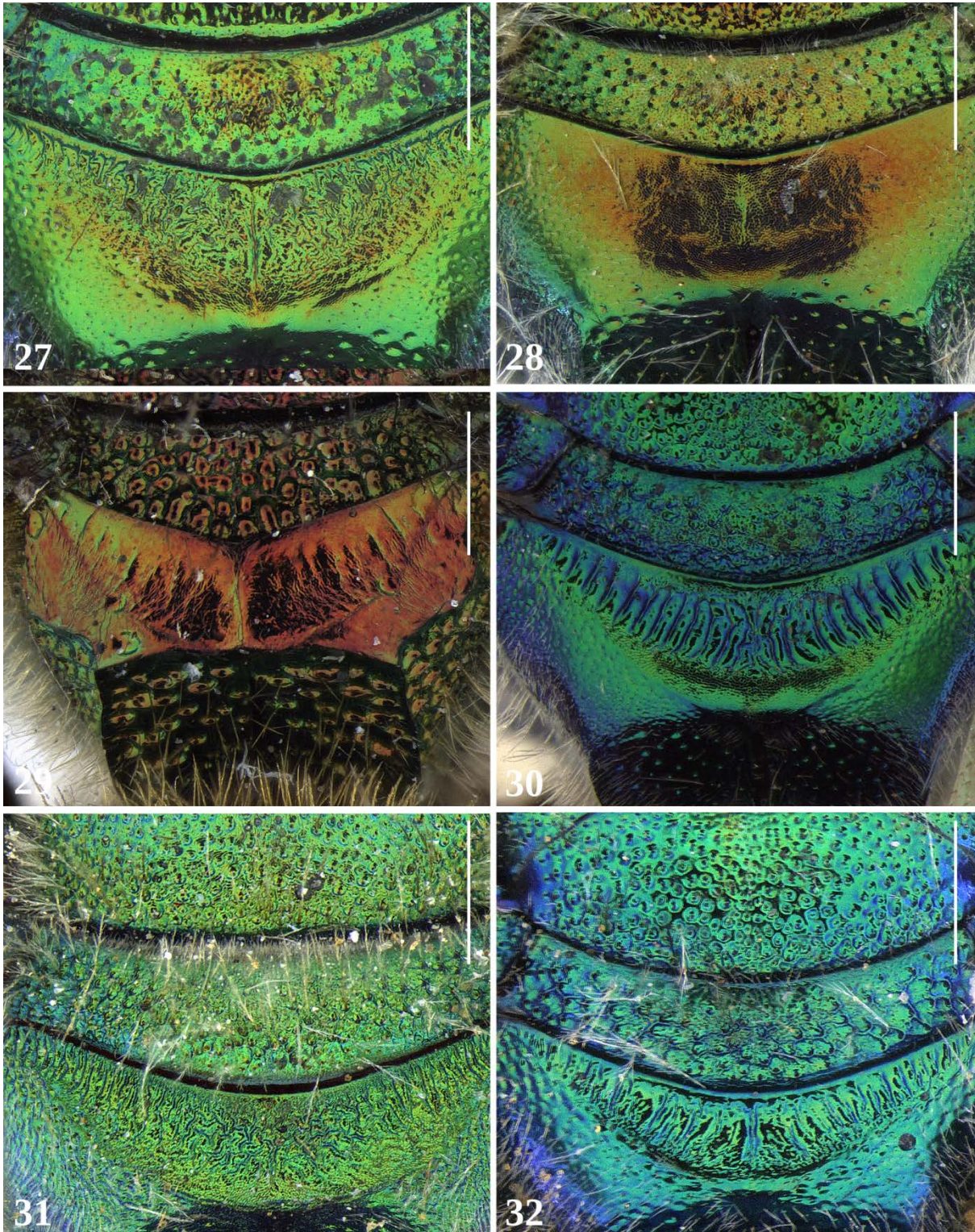
Figuras 9-14. Figuras 9-10: Vista frontal do labro. (9) A. (*Paraugochloropsis*) *smithiana* (Cockerell, 1900). (10) A. (*Augochloropsis*) *callichroa* (Cockerell, 1900). Figuras 11-12: Vista frontal dos flagelômeros (11) A. (*Augochloropsis*) *wallacei* (Cockerell, 1900). (12) A. (*Paraugochloropsis*) *tupacamaru* (Holmberg, 1884). Figuras 13-14: Vista lateral da área supraclipeal. (13) A. (*Paraugochloropsis*) *aff. electra* (Smith, 1853). (14) A. (*Augochloropsis*) *wallacei* (Cockerell, 1900). Escalas: figuras 9-12 = 0,1 mm; figuras 13-14 = 0,01 mm75



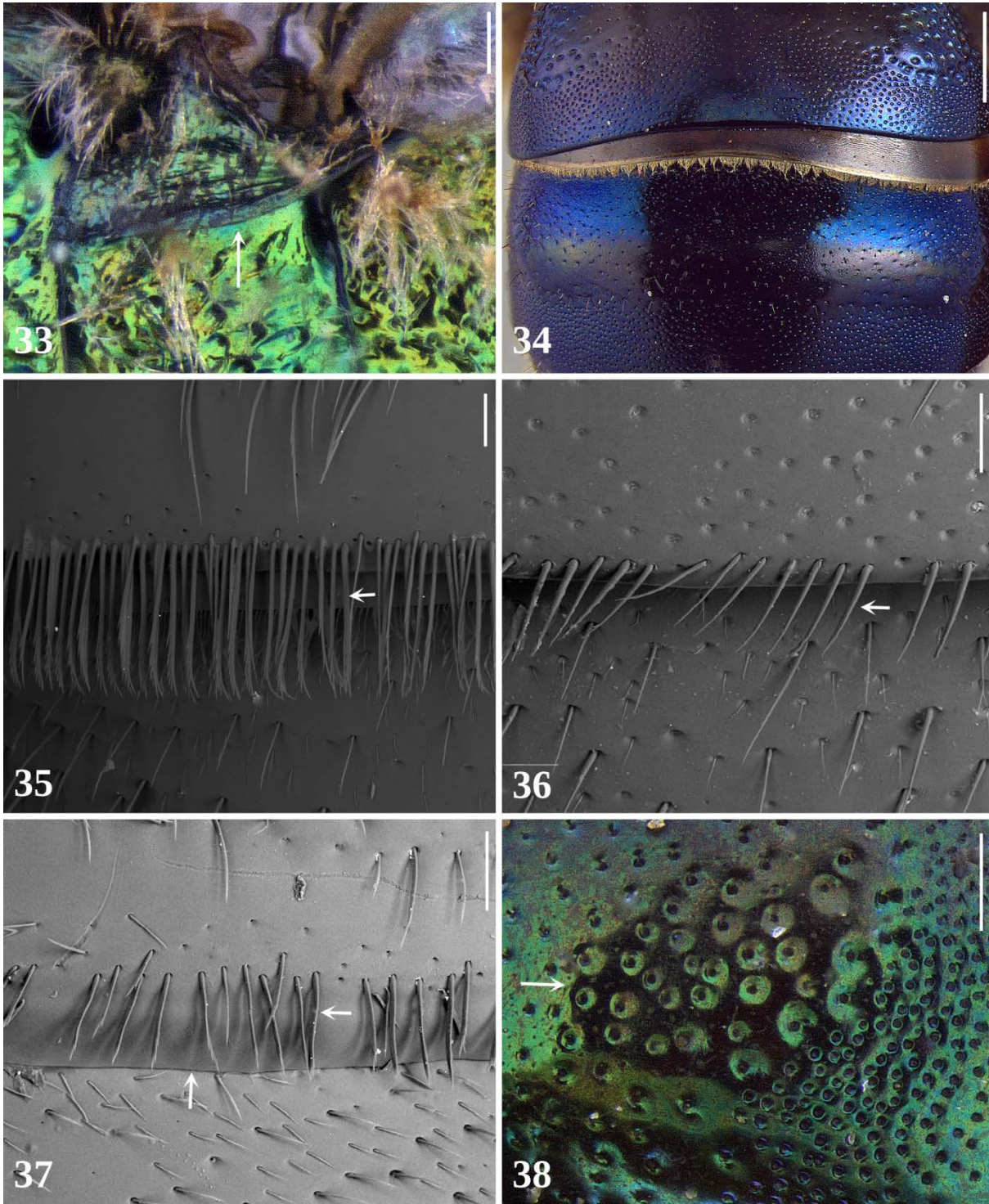
Figuras 15-20. (15) Vista frontal do escapo de *A. (Paraugochloropsis) imperialis* (Vachal, 1903). Escala 0,1mm. Figuras 16-18: Vista dorsal do vértice. (16) *A. (Augochloropsis) cyclis* (Vachal, 1903). (17) *A. (Paraugochloropsis) hebescens* (Smith, 1879). (18) *A. (Paraugochloropsis) aff. electra* (Smith, 1853). (19) Vista lateral da pós-gena de *A. (Augochloropsis) aff. charapina* (Cockerell, 1913). (20) Vista lateral do lobo pronotal de *A. (Paraugochloropsis) sparsilis* (Vachal, 1903). Escalas: figuras 15-18 = 0,1 mm; figuras 19-20 = 0,01 mm.



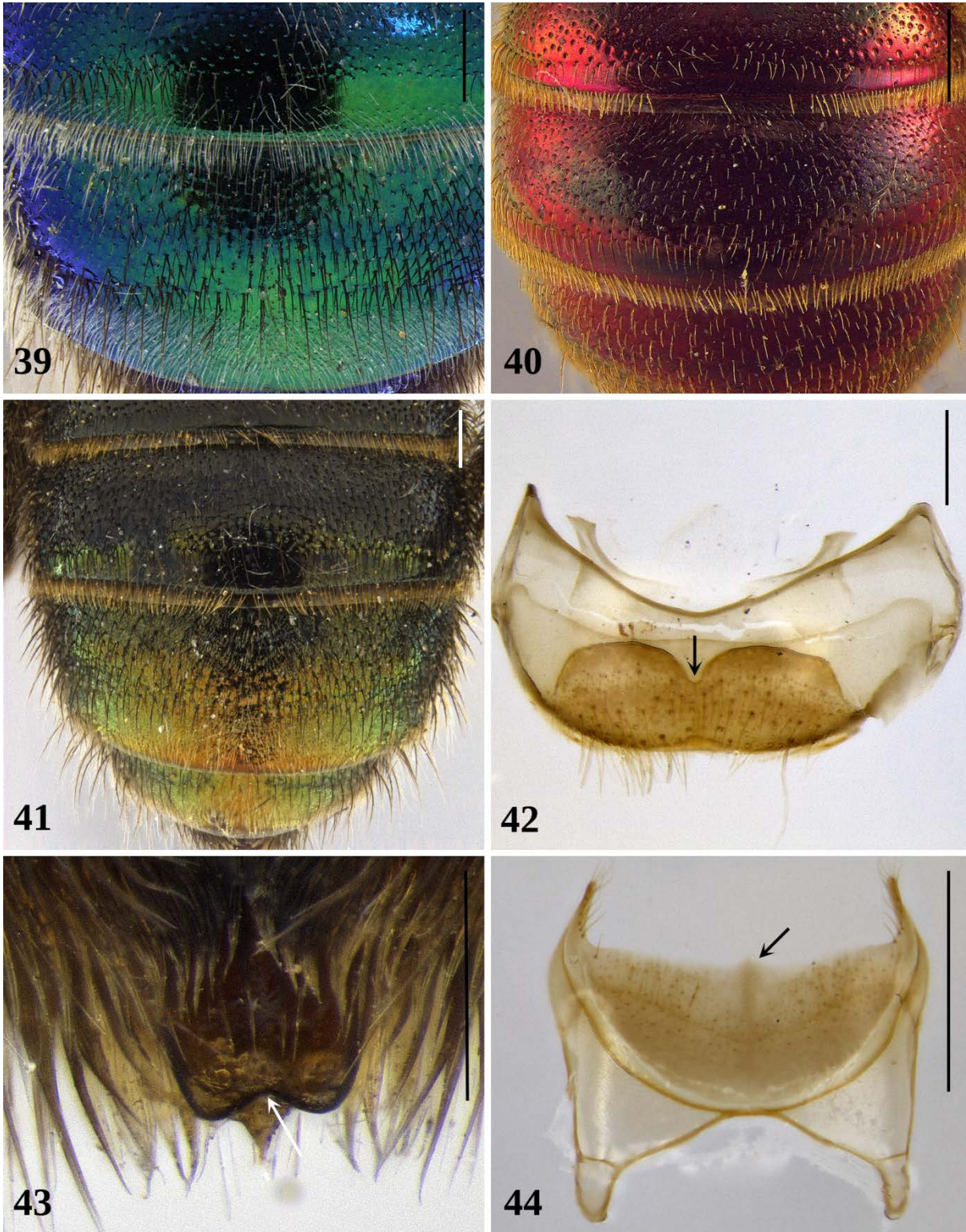
Figuras 21-26. (21) Vista lateral do lobo pronotal de *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). (22) Vista frontal do pronoto e mesoscuto de *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). Figuras 23-26: Vista dorsal do mesoscuto. (23) *A. (Augochloropsis) callichroa* (Cockerell, 1900). (24) *A. (Paraugochloropsis) hebescens* (Smith, 1879). (25) *A. (Paraugochloropsis) cupreola* (Cockerell, 1900). (26) *A. (Glyptobasia) bertonii* (Schrottky, 1909). Escalas: figuras 21-22 = 0,1 m; figuras 23-26 = 50 μ m.



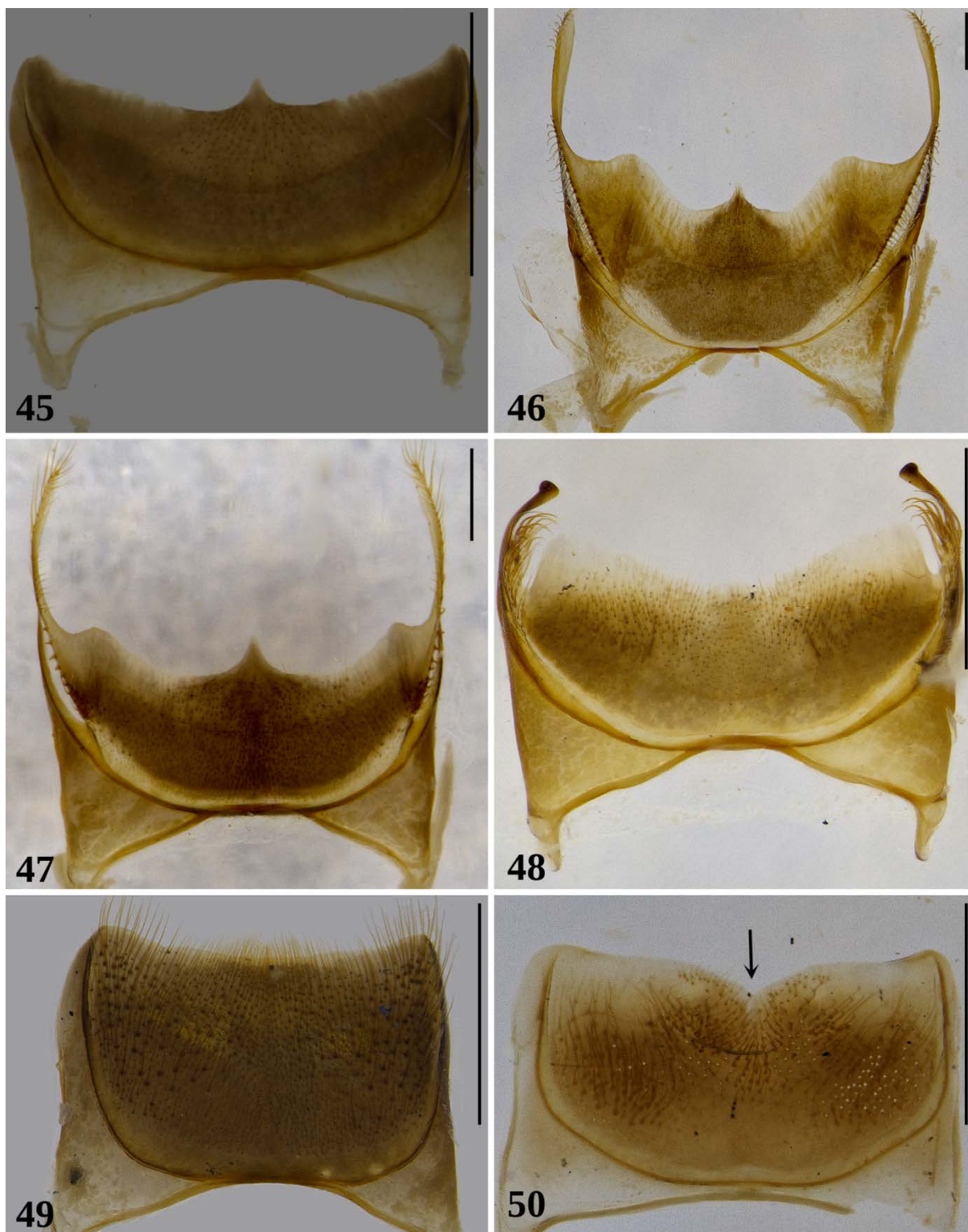
Figuras 27-32. Vista dorsal da área basal do metaposnoto. (27) A. (*Paraugochloropsis*) *smthiana* (Cockerell, 1900). (28) A. (*Paraugochloropsis*) *tupacamaru* (Holmberg, 1884). (29) A. (*Glyptochlora*) *ornata* (Smith, 1879). (30) A. (*Augochloropsis*) *wallacei* (Cockerell, 1900). (31) A. (*Paraugochloropsis*) *sumptuosa* (Smith, 1853). (32) A. (*Paraugochloropsis*) *terrestris* (Vachal, 1903). Escala = 0,1 mm.



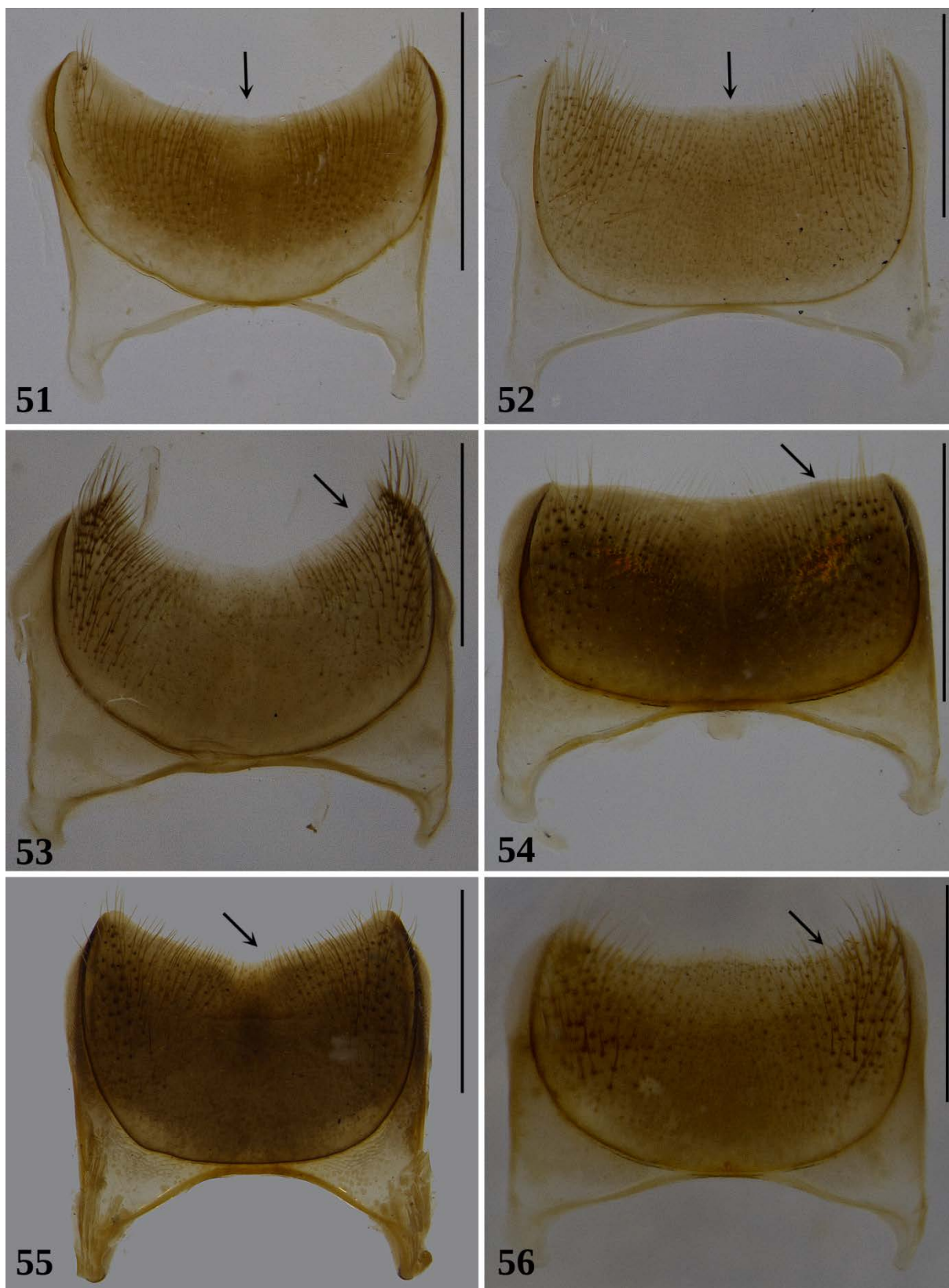
Figuras 33-38. (33) Vista lateral do metepisterno de *A. (Paraugochloropsis) imperialis* (Vachal, 1903). (34) Vista dorsal do T1-T2 de *A. (Glyptochlora) aff. ornata* (Smith, 1879). Figuras 35-37: Vista dorsal do T1-T2. (35) *A. (Paraugochloropsis) aurifluens* (Vachal, 1903). (36) *A. (Glyptobasia) bertonii* (Schrottky, 1909). (37) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). (38) Vista lateral do T1 de *A. (Glyptochlora) ornata* (Smith, 1879). Escalas: figuras 33-34, 38 = 0,1 m; figuras 35-37 = 100 μ m.



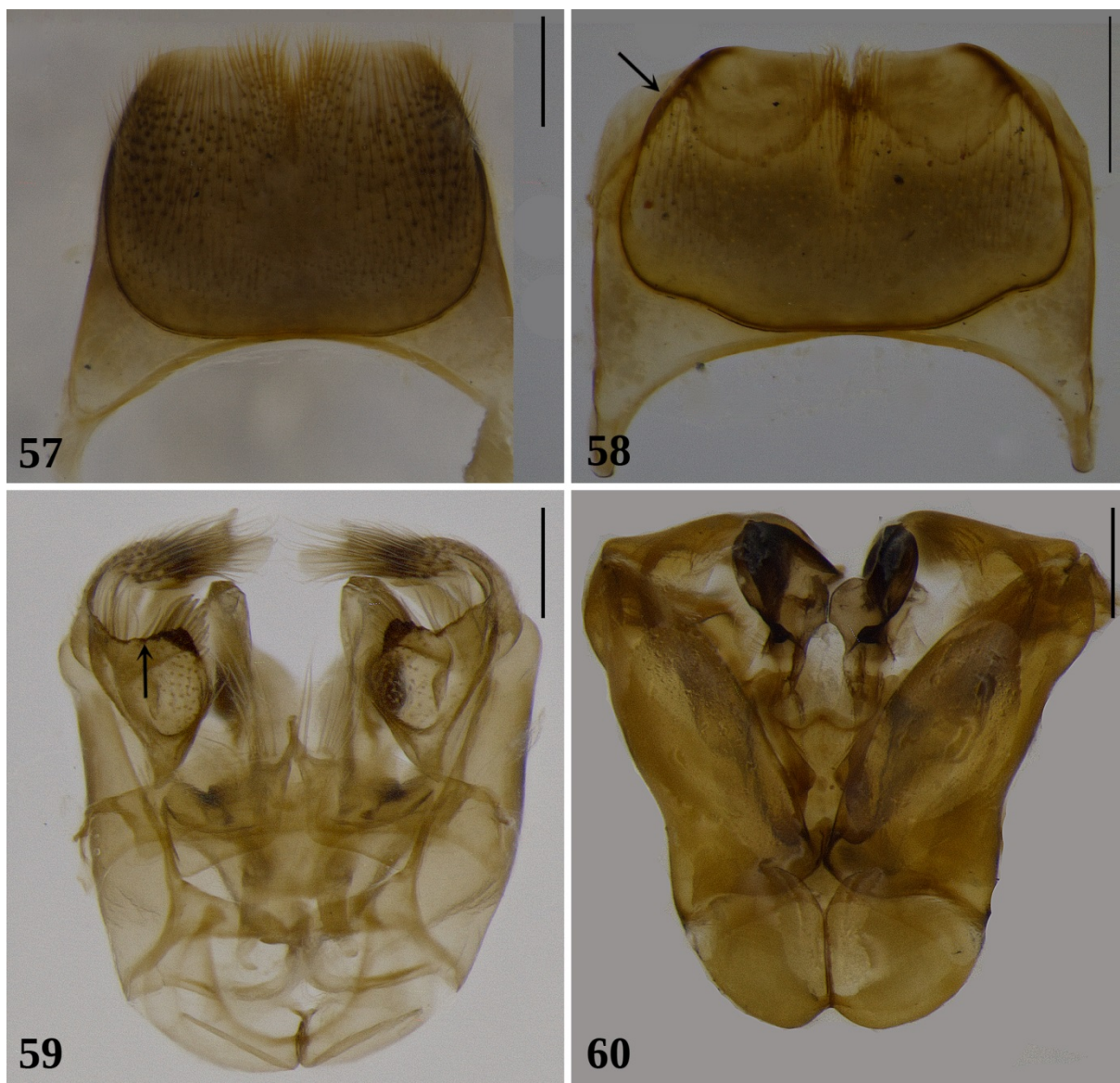
Figuras 39-44. Figuras 39-41: Metassoma de *Augochloropsis*. Vista dorsal dos tergos. (39) T2-3 de *A. (Paraugochloropsis) cleopatra* (Schrottky, 1902). (40) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). (41) *A. (Augochloropsis) cyclis* (Vachal, 1903). (42) Vista dorsal do T7 em *A. (Augochloropsis) callichroa* (Cockerell, 1900). (43) Placa pigidial de *A. (Paraugochloropsis) smtihiana* (Cockerell, 1900). (44) Vista ventral de E4 de *A. (Augochloropsis) vivax* (Smith, 1879). Escalas = 0,1 mm, exceto figura 41 = 1 mm80



Figuras 45-50. Figuras 45-48: Vista ventral do E4 de *Augochloropsis*. (45) A. (*Glyptobasia*) *chloera* (Moure, 1940). (46) A. (*Paraugochloropsis*) *imperialis* (Vachal, 1903). (47) A. (*Paraugochloropsis*) *aff. electra* (Smith, 1853). (48) A. (*Augochloropsis*) *wallacei* (Cockerell, 1900). Figuras 49-50: Vista ventral do E5 de *Augochloropsis*. (49) A. (*Paraugochloropsis*) *aff. electra*. (50) A. (*Augochloropsis*) *callichroa* (Cockerell, 1900).



Figuras 51-56. Vista ventral do E5 de *Augochloropsis*. (51) A. (*Glyptobasia*) *chloera* (Moure, 1940). (52) A. (*Paraugochloropsis*) *liopelte* (Moure, 1940). (53) A. (*Paraugochloropsis*) *crassiceps* Moure, 1947. (54) A. (*Glyptobasia*) *chloera* (Moure, 1940). (55) A. (*Paraugochloropsis*) *imperialis* (Vachal, 1903). (56) A. (*Paraugochloropsis*) *sparsilis* (Vachal, 1903).



Figuras 57-60. Figuras 57-58: vista ventral do E6 de *Augochloropsis*. (57) *A. (Paraugochloropsis) electra* (Smith, 1853). (58) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900). Figuras 59-60, genitália em vista dorsal (59) *A. (Paraugochloropsis) aff. electra* (Smith, 1853). (60) *A. (Augochloropsis) wallacei* (Cockerell, 1900).