

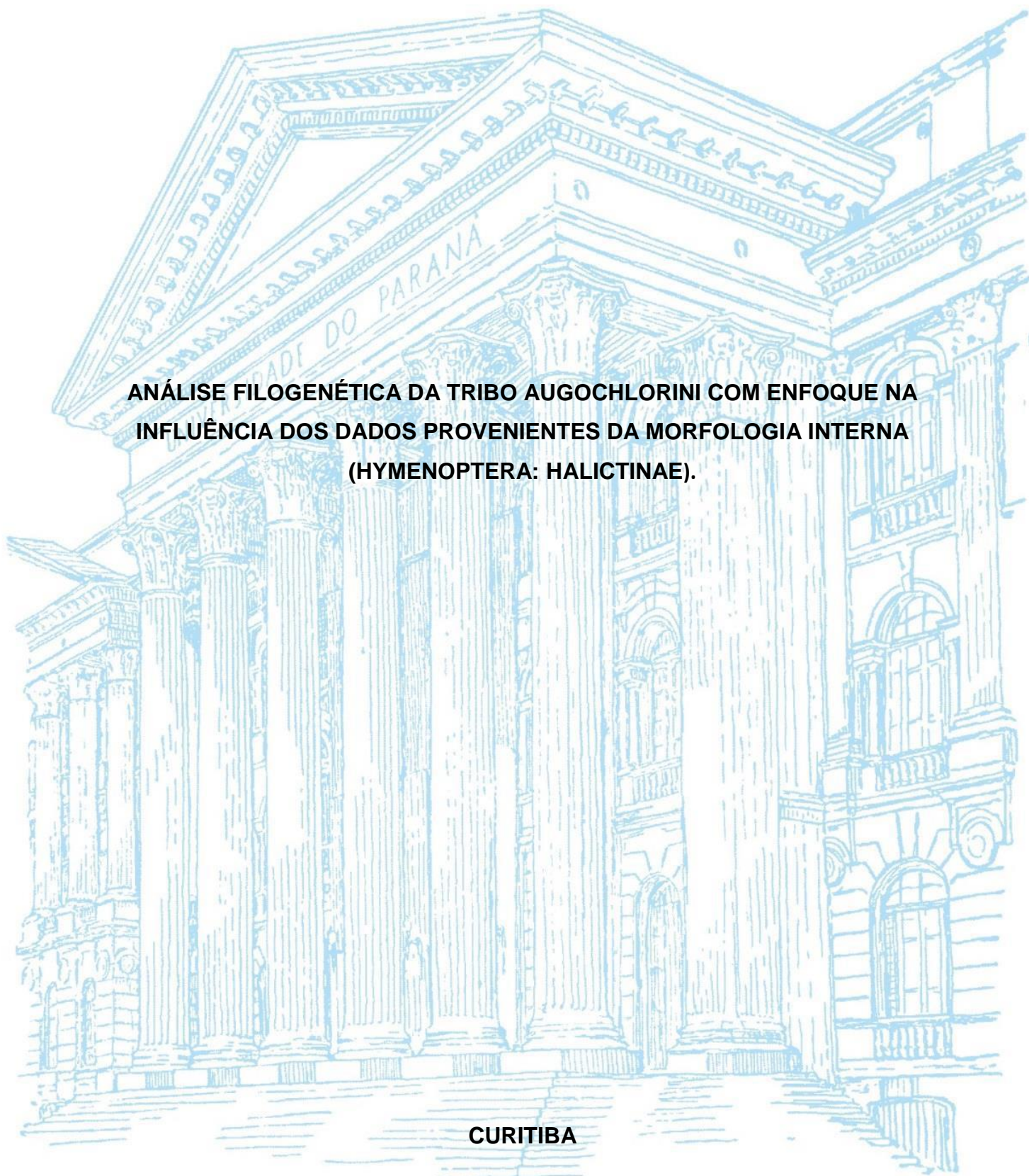
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ODAIR MILIONI DE MEIRA

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DA TRIBO AUGOCHLORINI COM ENFOQUE NA
INFLUÊNCIA DOS DADOS PROVENIENTES DA MORFOLOGIA INTERNA
(HYMENOPTERA: HALICTINAE).**

CURITIBA

2018



ODAIR MILIONI DE MEIRA

ANÁLISE FILOGENÉTICA DA TRIBO AUGOCHLORINI COM ENFOQUE NA
INFLUÊNCIA DOS DADOS PROVENIENTES DA MORFOLOGIA INTERNA
(HYMENOPTERA: HALICTINAE).

Monografia apresentada no Curso de Ciências Biológicas como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Barbosa Gonçalves.

CURITIBA

2018

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente ao professor Dr. Rodrigo Barbosa Gonçalves pela orientação e suporte na realização deste trabalho.

Aos meus colegas do Laboratório de Abelhas da UFPR pelo auxílio e companheirismo.

A todos os professores da UFPR que contribuíram para a minha formação.

A todos os que de alguma forma contribuíram neste trabalho.

À minha família pelo suporte e apoio.

RESUMO

Em Hymenoptera estudos focados total ou parcialmente em estruturas morfológicas internas se mostraram valiosos para reconstruções filogenéticas, todavia, o potencial filogenético dessas estruturas não foi amplamente explorado na tribo Augochlorini. Os estudos anteriores em Augochlorini utilizando somente na morfologia externa apresentaram um grande número de politomias e resultados incongruentes com aqueles baseados em dados moleculares. Desta forma, o objetivo principal deste trabalho é realizar uma análise de inferência filogenética desta tribo através da compilação de dados de morfologia interna e externa e, através da abordagem de suporte particionado de ramos, avaliar o potencial individual dos dados compilados como fontes de informação para o entendimento das relações filogenéticas desta tribo. O grupo de estudo é composto por espécies da tribo Augochlorini e, como grupo externo, foram utilizadas espécies pertencentes às tribos Halictini, Nomiini, Nomioidini e Rophitini, que junto com Augochlorini pertencem à subfamília Halictinae, e também de representantes das subfamílias Colletinae e Stenotritinae. No total foram estudados 83 terminais. Dados de morfologia externa, genitália masculina, e de morfologia interna dos escleritos da cabeça, mesossoma e metassoma foram obtidos e reanalisados para compor o conjunto de dados deste estudo em um total de 182 caracteres. Uma análise de parcimônia foi realizada gerando a filogenia morfológica mais detalhada para a tribo até então. A monofilia de Augochlorini e de Augochlorini + Halictini foi recuperada, assim como os grupos de espécies propostos anteriormente para a tribo Augochlorini e a topologia do grupo *Corynura*. Um novo posicionamento filogenético dentro da tribo é proposto para os clados *Augochloropsis* e *Temnosoma*. Os clados mais estáveis em nossas análises foram os grupos *Rhinocorynura*, *Augochloropsis*, *Temnosoma* e *Augochlora*. Utilizando medidas de Suporte de Bremer e Suporte Particionado de Bremer foi possível aferir a influência de cada partição de dados na topologia da árvore filogenética aqui proposta. Pode-se afirmar que os caracteres provenientes da morfologia interna da fêmea e da morfologia externa da fêmea e do macho são em geral congruentes no suporte positivo à filogenia proposta, ao passo que os caracteres provenientes da genitália masculina apresentam, em geral, valores de suporte negativos.

Palavras-chave: Halictinae. Morfologia Interna. Filogenia.

ABSTRACT

In Hymenoptera studies focused total or partially in internal morphological structures proved to be valuable for phylogenetic reconstructions, however the phylogenetic potential of these structures has been widely explored in the Augochlorini tribe. Previous studies in Augochlorini based only on external morphology showed a large number of polytomies and results incongruent with those based on molecular data. In this way, the main objective of this work is to perform a phylogenetic inference analysis of this tribe through the compilation of internal and external morphology data, and using data partitioning to evaluate the potential data partitions as reliable sources of information. The group studied is composed of species of the Augochlorini tribe, the internal group, and as an external group, species belonging to the tribes Halictini, Nomiini, Nomioidini and Rophitini, which together with Augochlorini belong to the subfamily Halictinae, and representatives of the subfamilies Colletinae and Stenotritinae, in a total of 83 terminals. Data from external morphology, male genitalia, and internal morphology of the sclerites of the head, mesosoma and metasoma were obtained and reanalyzed to compose the data set of this study in a total of 182 characters. A parsimony analysis was performed generating the most robust morphological phylogeny for the tribe. The monophyly of Augochlorini and Augochlorini + Halictini was recovered, as well as the groups of species previously proposed for the Augochlorini tribe and the topology of the *Corynura* group. A new phylogenetic position within the tribe is proposed for the *Augochloropsis* and *Temnosoma* clades. The most stable clades were the groups *Rhinocorynura*, *Augochloropsis*, *Temnosoma* and *Augochlora*. Using measures of Bremer Support and Partitioned Bremer Support it was possible to gauge the influence of each data partition in the topology of the phylogenetic tree proposed here. We can affirm that characters coming from the internal morphology of the female and the external morphology of the female and the male are congruent in the positive support to the proposed phylogeny, whereas the characters from the male genitalia have negative support values.

Key-words: Halictinae. Internal morphology. Phylogeny.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. ÁRVORE CONSENSO. GRUPO EXTERNO OMITIDO.....	19
FIGURA 2. ÁRVORE SUMÁRIO. GRUPO EXTERNO OMITIDO.....	20

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – TERMINAIS EMPREGADOS NAS ANÁLISES FILOGENÉTICAS.....	14
TABELA 2 – VISÃO GERAL DO PARTICIONAMENTO EMPREGADO NESTE ESTUDO INDICANDO AS PARTIÇÕES PROPOSTAS, O NÚMERO DE CARACTERES E O NÚMERO DE TERMINAIS PRESENTES EM CADA PARTIÇÃO.....	17
TABELA 3 – VALORES DE SUPORTE PARA OS RAMOS SELECIONADOS. SOMA DOS VALORES E DIVISÃO PELO NÚMERO DE CARACTERES DE CADA PARTIÇÃO.....	21

LISTA DE ABREVIATURAS

AB. – Partição do aparelho bucal da fêmea.

BS. – Suporte de Bremer.

CAB. – Partição de dados oriundos da cabeça.

Clado A. – O clado formado pelos grupos *Corynura* e *Chlerogella*.

Clado B. – O clado formado pelos grupos *Rhinocorynura*, *Augochloropsis*, *Megaloptidia*, *Neocorynura*, *Temnosoma*, *Augochlora* e *Megalopta*.

Clado C. – O clado formado pelos grupos *Augochloropsis*, *Megaloptidia*, *Neocorynura*, *Temnosoma*, *Augochlora* e *Megalopta*.

Clado D. – O clado formado pelos grupos *Augochloropsis* e *Megaloptidia*.

Clado E. – O clado formado pelos grupos *Neocorynura*, *Temnosoma*, *Augochlora* e *Megalopta*.

Clado F. – O clado formado pelos grupos *Temnosoma*, *Augochlora* e *Megalopta*.

EXT. – Partição de dados oriundos da morfologia externa.

F. – Partição de dados oriundos da fêmea.

FE. – Partição de dados da morfologia externa da fêmea.

FI. – Partição de dados da morfologia interna da fêmea.

HPBS. – Suporte Particionado de Bremer Oculto.

INT. – Partição de dados oriundos da morfologia Interna.

M. – Partição de dados oriundos do macho.

ME. – Partição de dados oriundos da morfologia externa do macho.

MES. – Partição de dados oriundos do mesossoma.

MET. – Partição de dados oriundos do metassoma.

MI. – Partição de dados oriundos da morfologia interna do macho.

PBS. – Suporte Particionado de Bremer.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
1.1	CONTEXTO E PROBLEMA.....	10
1.2	OBJETIVO.....	11
2	REVISÃO TEÓRICO-EMPÍRICA	12
3	METODOLOGIA	14
3.1	GRUPO DE ESTUDO.....	14
3.2	CONJUNTO DE DADOS.....	16
3.3	PARTICIONAMENTO DE DADOS.....	16
3.4	ANÁLISES E SUPORTE DE RAMO.....	17
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
4.1	ANÁLISE FILOGENÉTICA.....	19
4.2	SUPORTES DE RAMOS.....	22
5	CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES	25
	REFERÊNCIAS	25
	ANEXO 1 – LISTA DE CARACTERES UTILIZADOS	29
	ANEXO 2 – ÁRVORE CONSENSO ESTRITO PARA A TRIBO AUGOCHLORINI ...42	

1 INTRODUÇÃO

1.1 CONTEXTO E PROBLEMA

A tribo Augochlorini pertence à subfamília Halictinae, de acordo com Melo e Gonçalves (2005) uma das sete subfamílias da família Apidae. Estudos morfológicos e moleculares corroboram a monofilia desta tribo bem como sua proximidade filogenética da tribo Halictini (ALEXANDER E MICHENER, 1995; PESENKO, 1999, 2004; ENGEL, 2000; DANFORTH et al., 2004, 2008). Essa tribo é conhecida dentro dos Halictinae por geralmente apresentar coloração verde metálica brilhante, mas não limitada a essa, podendo exibir tons de azul, vermelho, castanho, alaranjado e, em alguns casos, uma coloração enegrecida, com um tênue brilho metálico (MICHENER, 2007; GONÇALVES, 2016). Augochlorini conta com ao menos 663 espécies descritas (GONÇALVES, 2016) com ampla distribuição na região Neotropical e notória diversidade na porção sul, porém não se limita a essa, uma ou mais espécies alcançam a América do Norte e espécies de três gêneros (*Augochlora*, *Augochlorella* e *Augochloropsis*) chegam ao sul do Canadá (GONÇALVES E MELO, 2005; MICHENER, 2007). As espécies de Augochlorini apresentam uma grande variedade de comportamentos incluindo espécies solitárias, semissociais e eussociais (DANFORTH E EICKWORT, 1997; MICHENER, 2007). Os indivíduos desta tribo são majoritariamente diurnos, porém existem espécies de hábito matutino, crepuscular e até mesmo noturno, o cleptoparasitismo também está presente e seu surgimento ocorreu em três oportunidades independentes (GONÇALVES, 2016), a nidificação ocorre primariamente no solo com algumas espécies nidificando em madeira apodrecida. Toda essa grande diversidade faz com que essa tribo seja um ótimo grupo para estudo de sua história natural e evolução (veja Michener, 2007 para uma revisão aprofundada sobre a biologia destes indivíduos).

Em análises filogenéticas das mais variadas linhagens de abelhas uma fonte de dados amplamente utilizada é a morfologia, no entanto esta se concentra nas estruturas externas dos indivíduos (MICHENER E FRASER, 1978; MICHENER, 1981, 1984, 1990; ROIG-ALSINA E MICHENER, 1993; ALEXANDER E MICHENER, 1995). Apenas alguns trabalhos utilizam morfologia interna de escleritos como fonte principal de dados (PACKER, 2003, 2004; CARDINAL E PACKER, 2007; PORTO et al., 2016a, 2016c; MEIRA E GONÇALVES, 2018) assim, a anatomia interna permanece sendo uma grande fonte de dados pouco explorada da história evolutiva (DEANS et al., 2012).

A análise filogenética mais robusta para Augochlorini até o momento foi apresentada por Gonçalves (2016), sendo que em seu estudo foram utilizados dados

moleculares e de morfologia externa apresentando uma ampla filogenia, além da proposição de oito grupos de gêneros, mas que resultou em um grande número de politomias na topologia baseada apenas em dados morfológicos. Diante disso, o autor indicou que a inclusão de outras fontes de dados como a morfologia interna poderia ajudar no entendimento destas relações. Recentemente, Meira e Gonçalves (2018) apresentaram um detalhado estudo acerca da morfologia dos elementos ventrais do mesossoma desta tribo indicando a existência de sinal filogenético nas suas estruturas internas e demonstrando assim a relevância destes dados para a filogenia da tribo. Desta forma a utilização de morfologia interna em estudos filogenéticos para a tribo Augochlorini, uma abordagem incipiente até então, aliada a demais fontes de dados como a morfologia externa pode ser determinante para auxiliar na elucidação das relações dentro deste clado.

1.2 OBJETIVO

O objetivo principal deste trabalho é realizar uma análise filogenética da tribo Augochlorini utilizando, além de dados de morfologia externa, dados provenientes da morfologia dos escleritos internos.

Os objetivos específicos são: (1) compilar e reanalisar as hipóteses de caracteres de morfologia externa e interna já propostos para a tribo, (2) realizar uma análise de inferência filogenética utilizando parcimônia para a tribo, e (3) avaliar a contribuição relativa de diferentes particionamentos e partições de dados no suporte dos resultados filogenéticos obtidos nas análises.

2 REVISÃO TEÓRICO-EMPÍRICA

As fronteiras dos estudos filogenéticos atuais em Hymenoptera estão em grandes grupos de dados aliados a novas tecnologias de obtenção e análise destes. Para dados moleculares, exemplos recentes vêm da filogenômica. Peters et al., (2017) analisou 3,256 genes codificantes de proteínas gerando uma filogenia para Hymenoptera e Branstetter et al., (2017) aplicou uma abordagem filogenômica que combinou elementos ultraconservados com sequenciamento de nova geração para estudar as relações entre as principais linhagens de Aculeata. Quanto a dados morfológicos Zimmermann e Vilhelmsen (2016) encontraram evidências derivadas da anatomia interna da cabeça que suportam uma nova hipótese para o grupo irmão de Aculeata.

O uso de estruturas internas na filogenia de abelhas já foi explorado por Michener (1944) que forneceu uma descrição detalhada de estruturas morfológicas internas na sua primeira tentativa de entender o relacionamento entre as linhagens de abelhas, Roig-Alsina e Michener (1993) em uma filogenia e classificação das abelhas de língua longa, Alexander e Michener (1995) em um estudo filogenético das famílias de abelhas de língua curta e Eickwort (1969), em um estudo com a tribo Augochlorini propriamente dita. Apesar destas contribuições os trabalhos recentes com a utilização da morfologia de abelhas são largamente baseados em atributos externos e genitália masculina. Exemplos de estudos que incluíram caracteres derivados de estruturas anatômicas internas incluem Praz e Packer (2014) em uma filogenia que utilizou caracteres obtidos do tentório, Porto et al., (2016a e 2016c) que estudou a morfologia interna do mesossoma e da capsula cefálica de abelhas, respectivamente, além de Meira e Gonçalves (2018) que indicaram a relevância da morfologia interna para a filogenia de Augochlorini através de uma análise da morfologia interna do mesossoma.

Congruência entre caracteres (KLUDGE E FARRIS, 1969; KLUDGE, 1989), em linhas gerais é o nível de similaridade *versus* dissimilaridade entre os agrupamentos postulados por diferentes classificações dos mesmos organismos gerados por diferentes linhas de evidências (MICKEVICH, 1978). Enquanto a congruência entre os táxons é uma medida de estabilidade e um indicativo da origem comum das classificações propostas (RIEPPPEL, 1990). Os testes mais utilizados para acessar os valores de congruência entre caracteres moleculares são o *Incongruence Length Difference* (ILD, FARRIS et al., 1994, 1995) e o teste *Templeton* (TEMPLETON, 1983; LARSON, 1994) cuja mecânica busca medir os níveis de dissimilaridade entre os caracteres em diferentes partições. Baseando-se no Suporte de Bremer (BS), Baker e DeSalle (1997) descreveram o Suporte

Particionado de Bremer (PBS), um teste utilizado para medir o grau de suporte de cada partição para cada nó da árvore analisada para uma dada matriz de dados. A utilização do PBS é mais comum para estudos que utilizam dados moleculares (DESALLE E BOWER, 1997; BAKER et al., 1998; GATESY et al., 1999; CREER et al., 2003; LIN E DANFORTH, 2004), no entanto sua utilização já foi aplicada em estudos com dados morfológicos como BAKER (1998), LAMBKIN (2004) e outros. Sendo assim esta última linha de análise foi escolhida para ser utilizada aqui. O BS é uma medida de suporte de ramo que registra a diferença de comprimento entre a árvore favorecida e a árvore mais curta que não contém um determinado grupo, assim o valor de BS em cada um dos ramos, de forma geral, indica o número de passos a mais que existem na árvore que não apresenta esse determinado ramo. Já o PBS mede o suporte de cada partição de dados para cada nó na árvore filogenética analisada, assim quanto mais negativo é um valor de PBS para um determinado nó, maior é o suporte dessa partição para uma resolução alternativa disponível em árvores sem esse nó e vice-versa.

3 METODOLOGIA

3.1 GRUPO DE ESTUDO

O conjunto de espécies amostradas e utilizadas neste estudo é apresentado na TABELA 1. Este conjunto é composto por espécies da tribo Augochlorini, o grupo interno, e como grupo externo foram utilizadas espécies das tribos Halictini, Nomioidini, Nomiini e Rophitini, que assim como Augochlorini pertencem à subfamília Halictinae, além de representantes das subfamílias Colletinae e Stenotritinae totalizando um conjunto de espécies estudadas com um total de 83 táxons. Foram incluídos os terminais utilizados por Gonçalves (2016) bem como adicionados mais terminais representativos de linhagens subamostrados por aquele estudo. A nomenclatura aqui empregada para o clado das abelhas seguiu Melo e Gonçalves (2005) e a classificação da tribo Augochlorini seguiu Gonçalves (2016), exceto *Callistochlora* que é considerado um gênero separado de *Corynura* (GONZALEZ-VAQUERO E ROIG-ALSINA, 2017).

TABELA 1. TERMINAIS EMPREGADOS NAS ANÁLISES FILOGENÉTICAS.

TÁXON	GRUPO
STENOTRITINAE	
<i>Stenotritus</i> sp1	
COLLETINAE	
<i>Belopria nitidior</i> Moure, 1956	
<i>Colletes bicolor</i> Smith, 1879	
ROPHITINI	
<i>Penapis penai</i> Michener, 1965	
<i>Dufourea</i> sp1	
<i>Conanthalictus conanthi</i> (Cockerell, 1901)	
NOMIINI	
<i>Dieunomia nevadensis</i> (Cresson, 1874)	
<i>Lipotriches australica</i> (Smith, 1875)	
NOMIOIDINI	
<i>Nomioides facilis</i> (Smith, 1853)	
HALICTINI	
<i>Thrinchostoma torridum</i> (Smith, 1879)	Thrinchostomina
<i>Mexalictus arizonensis</i> (Eickwort, 1978)	Halictina
<i>Lasioglossum zephyrum</i> (Smith, 1853)	Halictina
<i>Halictus lanei</i> (Moure, 1940)	Halictina
<i>Dialictus</i> sp	Halictina
<i>Pseudagapostemon pssisi</i> (Vachal, 1903)	Caenohalictina
<i>Habralictus canaliculatus</i> Moure, 1941	Caenohalictina

<i>Agapostemon chapadensis</i> Cockerell, 1900	Caenohalictina
<i>Ruizantheda proxima</i> (Spinola, 1851)	Caenohalictina
<i>Caenohalictus mourei</i> Almeida & Laroca, 2005	Caenohalictina

AUGOCHLORINI

<i>Augochlora iphigenia</i> Holmberg, 1886	<i>Augochlora</i> group
<i>Augochlora caerulior</i> Cockerell, 1900	<i>Augochlora</i> group
<i>Augochlorella ephyra</i> (Schrottky, 1910)	<i>Augochlora</i> group
<i>Augochlorella aurata</i> (Smith, 1853)	<i>Augochlora</i> group
<i>Ceratalictus clonius</i> (Brethes, 1909)	<i>Augochlora</i> group
<i>Ceratalictus inflexus</i> Gonçalves, 2018	<i>Augochlora</i> group
<i>Ceratalictus psoraspis</i> (Vachal, 1911)	<i>Augochlora</i> group
<i>Pereirapis semiaurata</i> (Spinola, 1853)	<i>Augochlora</i> group
<i>Chlerogella arhyncha</i> Engel, 2010	<i>Chlerogella</i> group
<i>Chlerogelloides simplex</i> Engel & Brooks, 2000	<i>Chlerogella</i> group
<i>Ischnomelissa zonata</i> Engel, 1997	<i>Chlerogella</i> group
<i>Ischnomelissa lescheni</i> (Brooks & Engel, 1998)	<i>Chlerogella</i> group
<i>Corynura patagonica</i> (Cockerell, 1919)	<i>Corynura</i> group
<i>Callistochlora chloris</i> (Spinola, 1851)	<i>Corynura</i> group
<i>Halictillus loureiroi</i> (Moure, 1941)	<i>Corynura</i> group
<i>Caenaugochlora costaricensis</i> (Friese, 1916)	<i>Megalopta</i> group
<i>Caenaugochlora inermis</i> (Vachal, 1904)	<i>Megalopta</i> group
<i>Metaugochlora bennetti</i> (Gonçalves and Engel, 2010)	<i>Megalopta</i> group
<i>Metaugochlora quichua</i> (Gonçalves and Engel, 2010)	<i>Megalopta</i> group
<i>Ctenaugochlora donnae</i> Engel, 1996	<i>Megalopta</i> group
<i>Ctenaugochlora perpectinata</i> (Michener, 1954)	<i>Megalopta</i> group
<i>Thectochlora alaris</i> (Vachal, 1904)	<i>Megalopta</i> group
<i>Thectochlora basiatra</i> (Strand, 1910)	<i>Megalopta</i> group
<i>Megalopta guimaresi</i> Santos & Silveira, 2009	<i>Megalopta</i> group
<i>Megalopta atra</i> Engel, 2006	<i>Megalopta</i> group
<i>Megalopta byroni</i> Engel, Brooks & Yanega, 1997	<i>Megalopta</i> group
<i>Megalopta furunculosa</i> Hinojosa-Díaz & Engel, 2003	<i>Megalopta</i> group
<i>Xenochlora nigrofemorata</i> (Smith, 1879)	<i>Megalopta</i> group
<i>Xenochlora ianthina</i> (Smith, 1861)	<i>Megalopta</i> group
<i>Augochlorodes turrifaciens</i> Moure, 1958	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Augochlorodes politus</i> Gonçalves & Melo, 2008	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Ariphanarthra palpalis</i> Moure, 1951	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Megaloptidia nocturna</i> (Friese, 1926)	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Megaloptidia saulensis</i> Engel & Brooks, 1998	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Megommation insigne</i> (Smith, 1853)	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Megaloptina minuta</i> (Friese, 1926)	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Megaloptina festivaga</i> (Dalla Torre, 1896)	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Stilbochlora eickworti</i> (Engel, Brooks & Yanega, 1997)	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Micrommation larocai</i> Moure, 1969	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Pseudaugochlora simulata</i> Almeida, 2008	<i>Megaloptidia</i> group
<i>Pseudaugochlora pandora</i> (Smith, 1853)	<i>Megaloptidia</i> group

<i>Neocorynura codion</i> (Vachal, 1904)	<i>Neocorynura</i> group
<i>Neocorynura dilutipes</i> (Vachal, 1904)	<i>Neocorynura</i> group
<i>Andinaugochlora micheneri</i> Eickwort, 1969	<i>Neocorynura</i> group
<i>Neocorynurella seeleyi</i> Engel & Klein, 1997	<i>Neocorynura</i> group
<i>Chlerogas aterrimus</i> Engel, 2010	<i>Neocorynura</i> group
<i>Chlerogas cyaneus</i> Brooks & Engel, 1999	<i>Neocorynura</i> group
<i>Paroxystoglossa transversa</i> Moure, 1943	<i>Neocorynura</i> group
<i>Paroxystoglossa barbata</i> Moure, 1960	<i>Neocorynura</i> group
<i>Megaloptilla byronella</i> Engel & Brooks, 1999	<i>Neocorynura</i> group
<i>Megaloptilla callopis</i> (Vachal, 1911)	<i>Neocorynura</i> group
<i>Rhectomia catarina</i> (Gonçalves, 2010)	<i>Rhinocorynura</i> group
<i>Corynurella cognata</i> Gonçalves, 2010	<i>Rhinocorynura</i> group
<i>Paracorynurella betoi</i> Gonçalves, 2010	<i>Rhinocorynura</i> group
<i>Rhinocorynura briseis</i> (Smith, 1879)	<i>Rhinocorynura</i> group
<i>Rhinocorynura inflaticeps</i> (Ducke, 1906)	<i>Rhinocorynura</i> group
<i>Temnosoma</i> sp1	<i>Neocorynura</i> group
<i>Temnosoma</i> sp2	<i>Neocorynura</i> group
<i>Paraugochloropsis cupreola</i> (Cockerell, 1900)	<i>Augochloropsis</i>
<i>Paraugochloropsis cognata</i> (Moure, 1944)	<i>Augochloropsis</i>
<i>Augochloropsis callichroa</i> (Cockerell, 1900)	<i>Augochloropsis</i>
<i>Augochloropsis brachycephala</i> Moure, 1943	<i>Augochloropsis</i>
<i>Glyptobasia chloera</i> (Moure, 1940)	<i>Augochloropsis</i>
<i>Glyptobasia bertonii</i> (Schrottky, 1909)	<i>Augochloropsis</i>

3.2 CONJUNTO DE DADOS

O conjunto de dados compreende dados de morfologia externa e genitália masculina obtidos através da matriz de Gonçalves (2016) em um total de 141 caracteres, dados de morfologia interna do mesossoma de Meira e Gonçalves (2018) em um total de 28 caracteres, e dados da morfologia interna da cabeça e do ferrão obtidos na iniciação científica realizada pelo autor em um total de 13 novos caracteres. Os dados obtidos de cada uma das fontes citadas foram revisados e concatenados gerando a matriz de dados deste estudo. Ao todo essa matriz é composta por 83 terminais e 182 caracteres.

3.3 PARTICIONAMENTO DE DADOS

Para as análises de suporte a matriz de dados foi particionada em quatro esquemas e os critérios estabelecidos para o particionamento foram dimorfismo sexual, a localização dos caracteres, a tagmatização e um esquema de compartimentalização. O primeiro esquema de particionamento é dividido em duas partições para caracteres

derivados da fêmea e para os derivados do macho, este particionamento leva em consideração o dimorfismo sexual do grupo. O segundo foi dividido em duas partições compostas de caracteres provenientes de morfologia interna e de morfologia externa, este esquema leva em conta os novos caracteres obtidos no curso do projeto que advêm do estudo das estruturas internas do grupo. O terceiro esquema é composto de três partições e dividi-se em caracteres localizados na cabeça, mesossoma ou metassoma, unidades de organização corporal dos Hymenoptera Apocrita. Por fim, um quarto particionamento mais detalhado é composto de cinco partições e foi dividido em caracteres de morfologia interna da fêmea (FI), morfologia interna do macho (MI), aparelho bucal da fêmea (AB), morfologia externa da fêmea (FE) e morfologia externa do macho (ME). O aparelho bucal da fêmea pode ser considerado como uma partição à parte devido ao grande número de caracteres e a sua função de coleta de recursos. A TABELA 2 apresenta os conjuntos particionados, o total de caracteres e o total de terminais para cada partição.

TABELA 2. VISÃO GERAL DO PARTICIONAMENTO EMPREGADO NESTE ESTUDO INDICANDO AS PARTIÇÕES PROPOSTAS, O NÚMERO DE CARACTERES E O NÚMERO DE TERMINAIS PRESENTES EM CADA PARTIÇÃO.

Particionamento		Número de caracteres	Número de terminais	
1	Sexo	Fêmea	126	83
		Macho	56	82
2	Localização	Interno	68	82
		Externo	114	83
3	Tagma	Cabeça	59	83
		Mesossoma	61	83
		Metassoma	62	83
4	Compartimentos	Morfologia interna da Fêmea (FI)	41	36
		Morfologia interna do macho (MI)	27	82
		Aparelho bucal da fêmea (AB)	26	83
		Morfologia externa da fêmea (FE)	59	83
		Morfologia externa do macho (ME)	29	81

3.4 ANÁLISES E SUPORTE DE RAMO.

A matriz de dados deste estudo foi submetida a uma análise de inferência filogenética utilizando o critério da parcimônia no programa TNT versão 1.5 (GOLOBOFF E CATALANO, 2016). No programa TNT para a realização da análise a opção *New Technology Search* foi utilizada com uma combinação dos algoritmos *Sectorial Searches*, *Ratchet* e *Tree Fusing* em uma busca dirigida com cinco sequencias iniciais de táxons e o

processo foi repetido até que as árvores mais parcimoniosas fossem encontradas em 1000 vezes, ao final das análises os resultados foram salvos individualmente para cada um dos conjuntos de dados.

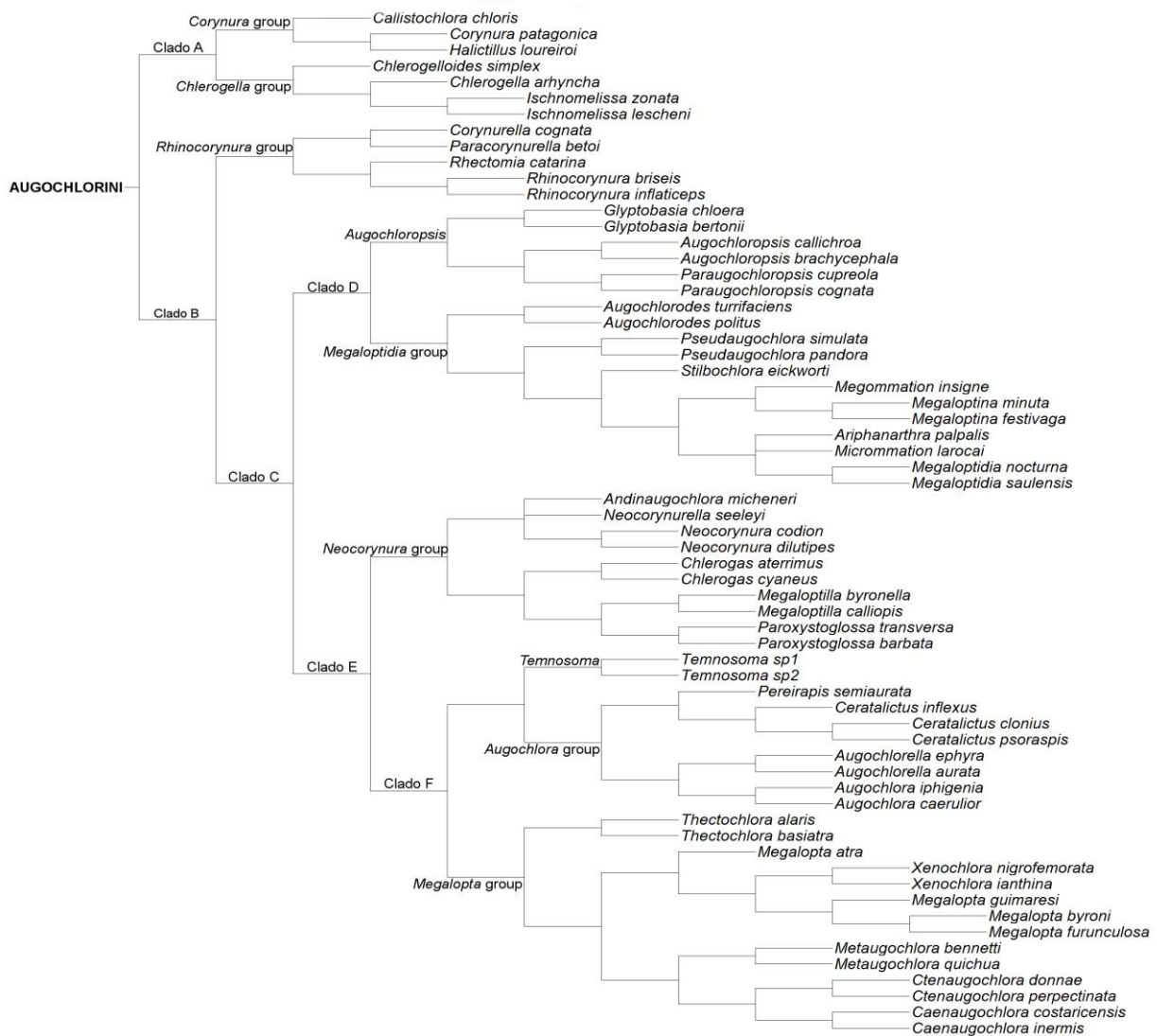
Para aferir o suporte dos ramos foi calculado o BS, e para os quatro particionamentos foi calculado o PBS. Para o cálculo do BS ainda no programa TNT a árvore consenso obtida na análise de parcimônia foi selecionada e o *script* Bremer.run (disponível em http://phylo.wikidot.com/tntwiki#TNT_scripts) foi carregado no programa gerando a análise de suporte. Para o cálculo do PBS o *script* pbsup.run (PEÑA et al., 2006) foi utilizado e uma abordagem foi padronizada e repetida separadamente para cada um dos esquemas de particionamento. O particionamento foi submetido à inferência filogenética no TNT seguindo o mesmo protocolo inicial, após, a árvore consenso estrito e as demais árvores resultantes da análise filogenética foram salvas sob os nomes de base.tre e alltrees.tre, respectivamente. Por fim o comando pbs.sup foi realizado dentro do programa TNT gerando a análise de suporte e os resultados foram salvos individualmente. A diferença entre o valor de BS e da somatória dos PBS para cada clado foi considerada para o cálculo do HPBS (GATESY et al., 1990). Optou-se aqui em explorar o suporte nos ramos mais próximos da base da tribo para inferir a contribuição das partições em uma região da árvore mais instável em análises anteriores (GONÇALVES, 2016).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA

Na busca pela árvore mais parcimoniosa, mais de 12 bilhões de rearranjos foram analisados e quatro árvores de 505 passos foram obtidas. A árvore consenso (535 passos) e a árvore sumário, ambas com o grupo externo omitido, são apresentadas nas FIGURAS 1 e 2, respectivamente, e a árvore consenso estrito completa, com otimização de caracteres é apresentada no Anexo 2.

FIGURA 1. ÁRVORE CONSENSO. GRUPO EXTERNO OMITIDO.



A monofilia da subfamília Halictinae e da tribo Augochlorini foi recuperada, bem como sua próxima relação filogenética com a tribo Halictini. Os grupos de gênero

propostos por Gonçalves (2016) foram todos recuperados com exceção do gênero *Temnosoma* que era posicionado dentro do grupo *Neocorynura* e na presente análise foi recuperado como um clado isolado deste e irmão do grupo *Augochlora*. Outro resultado distinto do proposto por Gonçalves (2016), porém, indicado em suas análises moleculares, foi o posicionamento do gênero *Augochloropsis*, que aparece como grupo irmão do grupo *Megaloptidia*. O Clado A apresenta os grupos *Corynura* e *Chlerogella* como grupos irmãos, algo já indicado por Meira & Gonçalves (2018) e a topologia do grupo *Corynura* aqui obtida foi consonante com a topologia proposta por Gonzalez-Vaquero e Roig-Alsina (2017). Os grupos *Rhinocorynura*, *Augochloropsis*, *Temnosoma* e *Augochlora* apresentaram apenas valores de suporte positivos indicando forte suporte em todas as partições analisadas. O relacionamento filogenético dos cladoss B, C, E e F propostos por Gonçalves (2016) foi corroborado.

FIGURA 2. ÁRVORE SUMÁRIO. GRUPO EXTERNO OMITIDO

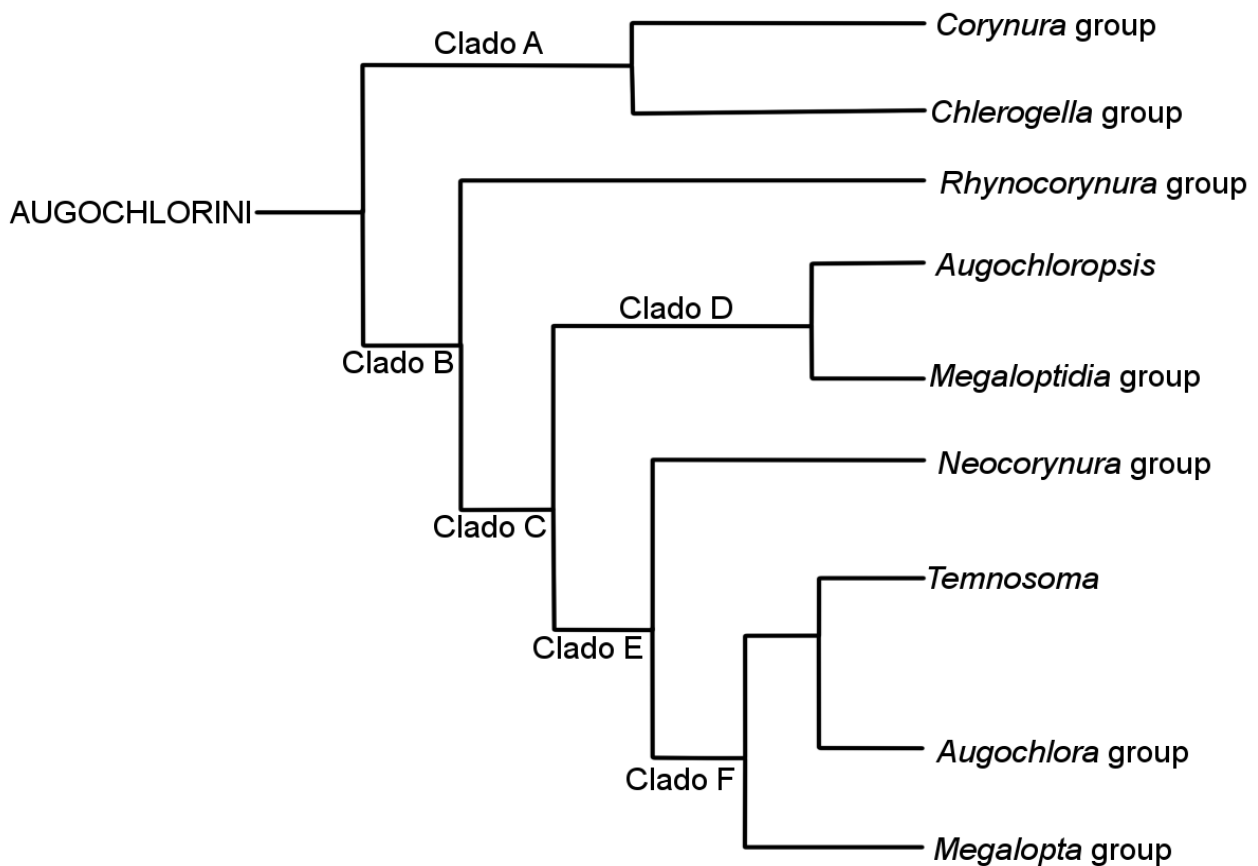


TABELA 3. VALORES DE SUPORTES PARA OS RAMOS SELECIONADOS. SOMA DOS VALORES E DIVISÃO PELO NÚMERO DE CARACTERES DE CADA PARTIÇÃO.

CLADOS	PARTICIONAMENTOS												SUPORTE TOTAL
	Sexo		Localização		Tagma			Compartimentos					
	F	M	INT	EXT	CAB	MES	MET	FI	MI	AB	FE	ME	
AUGOCHLORINI	2	1	0.2	2.8	0	-0.3	3.3	1.2	-1.0	-1.1	1.9	2	3
Clado A	1	0	-0.7	1.7	0	1.7	-0.7	-0.3	-0.3	0	1.3	0.3	1
<i>Corynura</i> group	2	4	1.3	4.7	3.7	-1.3	3.7	-1.0	2.3	1.7	1.3	1.7	6
<i>Chlerogella</i> group	1	0	-0.7	1.7	0	1.7	-0.7	-0.3	-0.3	0	1.3	0.3	1
Clado B	0.6	0.4	-0.4	1.4	-0.1	0.6	0.5	0.6	-1.0	-0.1	0.3	1.3	1
<i>Rhinocorynura</i> group	1	3	1	3	1	1	2	0	1	0	1	2	4
Clado C	0.8	0.3	-0.4	1.4	-0.2	0	1.2	0.6	-1.0	-0.1	0.3	1.3	1
Clado D	1.4	-0.4	0.1	0.9	0.4	-0.1	0.6	1.6	-1.4	-0.3	0.1	1.1	1
<i>Augochloropsis</i>	8	0	0	8	2	5	1	0	0	2	6	0	11
<i>Megaloptidia</i> group	1.1	-0.1	0	1	-0.1	-0.1	1.1	1.6	-1.6	-0.3	-0.2	1.5	1
Clado E	0.9	0.1	0	1	-0.2	-0.1	1.3	1.5	-1.3	-0.3	-0.3	1.5	1
<i>Neocorynura</i> group	1.1	-0.1	0.2	0.8	-0.2	0.4	0.8	1.3	-1.1	-0.2	0	1	1
Clado F	1.2	-0.2	-0.1	1.1	0.3	1.2	-0.5	0.3	-0.4	0	1	0.1	1
<i>Temnosoma</i>	7.9	4.1	2.2	9.8	3.6	1.2	7.3	1.2	2	1.1	4.6	3.1	1
<i>Augochlora</i> group	1.8	2.3	2.3	1.8	0.5	1.8	1.8	0.3	2	0	1.5	0.3	5
<i>Megalopta</i> group	1.1	0.9	-0.9	2.9	-0.1	1	1.1	0.6	-1.6	0.9	-0.4	2.5	2
SOMA	32,9	15,3	4,1	44	10,6	13,7	23,8	9,2	-3,7	3,3	19,7	20	
SOMA/NCar	0,26	0,27	0,06	0,39	0,18	0,22	0,38	0,22	-0,14	0,13	0,33	0,69	

4.2 SUPORTES DE RAMOS

Os valores obtidos para as medidas BS e PBS estão listados na TABELA 3. No esquema de particionamento sexual o maior suporte para os ramos analisados advém da fêmea, os dados desta partição apresentam somente valores positivos de PBS e indicam suporte para os clados *Augochloropsis* e *Temnosoma*, já a partição do macho apresenta valores de PBS negativos para quatro clados, elevado suporte para os clados grupo *Corynura*, *Rhinocorynura* e *Augochlora* além de diversos valores positivos baixos para os demais agrupamentos. A partição de dados da fêmea foi maior (126 caracteres), mas o suporte relativo por caráter foi semelhante à partição de dados de macho (56 caracteres).

No segundo particionamento, cuja divisão foi pautada pela localização dos caracteres, o maior suporte foi derivado de dados externos, essa partição apresentou valores de PBS positivos para todos os clados e valores elevados para os clados *Augochloropsis* e *Temnosoma*, os valores negativos e a baixa expressividade dos valores positivos de PBS apresentados pela partição interna podem ser atribuídos possivelmente à influência negativa dos dados de morfologia interna do macho (vide abaixo), ainda assim essa partição apresentou maiores valores de PBS para o grupo *Augochlora*. A partição interna teve cerca de metade dos caracteres da partição externa e sua influência foi muito baixa nos ramos analisados (0,06).

No terceiro particionamento a partição de dados da cabeça apresenta maiores valores positivos de PBS para o clado grupo *Corynura*, a partição do mesossoma apresenta maiores valores positivos para os clados A, grupo *Chlerogella*, *Augochloropsis* e clado F, e por fim a partição de dados de metassoma apresenta valores de PBS positivo em vários clados com destaque para o elevado valor de suporte do clado *Temnosoma*. O tamanho das partições neste esquema foi semelhante e o metassoma apresentou uma maior razão de suporte por número de caracteres, especialmente devido a altos valores de suporte para Augochlorini, grupo *Corynura* e *Temnosoma* (TABELA 1). O particionamento a partir da tagmatização não parece apresentar um sinal claro para os ramos analisados, uma possível explicação para esse resultado é que essa tagmatização poderia refletir relações muito antigas para os Hymenoptera Apocrita, sendo pouco informativa filogeneticamente para relações mais recentes.

No quarto e último conjunto de dados, as partições FI, FE e ME apresentam o maior número de valores positivos de PBS, enquanto a partição MI se destaca pelos valores negativos onde, dos 16 clados, 15 apresentam valores negativos de PBS,

inclusive esta foi a única partição com somatória negativa do suporte para os ramos analisados. Por fim a partição do aparelho bucal teve valores muito baixos, tanto positivos quanto negativos, não tendo expressividade para os ramos analisados. As partições com maior número de caracteres foram FI e FE, porém o ME foi o que apresentou uma maior razão entre o suporte e o número de caracteres seguido por FE.

A partição MI foi quase totalmente negativa quanto ao suporte dos ramos analisados. Essa tendência de caracteres da genitália masculina apresentarem valores de PBS negativos quando comparadas às demais partições já foi observada em outros estudos (e.g. WAN et al., 2018), uma indicação da causa dessa forte divergência desse conjunto de dados em relação aos demais é que a genitália masculina parece funcionar como um mecanismo de isolamento e tende a ser propulsora durante o processo de especiação. Sendo assim os caracteres dessa região estariam mais ligados a esses eventos mais recentes do que a eventos mais antigos na árvore da tribo (segundo ANANDA et al., 2018). Em um contraponto, a partição de dados externos do macho (ME), mesmo que sob possível influência da seleção sexual retornou valores positivos para os clados selecionados. A partição interna da fêmea, principal responsável pelo suporte positivo por parte dos dados internos é também a partição mais afetada pela amostragem o que certamente implicou negativamente no potencial filogenético desses caracteres. O processo de análise de morfologia interna invariavelmente implica na dissolução e desarticulação do indivíduo analisado, espécimes de gêneros mais raros ou de localidades distantes são difíceis de amostrar e quando o são dificilmente passam pelo processo mencionado.

Recentemente, Porto et al. (2016a e 2016c) analisaram estruturas internas da cápsula cefálica e mesossoma de abelhas com especial atenção para o grupo das abelhas corbiculadas e, dentre os resultados, encontraram indícios de sinais filogenéticos diferentes em um mesmo tagma, além de várias novas sinapomorfias morfológicas para os clados deste grupo. Meira e Gonçalves (2018) analisaram as estruturas internas do mesossoma de abelhas da tribo Augochlorini e, em uma análise conjunta com dados de morfologia externa, mesmo com a adição de um pequeno número de caracteres de morfologia interna obtiveram uma topologia mais congruente com a topologia molecular mais recente para o grupo (GONÇALVES, 2016), além de várias novas sinapomorfias morfológicas para os clado desta tribo. Em nossas análises, a união dos caracteres de morfologia externa (EXT) oriundos tanto de macho quanto de fêmeas convergiu para um suporte de ramo positivo para todos os clados analisados, ainda que parte dos dados individualmente (AB, FE) apresente parcial suporte negativo. Já para os caracteres de

morfologia interna (INT) aqueles derivados da fêmea (FI) individualmente apresentam suporte majoritariamente positivo, porém os caracteres derivados do macho (MI) apresentam suporte quase que totalmente negativo, assim, na análise combinada destes dados ocorre um impacto parcialmente negativo no suporte, um resultado claramente relacionado ao grande suporte negativo dos dados da partição MI.

Os valores de BS e PBS apresentaram pouca divergência com alguns clados indicando um Suporte Particionado de Bremer Oculto (HPBS) próximo de 1, exceto os clados *Augochloropsis* e, mais fortemente *Temnosoma*, cujos HPBS foram de -3 e 11, respectivamente. Esses valores de HPBS são decorrentes de diferentes padrões de homoplasia nas diferentes partições (OLMSTEAD E SWEERE, 1994), o que pode ser o caso nesta análise uma vez que esses dois clados apresentam grandes ramos na árvore filogenética com um possível grande número de homoplasias (Anexo 2).

5. CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES

A mais ampla filogenia morfológica, compreendendo tanto morfologia externa quanto morfologia interna de diversos escleritos, é apresentada para a tribo Augochlorini. Os grupos de gênero em geral têm se mantido estáveis com adição de caracteres de morfologia interna e as suas hipóteses de relacionamento tem convergido em parte para a topologia que foi obtida com dados moleculares (GONÇALVES, 2016). Um novo posicionamento para os clados grupo *Augochloropsis* e *Temnosoma* dentro da tribo é apresentado o que ainda merece mais atenção no futuro.

Uma nova visão em relação ao suporte das várias fontes de dados para a tribo Augochlorini foi proporcionada neste estudo. De forma geral o que se tem é que os dados de morfologia interna da fêmea e de morfologia externa tanto da fêmea quanto do macho são congruentes no suporte positivo aos ramos aqui discutidos, enquanto os dados de morfologia interna do macho são altamente antagônicos e geram a maior porção do suporte negativo encontrado ao longo das análises. Os próximos passos para esta linha de estudo são a dissecção de mais fêmeas para a codificação dos caracteres de morfologia interna e a análise conjunta com os dados moleculares existentes.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, B. A., MICHENER, C.D. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin**, 55: 377–424. 1995.
- BAKER, R. H., E DESALLE, R. Multiple sources of character information and the phylogeny of Hawaiian Drosophilids. **Systematic Biology**, v. 46, p. 654-673. 1997.
- BAKER, R. H., YU, X., E DESALLE, R. Acessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 9, p. 427-436. 1998.
- BRANSTETTER, M., et al. Phylogenomic Insights into the Evolution of Stinging Wasps and the Origins of Ants and Bees. **Current Biology**, v. 27, p. 1019–1025. 2007.
- CARDINAL, S., PACKER, L. Phylogenetic analysis of corbiculate Apina based on morphology of the sting apparatus (Hymenoptera: Apidae). **Cladistics**, v. 23, p. 99-118. 2007.
- CELIS, C, J., E CURE, J, R. Filogenia y clasificación taxonómica de los subgeneros de *Augochloropsis* (Hymenoptera: Halictidae). **Revista de Biología Tropical**, v. 65, p. 1277. 2017.
- CREER, S., MALHOTRA, A., E THORPE, R. S. Assessing the Phylogenetic Utility of Four Mitochondrial Genes and a Nuclear Intron in the Asian Pit Viper Genus, *Trimeresurus*:

Separate, Simultaneous and Conditional Data Combination Analysis. **Molecular biology and Evolution**, v. 20, p. 1240-1251. 2003.

DANFORTH, B. N., EICKWORT, G.C. The evolution of social behavior in the Augochlorini sweat bees (Hymenoptera: Halictidae) based on a phylogenetic analysis of the genera. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge. **Cambridge University Press**, p. 270–292. 1997.

DANFORTH, B. N., BRADY, S.G., SIEPES, S.D., PEARSON, A. Single-copy nuclear genes recover Cretaceous-age divergences in bees. **Systematic Biology**, v. 55, p. 309-326. 2004.

DANFORTH, B. N., EARDLEY, C., PACKER, L., WALKER, K., PAULY, A., RANDRIANAMBININTSOA, F. G. Phylogeny of Halictidae with an emphasis on endemic African Halictinae. **Apidologie**, v. 39, p. 86-101. 2008.

DEANS, A. R., et al. Evolutionary phenomics and the emerging enlightenment of arthropod systematics. **Invertebrate Systematics**, v. 26 p. 323-330. 2012.

DESALLE, R., E BOWER, A. V. Z. Process partitions, congruence, and the independence of characters: Inferring relationships among closely related Hawaiian *Drosophila* from multiple gene regions. **Systematic Biology**, v. 46, p. 751-764. 1997.

EICKWORT, G. C. A comparative morphological study and generic revision of the augochlorine bees (Hymenoptera: Halictidae). **The University of Kansas Science Bulletin**, v. 158, p. 325-524. 1969.

ENGEL, M. S. Classification of the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 250, p. 1–90. 2000.

FARRIS, J. S., KALLERSJO, M., KLUDGE, A. G., E BULT, C. Testing significance of incongruence. **Cladistics**, v. 10, p. 315-319. 1994.

FARRIS, J. S., KALLERSJJO, M., KLUGE, A. G., E BULT, C. Constructing a significance test for incongruence. **Systematic Biology**, v. 44, p. 570-572. 1995.

GATESY, J., O'GRADY, P., E BAKER, R. H. Corroboration among data sets in simultaneous analysis: Hidden support for phylogenetic relationships among higher level Artiodactyl taxa. **Cladistics**, v. 15, p. 271-313. 1999.

GOLOBOFF, P. A. E CATALANO, S. A., TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, p. 221-238. 2016.

GONÇALVES, R. B., MELO, G. A. R. 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**, v. 49, p. 557-571. 2005.

GONÇALVES, R. B. A molecular and morphological phylogeny of the extant Augochlorini (Hymenoptera, Apoidea) with comments on implications for biogeography. **Systematic Entomology**, v. 41, p. 430-440. 2016.

KLUGE, A., E FARRIS, J. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Systematic Zoology**. v. 18, p. 1-32. 1969.

- KLUDGE, A. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). **Systematic Zoology**, v. 38, p. 7-25. 1989.
- LARSON, A. The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics. **Molecular Ecology and Evolution**, p. 371-390. 1994.
- LIN, C. P., E DANFORTH, B. N. How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution pattern differ? Insights from Bayesian analyses of combined datasets. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.30, p. 686-702. 2004.
- MELO, G. A. R E GONÇALVES, R. B. Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae sensu lato). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, p.153–159. 2005.
- MEIRA, O. M., GONÇALVES, R. B. The relevance of the mesosomal internal structures to the phylogeny of Augochlorini bees (Hymenoptera: Halictinae). **Zoologica Scripta**, v. 47, p. 197–205. 2018.
- MICHENER C. D. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 82, p. 151–326. 1944.
- MICHENER, C. D. Comparative morphology of the middle coxae of Apoidea. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 54, p. 319-326. 1981.
- MICHENER, C. D. A comparative study of the mentum and lorum of bees. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 57, p. 705-7014. 1984.
- MICHENER, C. D. Classification of Apidae (Hymenoptera). **University of Kansas Science Bulletin**, v. 54, p. 75-164. 1990.
- MICHENER, C. D. **The bees of the world**. John Hopkins University Press. Baltimore: MD, 2007.
- MICHENER, C. D., FRASER, A. A comparative anatomical study of mandibular structures in bees. **University of Kansas Science Bulletin**, v. 51, p. 463-482. 1978.
- MICKEVICH, M. F. Taxonomic Congruence, **Systematic Biology**, v. 27, p. 143–158. 1978.
- OLMSTEAD, R. G., E SWEERE, J. A. Combining data in phylogenetic systematics: An empirical approach using three molecular data sets in the Solanaceae. **Systematic Biology**. v. 43, p. 467-481. 1994.
- PACKER, L. Comparative morphology of the skeletal parts of the sting apparatus of bees (Hymenoptera: Apoidea). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 138 p. 1-38. 2003.
- PACKER, L. Morphological variation in the gastral sterna of female Apoidea (Insecta: Hymenoptera). **Canadian Journal of Zoology**, v. 82, p. 130-152. 2004.
- PRAZ, C. J., PACKER, L. Phylogenetic position of the bee genera *Ancylia* and *Tarsalia* (Hymenoptera: Apidae): a remarkable base compositional bias and early Paleogene geodispersal from North America to the Old World. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 81, p. 258-270. 2014.

- PEÑA, C., WAHLBERG, N., WEINGARTNER, E., KODANDARAMAIAH, U., NYLIN, S., FREITAS, A. V. L., E BROWER, A. V. Z. Higher level phylogeny of Satyrinae butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 29-49. 2006
- PETERS, R. S. et al. Evolutionary History of the Hymenoptera. **Current Biology**, v. 27, p. 1013–1018. 2017.
- PEREIRA MARTINS, A. R., DUARTE, M. E ROBBINS, R. K. Hairstreak butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) and evolution of their male secondary sexual organs. **Cladistics**. 2018.
- PESENKO Y. A. Phylogeny and classification of the family Halictidae revised (Hymenoptera: Apoidea). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 72, p. 104-123. 1999.
- PESENKO, Y. A. The phylogeny and classification of the bee tribe Halictini, with special reference to the *Halictus* genus group (Hymenoptera: Halictidae). **Zoosystematica Rossica**, v. 13, p. 83-113. 2004.
- PORTO, D. S., et al. Comparative morphology of internal structures of the mesosoma of bees with na emphasis on the corbiculate clade (Apidae: Apini). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 41, p. 339-368. 2016a.
- PORTO, D. S., et al. Comparative morphology of the mandibles and head structures of corbiculate bees (Hymenoptera: Apidae: Apini). **Systematic Entomology**, v. 41, p. 339–368. 2016c.
- RIEPEL, O. Ontogeny - a way forward for systematics, a way backward for phylogeny, **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 39, p. 177–191. 1990.
- ROIG-ALSINA, A., MICHENER, C. D. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin**, v. 55, p. 123–160. 1993.
- TEMPLETON, A. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of Humans and Apes. **Evolution**, v. 37, p. 221-244. 1983.
- VAQUERO, G., et al. Phylogeny of the Corynura group, an endemic southern South American clade sister to all other Augochlorini bees (Hymenoptera: Halictidae), and a revision of Corynura; Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung; **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 75, p. 435-479. 2017.
- ZIMMERMANN, D., VILHELMSSEN, L. The sister group of Aculeata (Hymenoptera) – evidence from internal head anatomy, with emphasis on the tentorium. **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 74, p. 195–218. 2016.
- WAN, F. A., LESLEY, B., CHRISTINE, L., NOR R. H., NIKLAS, W. The firefly genus *Pteroptyx* Olivier revisited (Coleoptera: Lampyridae: Luciolinae). **Zootaxa**, v. 4456, p. 1-71. 2018.

ANEXO 1. LISTA DE CARACTERES UTILIZADOS.

Códigos referentes às publicações onde os caracteres foram obtidos: CC (CELIS E CURE, 2017), DE (DANFORTH E EICKWORT, 1997), E (ENGEL, 2000), G (GONÇALVES, 2016), G2018 (GONÇALVES, 2018), MG (MEIRA E GONÇALVES, 2018), P (PESENKO, 1999), Pa (Porto et al, 2016a), Pc (PORTO et al, 2016c).

1. [G2018; GNOT] Glossa, length: (0) less than twice the maximum width; (1) from 2x to 4x the maximum width; (2) more than 4x the maximum width.
2. [G17] Labium, glossa, apex shape: (0) pointed; (1) bilobed.
3. [G14; E10; DE27] Labium, prementum length: (0) unmodified, less than 7x longer than wide; (1) greatly narrowed and elongate, 7x or more longer than wide.
4. Sitophore, attachment point: (0) not folded; (1) folded; (2) spatulate. Examined only for dissected specimens.
5. [G10; G7; DE25] Maxilla, galea, inner surface: (0) without comb (Eickwort 1969: Fig. 175); (1) with comb (Eickwort 1969: Fig. 178). Examined only for dissected specimens.
6. [G11; E8; DE21] Maxilla, galea, base attachment: (0) near the middle of stipes (Eickwort 1969: Fig. 177); (1) near the base of stipes (Eickwort 1969: Fig. 175). Examined only for dissected specimens.
7. [G13; P15] Position of the lacinia: (0) at base of galea; (1) stretched up anterior surface of labiomaxillary tube (Michener 2007: Fig. 61-1). Examined only for dissected specimens.
8. [G9; E6; DE22] Maxilla, galea, apex shape: (0) lobed; (1) distinctly acute (Eickwort 1969: Fig. 21).
9. [G15; E61; DE26] Maxillary palpus: (0) unmodified, extending posterad to premental base at most; (1) greatly elongate, extending posterad to metasoma.
10. [G16; DE17] Sixth maxillary palpomere: (0) with same length of fifth palpomere; (1) longer than fifth palpomere.
11. [G4] Labrum, basal process: (?) inapplicable; (0) not entirely divided; (1) entirely divided, including its basal limit (Eickwort 1969: Fig. 143).

12. [G5] Labrum, distal process: (0) broadly rounded, or truncate, not keeled; (1) with keel (e.g. Eickwort 1969: Fig. 7).
13. [G3; E2; DE14] Labrum, distal process keel: (?) inapplicable; (0) thin ridge; (1) expanded at base (Eickwort 1969: Fig. 159).
14. [GNOT; E1; DE13] Labrum, distal process: (0) narrow on base; (1) broad on base (Eickwort 1969: Figs, 143, 151, 159)
15. [G7] Mandible, subapical tooth: (0) ridge between teeth not strongly marked, edentate; (1) strongly bidentate.
16. [Pc1] Mandibular apex (modified from Roig-Alsina & Michener, 1993: character60): (0) conical (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 3A, B); (1) spatulate (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 3C–K).
17. [Pc2] Preapical tooth (tooth of pollex): (0) absent (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 3K); (1) present (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 3A–J).
18. [Pc5] Acetabular groove of mandible: (0) absent (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 11K); (1) present (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 11A–J).
19. Mandible, rutellum, teeth of the rutellum: (0) absent (Eickwort, 1969: Fig. 11); (1) present.
20. Mandible, inner surface, additional teeth: (0) absent (Eickwort, 1969: Fig. 10); (1) present (Eickwort, 1969: Fig. 161).
21. Mandible, rutellum, space between the tooth of rutellum and the subapical tooth: (0) present (Eickwort, 1969: Figs 11, 10, 162, 163); (1) absent (Eickwort, 1969: Fig. 166).
22. Mandible, inner surface, secondary ridge close to the fimbriate line: (0) present; (1) absent.
23. Mandible, inner surface, fimbrial carina in the fimbriate line: (0) present ; (1) absent.
24. Mandible, outer surface, acetabular groove: (0) ending before the distal margin; (1) reaching the distal margin.
25. Mandible, pollex, basal projection: (0) absent (Eickwort, 1969: Figs. 9, 10 e 11); (1) present.

26. Mandible, basal area, trimma, trimal carina: (0) absent; (1) present.
27. [G6] Hypostomal ridge: (0) rounded to carinate; (1) lamellate.
28. Hypostoma, hypostomal bridge suture (0) present (Eickwort, 1969: Fig. 4); (1) absent.
29. Hypostoma, hypostomal bridge suture (0) restricted to posterior flange; (1) extending anteriorly.
30. Hypostoma, posterior flange of hypostomal carina (0) not produced; (1) produced (Eickwort, 1969: Fig. 4); (2) produced on the lateral portion.
31. Hypostoma, maxilar process of hypostoma: (0) sheetlike; (1) spikelike; (2) spinelike and sinuous.
32. [G8; E4] Malar area, length: (0) short, less than basal width of mandible; (1) elongate, as long as, or longer than, basal width of mandible.
33. [G0; E0] Clypeus, apical margin shape: (0) straight; (1) concave.
34. [Pc14] Clypeus: (0) markedly protruded anteriorly; forming a distinct convex surface (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 14B); (1) not strongly protruded anteriorly; forming only slightly convex surface (Meira e Gonçalves, 2018: Figs 15C, E, 16D).
35. [G1; E5; DE1] Epistomal suture, angle: (0) obtuse; (1) approximately orthogonal; (2) acute, forming lobe projecting into clypeal base.
36. [Pc10] Anterior tentorial pit (modified from Roig-Alsina & Michener, 1993: character 2): (0) low on epistomal sulcus; positioned between 0.5 and 1.0x antennal foramen diameter from the dorsolateral angle of clypeus (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 4A–C, E–K); (1) high on epistomal sulcus; positioned less than 0.5x antennal foramen diameter from the dorsolateral angle of clypeus (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 4D).
37. [G19; P5]. Parocular area, integument: (0) not differentiated from median parts of frons; (1) differentiated by other kind of sculpture or coloration (paraocular fovea).
38. Anterior angle of hypostomal ridge: (0) rounded; (1) angled, coming to a distinct point.
39. [G21; E12; DE11] Compound eye, setae: (0) inconspicuous, at most as long as an ommatidium diameter; (1) conspicuous, much longer than several ommatidium diameters.

40. [G22] Frons: (0) not depressed above antennal alveoles; (1) strongly depressed above antennal alveoles.
41. [G23; E66] Vertex: (0) without ridge; (1) with dorsally extended transverse ridge behind ocelli.
42. [G24; E13; DE12]. Distance between the lateral ocellus and the upper margin of compound eye: (0) three times greater than F1 length; (1) two times greater than F1 length; (2) equal to F1 length; (3) less than F1 length.
43. [G25; E14] Vertex near ocelli: (0) without furrow; (1) with interocellar furrow.
44. [E15; DE4] Preoccipital area: (0) rounded, not carinate; (1) carinate or lamellate.
45. [G27; E65] Antennae, number of flagellomeres (Nr. female/ Nr. male): (0) 10/11; (1) 9/10.
46. [G18; P2] Antennae, position of antennal sockets: (0) on middle or on upper half of face; (1) on lower half of face.
47. Gena: (0) not striate; (1) striate.
48. [G29] Pronotal dorsal surface: (0) without row of erect setae; (1) with a conspicuous row of erect setae.
49. [G30; E16; DE31]. Pronotal dorsal surface between lateral angles: (0) short, mostly covered by mesoscutum; (1) convex, inflated, and greatly expanded anteriorly, not obscured by mesoscutum.
50. [G31; [DE32] Pronotum dorsal surface: (0) not carinate; (1) with carinate ridge.
51. [G32; DE32] Pronotal carina: (?) inapplicable; (0) not lamellate; (1) forming a weak lamella; (2) forming a distinctly elevated lamella; (3) forming a lamella contiguous throughout pronotal dorsal surface.
52. [G33] Pronotal carina, laterally: (?) inapplicable; (0) not expanded to ventral pronotum; (1) descending ventral pronotum, reaching propleura; (2) descending ventral pronotum, not reaching propleura.
53. [G34] Prosternum: (0) not expanded; (1) expanded in a diamond shape format.

54. [G35; E17; DE33] Mesoscutal anterior border: (0) broadly rounded; (2) acuminate; (3) projected over dorsal surface of pronotum.
55. [G36; E18; DE35] Tegula: (0) oval; (1) inner margin notched.
56. Mesepisternum, postero-medial surface in relation to apophyseal pit: (0) not closed; (1) closed. (1: Megalopta + Caenaugochlora)
57. [GNOT; E21; DE45] Protibia, outer brush: (0) absent; (1) present.
58. [G37; E63] Mesotrochanter: (0) unmodified; (1) with medio-dorsal hook.
59. [G38; E68] Mesofemur and mesotibia: (0) not expanded; (1) expanded.
60. [E22; DE 43-44] Metatibia, basitibial plate: (0) present; (1) absent.
61. [E22; DE 43-44] Metatibia, basitibial plate: (0) developed; (1) reduced.
62. [G39; E23] Metatibia: (0) without spine; (1) with spine.
63. [G40; E24; DE42] Metatibia, inner spur: (0) pectinate, teeth longer than spur shaft; (1) serrate.
64. [G41; E24; DE42] Serrate inner metatibial spur: (0) indentate; (1) undulate.
65. [G42; E24; DE42] Pectinate inner metatibial spur: (0) few teeth; (1) many teeth (>10).
66. [G43; E25] Hind leg: (0) without scopa; (1) with scopa.
67. [G44] Basitarsus and second tarsomere of hind leg: (0) not fused; (1) fused in some degree.
68. [G45] Hind tibia and basitarsus: (0) without dense stiff black setae; (1) with dense stiff black setae.
69. [G46] Lateral surface of metapostnotum: (0) ornamented; (1) polished, without ornamentation. (Megalopta s.l.)
70. [G47; E26] Metapostnotum: (0) strongly angled from propodeal posterior surface; (1) declivitous. (Megalopta s.l.)
71. [G48; E19] Metapostnotum, length: (0) as long as scutellum and metanotum combined; (1) as long or longer than scutellum and metanotum combined; (2) no longer than metanotum.

72. [CC18] Metapostnotum, posterior margin: (0) not carinate; (1) carinate.
73. [G49; E20; DE38] Propodeal pit: (0) set into triangular recess; (1) not set into a triangular recess.
74. [G50] Fore wing, intersection between 1a. M-cu (1st recurrent) and 2nd submarginal cell: (0) near of after 1-rm; (1) near the middle; (2) before 1-rm.
75. [E27; DE39] Fore wing, marginal cell: (0) acute; (1) truncate
76. [G51; E28] Fore wing, distal venation of front wing: (0) strong; (1) weakened.
77. [G52; E29] Distal hamuli: (0) irregularly spaced; (1) uniformly spaced and numerous.
78. [G53; E30] Anterior surface of T1: (0) not depressed; (1) depressed, forming an acarinarium.
79. [G54; E64] Apical margin of T1-2: (0) not produced; (1) depressed and rimmed.
80. [G54; E64] Apical margin of T1-2: (0) without vibrissae; (1) with vibrissae.
81. [CC28] Apical margin of T1-2: (0) without orla; (1) with orla.
82. [G55; P31] T5: (0) without pre-pygidial fimbriae; (1) with pre-pygidial fimbriae.
83. [G56; P31; E31] T5 pre-pygidial fimbriae: (?) inapplicable; (0) not cleft; (1) medially cleft.
84. [G57] S1 ventral surface: (0) not modified; (1) with tubercle or spine.
85. [GNOT; E33, DE48] S4, gradulus: (0) absent or fused with antecosta; (1) present, clearly separated from antecosta.
86. [Pc11] Median expansion of epistomal ridge adjacent to the insertion of eutentorial arm to head capsule: (0) short; lengthless than 1.0× antennal foramen diameter (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 4A, D, I, K); (1) long; length more than 1.5× antennal foramen diameter (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 4B, C, E–H, J).
87. [Pc12] Ventral ridge of clypeus (modified from Roig-Alsina & Michener, 1993: character 17): (0) broad, at least 0.33× antennal foramen diameter (Meira e Gonçalves, 2018: Figs 4A–C, E, G, H, 14A); (1) reduced to a small strip, less than 0.33× antennal foramen diameter (Meira e Gonçalves, 2018: Figs 4D, F, I–K, 16C).

88. [Pc26] Attachment of the thickening of secondary tentorial bridge to the internal surface of head capsule (modified from Roig-Alsina & Michener, 1993: character 14): (0) not reaching the ventral margin of antennal foramen, delimiting a broad subantennal area (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 4B); (1) reaching the inferior margin of antennal foramen, leaving no space between the thickening and the foramen (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. 4A, F–J).
89. Tentorium, fan-shaped sheet of posterior tentorial arm: (0) uniform; (1) with a posterodorsal branch.
90. [MG105; Pa01] Prosternum, basisternum, anterior process: (0) not expanded laterally (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3A); (1) expanded laterally (Porto et al., 2016a: Fig. 2N).
91. [MG106] Prosternum, furcasternum, ventral surface, posterior extensions of the basisternal carina: (0) narrow (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 1A); (1) broad (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3A).
92. [MG107] Prosternum, basisternum, ventral surface, anterior extensions of the basisternal carina: (0) incomplete (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 1A); (1) complete (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3A).
93. [MG108] Prosternum, basisternum, basisternal carina: (0) not developed as a strong lamella (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 1A); (1) developed as a strong lamella (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3A).
94. Prosternum, basisternum, profurcal pit margin: (0) not produced and/or angled (Meira e Gonçalves, 2018: Figs. 1A, S3A); (1) produced and rounded.
95. Prosternum, profurca, anterior margin of the horizontal plate of the profurca: (0) not reaching the extremity of the ventral profurcal lamella (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. S1B, S3B-D); (1) reaching the extremity of the ventral profurcal lamella.
96. Prosternum, profurca, ventral part of the horizontal plate of the profurca: (0) united in the prodiscriminal lamella (Meira e Gonçalves, 2018: Fig. S1C); (1) separated.
97. [MG110] Prosternum, profurca, anterior process of the dorsal profurcal lamella: (0) not bifid, dorsal lobe short (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3B, D); (1) bifid, dorsal lobe long (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3C).

98. [MG111] Prosternum, profurca, posterodorsal profurcal apodeme: (0) slightly pronounced and not sharp (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3B, C); (1) pronounced and sharp (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3D).
99. [MG112; Pa07] Prosternum, basisternum, surface of the anterior process: (0) smooth (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3A); (1) with a series of well-demarcated transverse areas of weakened sclerotization (Porto et al., 2016a: Fig. 2M).
100. [MG113] Propleuron, angle of the propleural arm: (0) $\geq 120^\circ$ (Meira & Gonçalves, 2018: Figs. 1B and S3F); (1) $119-106^\circ$ (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3E); (2) $105-100^\circ$; (3) $< 100^\circ$.
101. [MG114] Propleuron, lateral propleural area, posterior lamella of the dorsal margin: (0) present (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 1B and S3E); (1) absent (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3F).
102. [MG115] Propleuron, ventral propleural area, lateral coxal condyle: (0) with a lateral expansion forming a lateral process (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3G); (1) without a lateral expansion (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S2B).
103. [MG116] Propleuron, cervical prominence origin: (0) posteriorly to the anterior margin of the ventral propleural area (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3H); (1) along or very close to the anterior margin of the ventral propleural area (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S2A).
104. [MG117; Pa15] Propleuron, propleural arm sheet: (0) slender, length more than 2.5 times its width (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3E, F); (1) broad, length less than or equal to 2.0 times its width (Porto et al., 2016a: Fig. 5B, D, G, K-M).
105. [MG118; Pa22] Mesofurca/metafurca, mesofurcal bridge, round apodemes: (0) absent (Porto et al., 2016a: Fig. 8A, B, E, G, H, J, O, P); (1) present (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3I).
106. [MG119] Mesofurca/metafurca, mesofurcal bridge, round apodemes: (0) not spinelike (Meira & Gonçalves, 2018: Figs. 1A and S2C); (1) spinelike (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3I).
107. [MG120] Mesofurca/metafurca, mesofurcal bridge, median lamellae: (0) weakly produced (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3J); (1) strongly produced (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S2D).

108. Mesofurca/metafurca, mesofurcal bridge, triangular median impression of the mesofurcal bridge (0) present (Meira e Gonçalves, 2018: Figs. 1C, S2C, S3I; (1) absent (Porto et al., 2016: Figs. A-E, G, P).
109. [MG121] Mesophragma, longitudinal ridge length: (0) reaching the pseudophragmal lobe (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 1D); (1) reaching the mesophragmal lateral ridge (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3K).
110. [MG122] Mesophragma, posteroventral margin, midventral notch: (0) shallow (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 1D); (1) deep (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3K).
111. [MG123; Pa26] Mesophragma, lateral ridge: (0) subtle arched and weakly convergent posteriorly (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 1D); (1) parallel and strongly convergent posteriorly (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3K).
112. Mesophragma length: (0) 1.5x longer than wider; (1) less than 1.2x longer than wider. (1: Habralictus + Caenohalictus)
113. [MG124] Mesoscutellum, scutoscutellar ridge, longitudinal carina: (0) absent (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3M); (1) present (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3L).
114. [MG125] Axillar, axillar fossa: (0) expanded in the middle of scutellar crest (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3L); (1) expanded to the base of scutellar crest (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3M). [on *Temnosoma* the fossa is closed by the expansion of scutellar crest].
115. [MG126] Metanotum, trans-metanotal suture: (0) transverse (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. 2B); (1) diagonal (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3N).
116. [MG127] Propodeum, lateral carinae : (0) present (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3P); (1) absent (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3O).
117. [MG128] Propodeum, lateral surface, lateral submarginal pit: (0) shallow, ending near lateral carinae (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3O); (1) deep, extending from lateral carina almost one half of posterior submarginal pit (Meira & Gonçalves, 2018: Fig. S3P).
118. Sting, 7th hemitergite, position of the spiracle on the 7^o hemitergite: (0) near the lateral portion of the marginal ridge, however the atrium does not touch the marginal ridge (Packer, 2003: Fig. 5A); (1) touching the lateral portion of the marginal ridge (Packer, 2003: Fig3E).

119. Sting, length of the lateral portion of the marginal ridge: (0) ending before the posterior margin (Eickwort, 1969. Fig. 72); (1) reaching the posterior margin (Packer, 2003: Fig. 3E).
120. Sting, 7th hemitergite, shape of the anterior margin of the apodemal region of the marginal ridge: (0) angled (Eickwort, 1969: Fig. 72; Packer, 2003: Fig. 4D); (1) curved; (2) truncated.
121. Sting, 7th hemitergite, lamina spiracularis, middle of the apodemal region of the marginal ridge: (0) not produced; (1) with spine; (2) with callus.
122. Sting, 8th hemitergite, posterior expansion: (0) absent (Packer, 2003: Fig. 6A e vetorização A. Callichroa); (1) present (Eickwort, 1969: Fig. 71; Packer, 2003: Fig. 6E).
123. Sting, 8th hemitergite, apodeme, carina forming a high lamella posteriorly: (0) absent (Eickwort, 1969: Fig. 71); (1) present.
124. Sting, second valvifer, apical process: (0) gradually angled (Packer, 2003: Fig. 9A); (1) aciculiform (Eickwort, 1969: Fig.71)
125. Sting, furcula: (0) dorsal arm length less than 1/3 of the ventral arm length (Packer, 2003: Fig. 11E); (1) length of the dorsal arm between 1/3 and 2/3 of the ventral arm length (vetorização M. guimaresi); (2) length of the dorsal arm greater than 2/3 of the ventral arm length (Eickwort, 1969: Fig. 73).
126. Sting, furcula, dorsal arm form: (0) not expanded (Eickwort, 1969: Fig. 74); (1) expanded (Packer, 2003: Fig. 11D).
127. [E34; DE54] Labrum, distal process: (0) present; (1) absent.
128. Labrum, distal process: (0) short; (1) elongate.
129. [G58; DE54] Labrum: (0) without a basal elevation; (1) with basal elevation.
130. Clypeus: (0) with yellow acula; (1) without macula.
131. [G59] Frons: (0) without long and erect branched setae; (1) with long and erect branched setae.
132. [60; E35; DE50] Relative lengths of F1 versus length of F2: (0) F1 equal to F2; (1) F1 shorter than F2; (2) F1 longer than F2.

133. [G61; E67] F11. Apex shape: (0) unmodified; (1) hooked.
134. [G62; DE53] Antenna: (0) without defined sensilla placodea plate areas; (1) with sensilla placodea plate areas.
135. [E63; E69] Metatibia, inner spur: (0) serrate; (1) pectinate.
136. [G65] Metatibia: (0) without row of erect setae; (1) with a row of erect setae with approximately same tibial diameter.
137. [G64; E36] Propodeum, spiracle surrounding pubescence: (0) without dense plumose setae; (1) with dense plumose setae.
138. [G66; E37; P33] T7: (0) without apical carina; (1) apical carina produced as a false apex, similar to a pygidial plate.
139. [GM68] T7, apical carina (?) inapplicable; (0) without notch; (1) with notch
140. [G67; E70] T7, apex: (0) without notch; (1) with notch.
141. [G68.; E38; DE59] Apical margin of proctiger: (0) without anal filaments; (1) with short anal filaments.
142. [G69; E39; DE60]. Apical margin of proctiger: (0) without microtrichiae; (1) with microtrichiae.
143. [G70; E40; DE61] S3, apex: (0) without medio-apical process; (1) with weakly projected medio-apical process; (2) with strongly projected medio-apical process.
144. [G71; DE61] S3, apex: (0) not notched; (1) medially notched.
145. [G72] S3: (0) without longitudinal sulcus; (1) with longitudinal sulcus.
146. [G73; E41; DE63]. Gradulus of S4: (0) continuous; (1) medially interrupted.
147. [G74; E43; DE65] S4, apicolateral margin: (0) without lateral processes; (1) with lateral processes. The processes modifications occurs in different groups with different degrees, possible more informative to solve species relationships.
148. [CC42, 43] S4, lateral process, shape: (?) inapplicable, (0) broadened; (1) long and narrow; (2) spatulate; (3) very long

149. [CC44] [G75] [E43] [DE65]. S4, medioapical margin: (0) straight; (1) medially concave.
150. [CC44] [G75] [E43] [DE65]. S4, medioapical margin: (0) not spined; (1) spined.
151. [G76-77; E45] S4, medial surface: (0) without setal patch; (1) with triangular setal patch; (2) with circular setal tuft.
152. [G78] S5, apical margin: (0) without setal tuft; (1) with tuft of long setae.
153. [G79; E46] Medio-apical margin of S5: (0) straight; (1) emarginate or cleft.
154. [G80; E47; DE70] Gradulus of S6: (0) continuous; (1) medially interrupted.
155. [G81; E48; DE71] Medio-apical margin of S6: (0) continuous, straight; (1) cleft.
156. [E49] [DE72]. Apical margin of S7: (0) continuous, straight; (1) with median process; (2) with lateral processes.
157. [G83; P36]. S8: (0) sclerotized, with unique apical projections and usually with moderate basal arms; (1) membranous, without an apical projection
158. [G84; E50; DE73]. Apical margin of S8: (0) continuous, straight; (1) with median process.
159. [G85] S8: (0) without spicule; (1) with spicule.
160. [G86; E52; DE74] Point of fusion between S7 and S8: (0) at apodeme apex; (1) before apodeme apex.
161. S9, anal filaments on apical margin of proctiger: (0) absent; (1) present.
162. [G87; E54; DE77] Gonobase, dorsal lobes: (0) narrow, situated between apodemes of penis valves in dorsal view; (1) broad, situated at or lateral to apodemes of penis valves in dorsal.
163. [GM84] Gonobase, ventral bridge: (0) present; (1) absent.
164. [G88] Gonocoxite, width: (0) narrow than gonobase; (1) distinctly broader than gonobase.
165. [GM86] Dorsal surface of the gonocoxite: (0) not depressed; (1) with basal depression.

166. [G89; E55] Volsella, inner apical corner: (0) variously produced; (1) modified into a thin hook (2) acute.
167. [G90] Volsella, outer basal corner: (0) rounded; (1) acuminate or indented.
168. [G91] Volsella, main axis: (0) longitudinal; (1) oblique.
169. [G92] Gonapophysis, width: (0) medially broad; (1) entirely narrowed.
170. [G93; E56; DE81] Gonapophysis, ventral surface, prong: (0) narrow, less than one half gonapophysis width; (1) broad, as wide as gonapophysis.
171. [G94; E71] Gonapophysis, dorsal surface: (0) without process; (1) with long, anteriorly directed process.
172. [G95] Gonapophysis, dorsal surface: (0) without ridge; (1) ridged.
173. [CC37] Gonapophysis, dorsal surface: (0) without crest; (1) with crest.
174. [G96] Gonapophysis, outer surface: (0) not indentate; (1) indentate.
175. [G97] Gonostylus, parapepial lobe: (0) not visible; (1) clearly present; (2) enlarged.
176. [G101; E58; DE78] Gonostylus, basal process: (0) inconspicuous; (1) conspicuous.
177. [G98, 100] Gonostylus ventral process: (0) not enlarged, digitiform; (1) enlarged internally.
178. [GM85] Gonostylus, ventral lobe: (0) not retrorse; (1) retrorse and spatulate.
179. [G103] Gonostylus: (0) externally contiguous with gonocoxite, not clearly constricted at base; (1) clearly constricted at base.
180. [G99] Gonostylus, dorsal lobe: (0) inconspicuous; (1) conspicuous.
181. [G99] Gonostylus, dorsal lobe, base shape: (?) inapplicable; (0) basally not expanded (1) basally expanded (2) basally acute.
182. [G99] Gonostylus, dorsal lobe, apex shape: (?) inapplicable; (0) apex not projected (1) apically projected.

ANEXO 2. ÁRVORE CONSENSO ESTRITO PARA A TRIBO AUGOCHLORINI.

