

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ANDERSON LEPECO

**SELEÇÃO DE PRIORS PARA A CALIBRAÇÃO DO RELÓGIO MORFOLÓGICO
NA ESTIMATIVA DOS TEMPOS DE DIVERGÊNCIA DA FAMÍLIA
SCOLEBYTHIDAE (HYMENOPTERA: ACULEATA)**

CURITIBA

2021

ANDERSON LEPECO

**SELEÇÃO DE PRIORS PARA A CALIBRAÇÃO DO RELÓGIO MORFOLÓGICO
NA ESTIMATIVA DOS TEMPOS DE DIVERGÊNCIA DA FAMÍLIA
SCOLEBYTHIDAE (HYMENOPTERA: ACULEATA)**

Monografia apresentada como requisito parcial
para obtenção do grau de Bacharelado em
Ciências Biológicas do Setor de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Gabriel A. R. Melo
Coorientador: Dr. Brunno B. Rosa

CURITIBA

2021

AGRADECIMENTOS

Quero agradecer aos companheiros e companheiras que o curso de ciências biológicas me trouxe, em especial à Lorena, minha força e inspiração durante os dias que conduzi o presente projeto. Também tenho gratidão especial pelo Felipe Walter e pela Natalia, meus principais parceiros e apoiadores ao longo do curso, sem os quais eu certamente não teria ido tão longe. Agradeço também aos meus amigos Bruna Zorek, Danrley, Felipe Gomide, Larissa Carloto, Leonardo Baldissera e Pedro Noga.

Sou grato a todos os meus orientadores ao longo do curso, em especial ao Professor Gabriel, orientador deste trabalho, minha maior inspiração como professor, pesquisador e profissional. Agradeço também ao Professor Rodrigo Gonçalves e ao professor Andrey Andrade, pelo incentivo e pelo conhecimento compartilhado. Agradeço também ao Brunno Rosa, por ser um grande orientador, colega e amigo.

Tive muita sorte de ter convivido com grandes pesquisadores no Laboratório de Abelhas e no Laboratório de Biologia Comparada de Hymenoptera. Sou grato ao André Martins, à Camila Costa, à Cindy, ao David Muniz, ao Diego Barbosa, à Julia Henke, à Leticia Graf, ao Marcos Fianco, à Priscila Soares, e principalmente ao Odair Milioni, com os quais aprendi as maiores lições que levarei comigo para toda minha carreira acadêmica.

Por fim, agradeço aos avaliadores Diego Porto e Marcos Barbeitos por terem aceitado o convite de participar da minha banca e pelos comentários e sugestões que engrandeceram o trabalho.

RESUMO

Diversos processos biológicos só podem ser compreendidos a partir do conhecimento sobre as relações filogenéticas entre os organismos. Durante muito tempo, filogenias morfológicas foram construídas quase exclusivamente por meio do critério de parcimônia. Recentemente, vários avanços na modelagem de caracteres morfológicos vêm aprimorando a exploração destes por métodos baseados em modelos probabilísticos. Sob uma perspectiva bayesiana, isso nos permite estimar as idades de divergência entre os grupos, fazendo uso máximo da informação contida no registro fóssil pelo método de *tip-dating*. No presente trabalho, foram comparados os desempenhos de diferentes combinações de priors na datação de divergências da família *Scolecbythidae*. Essa família de vespas aculeadas é a menor da superfamília *Chrysidoidea*, sendo representada atualmente por apenas sete espécies descritas para a fauna vivente. Por outro lado, o registro fóssil da família inclui 20 espécies distribuídas ao longo do Cretáceo, Eoceno e Mioceno. A partir de uma nova matriz morfológica, nós reconstruímos a filogenia da família e avaliamos a utilização de diferentes priors para (1) o relógio de árvore, (2) a idade da raiz da árvore, (3) a taxa de relógio e (4) a interpretação para a proporção de diversidade amostrada. As análises foram comparadas utilizando *Bayes Factors* (KRS) e as estimativas para as idades. *Scolecbythidae* é recuperada como grupo irmão de uma família nova de vespas reconhecida a partir de inclusão em âmbar burmês. Observou-se que as análises que melhor se ajustaram aos dados foram as que utilizaram o modelo *Fossilized Birth-Death* e um prior de raiz mais antigo. Não foram observadas alterações consistentes nas árvores quando mudamos a interpretação para a proporção de diversidade amostrada. As idades recuperadas pelas análises com melhor desempenho na comparação de valores de KRS não apresentam respaldo no registro fóssil de vespas aculeadas. Apesar de *Scolecbythidae* estar aparentemente restrita ao Gondwana durante o Cretáceo, não é possível atribuir uma história de vicariância ao grupo a partir dos resultados obtidos, dadas as idades muito recentes recuperadas para as divergências terminais. É discutida a influência da seleção de priors sobre o relógio morfológico e a importância de se definir priors para a idade da raiz e a taxa de relógio. A matriz de dados morfológicos apresentada neste trabalho produz resultados bastante consistentes, sendo promissora para avaliações futuras de metodologias para datação morfológica. Além disso, a família *Scolecbythidae* se mostra como boa candidata a modelo para testes do relógio morfológico, dada a sua característica relictual na fauna vivente e o conservadorismo morfológico.

Palavras-chave: *Chrysidoidea*, fósseis, filogenia, inferência bayesiana, datação

ABSTRACT

Many biological processes can only be understood under the knowledge about the phylogenetic relationships among organisms. For many years, morphological phylogenies were mostly generated by methods based on the parsimony criterium. Recent progress on the modelling of morphological characters has been improving our capacity to infer phylogenies based on probabilistic models. Under a Bayesian perspective, this allows us to estimate divergence times, making better use of the information contained in the fossil record with a tip-dating approach. In the present study, different sets of priors were compared for the estimation of divergence times of the family *Scolebythidae*. This aculeate family is the least diverse among extant Chrysidoidea, with seven species described so far. On the other hand, the fossil record of the family is relatively rich, with 20 species described from deposits dated from the Cretaceous, Eocene and Miocene. Using a novel morphological matrix, we inferred the phylogeny of the family and tested different priors for (1) the tree clock model, (2) the root age, (3) the clock rate and (4) the interpretation for the sample probability of extant terminals. The different analyses were compared using Bayes Factors (KRS) and the divergence time estimates. *Scolebythidae* is recovered as sister group to a new family of wasps found in mid-Cretaceous Burmese amber. Analyses with better performance were those using the Fossilized Birth-Death model and a relatively older root age prior. There were no consistent variations among the results using different interpretations for the sample probability of extant terminals. Analyses favored by KRS retrieve older age estimates, with no support in the aculeate wasp fossil record. Although the family was apparently restricted to the Gondwana during the Cretaceous, our results do not allow for a vicariant interpretation for its biogeography. This results mainly from the younger estimates for terminal divergences. The influence of prior selection is discussed, as well as the importance of specifying priors for the root age and clock rates. The morphological matrix introduced in the present work produces consistent results and offers a promising dataset for future tests concerning morphological dating. Finally, *Scolebythidae* is an interesting group for the exploration of the morphological clock, given its relict condition in the extant fauna and its evolutionary inertia in external morphology.

Key words: Chrysidoidea, fossils, phylogeny, Bayesian inference, dating

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Relações filogenéticas entre as espécies de Scolebythidae com base na árvore de consenso construída por análise de parcimônia com pesos iguais. Espécies fósseis são indicadas pelo símbolo de cruz. Apenas mudanças não ambíguas foram mostradas. Esferas pretas indicam mudanças únicas, enquanto esferas brancas indicam múltiplas mudanças independentes. Números acima das esferas indicam o número do caráter, enquanto números abaixo indicam o estado adquirido. **23**

Figura 2. Relações filogenéticas entre as espécies de Scolebythidae com base na única árvore obtida pela análise de parcimônia com pesagem implícita ($k = 3$). Os valores em vermelho indicam os valores de GC obtidos pela análise de reamostragem simétrica. Espécies fósseis são indicadas pelo símbolo de cruz. Apenas mudanças não ambíguas foram mostradas. Esferas pretas indicam mudanças únicas, enquanto esferas brancas indicam múltiplas mudanças independentes. Números acima das esferas indicam o número do caráter, enquanto números abaixo indicam o estado adquirido. **24**

Figura 3. Relações filogenéticas entre as espécies de Scolebythidae com base na árvore de consenso obtida por inferência bayesiana. Valores nos nós denotam a probabilidade posterior para o clado. Comprimentos de ramos proporcionais ao número esperado de mudanças. Espécies fósseis são indicadas pelo símbolo de cruz. **26**

Figura 4. Comparação das estimativas de tempo de divergência entre análises que não consideraram um prior de idade para a raiz. A) Análise 13: FBD, sampleprob = 1; B) Análise 14: FBD, sampleprob = 0,875; C) Análise 15: FBD, sampleprob = 0,002; D) Análise 16: FBD, sampleprob = 0,0002; E) Análise 20: Modelo de árvore uniforme. Barras nos nós indicam o intervalo de confiança abrangendo 95% dos valores com maior densidade posterior. **31**

Figura 5. Comparação das estimativas de tempo de divergência entre análises com diferentes priors para a idade da raiz, representando a divergência entre Chrysidoidea e os outros Aculeata. A) Análise 2: baseado na idade de Bethyloymidae; B) Análise 6: baseado na idade obtida por Branstetter et al. (2017); C) Análise 10: baseado na idade obtida por Peters et al. (2017); D) Análise 14: sem um prior especificamente definido para a idade da raiz. Todos os modelos ilustrados utilizaram o modelo Fossilized Birth-Death e sampleprob = 0,875. Barras nos nós indicam o intervalo de confiança abrangendo 95% dos valores com maior densidade posterior. **33**

Figura 6. Comparação das estimativas de tempo de divergência entre análises com diferentes relógios de árvore. A) Análise 5: FBD, prior de raiz baseado na idade obtida por Branstetter et al. (2017); B) Análise 18: modelo uniforme, prior de raiz baseado na idade obtida por Branstetter et al. (2017); C) Análise 9: FBD, prior de raiz baseado na idade obtida por Peters et al. (2017); D) Análise 19: modelo uniforme, prior de raiz baseado na idade obtida por Peters et al. (2017). Nas análises de FBD, sampleprob = 1. Barras nos nós indicam o intervalo de confiança abrangendo 95% dos valores com maior densidade posterior. **34**

Figura 7. Estimativa dos tempos de divergência das linhagens de Scolebythidae com base no relógio morfológico, de acordo com as configurações da análise com melhor valor de KRS (análise 11). As cores de fundo indicam os períodos geológicos de acordo com as figuras anteriores. **39**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Diversidade de Scolebythidae.....**10**

Tabela 2 Valores de verossimilhança marginal (MgL) e KRS para cada conjunto de priors avaliado. As comparações foram feitas em relação à análise com maior MgL utilizando cada modelo de relógio de árvore.....**28**

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2 OBJETIVOS.....	12
2.1. Objetivo geral	12
2.2. Objetivos específicos	12
3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	13
4.1 Amostragem de terminais	17
4.2 Caracteres morfológicos.....	18
4.3 Análises filogenéticas	19
4.4 Estimativa dos tempos de divergência e seleção de priors.....	20
5 RESULTADOS.....	22
5.1 Análises filogenéticas	22
5.2 Comparação entre modelos e priors.....	26
5.3 Estimativa dos tempos de divergência	28
6 DISCUSSÃO	35
7 CONSIDERAÇÕES FINAIS	44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	45
APÊNDICE A	53
APÊNDICE B	55
APÊNDICE C	80
APÊNDICE D	84
APÊNDICE E	85
APÊNDICE F.....	86

1. INTRODUÇÃO

A compreensão de diversos processos biológicos, como a origem e formação de padrões biogeográficos, só é possível sob a luz do conhecimento sobre as relações de parentesco entre os representantes dos grupos investigados. Dentre as fontes de informação utilizadas para reconstruir filogenias, podemos citar as sequências moleculares (e.g., DNA, RNA, proteínas), características anatômicas discretas, padrões comportamentais, e variáveis morfométricas. Reconstruções filogenéticas a partir deste último tipo de dado são tradicionalmente conduzidas com uso do critério de parcimônia (WRIGHT, 2019), segundo o qual a topologia com o menor número de mudanças deverá ser aquela aceita como descrevendo a história evolutiva mais provável para um grupo. Essa abordagem difere daquela mais comumente usada para dados moleculares, onde se faz uso de modelos paramétricos que incluem taxas de mudança entre diferentes estados, dentre outras variáveis, que irão determinar em conjunto a história evolutiva mais provável (BROMHAM *et al.* 2017).

Com a popularização de métodos utilizando modelos estatísticos de reconstrução filogenética para dados moleculares, modelos descrevendo a evolução de caracteres morfológicos também foram adaptados, desenvolvidos e aprimorados nas últimas décadas (LEWIS, 2001; KLOPFSTEIN *et al.* 2015; TARASOV, 2019). Métodos baseados em inferência bayesiana têm recebido destaque especial neste sentido, uma vez que permitem a combinação de diferentes fontes de informação, enquanto lidam com as incertezas provenientes de cada uma delas (RONQUIST *et al.* 2012a; DOS REIS *et al.* 2016; WRIGHT, 2019). Essa abordagem permite que as divergências entre os terminais possam ser estimadas, construindo árvores filogenéticas onde os comprimentos de ramos correspondem ao tempo em unidades absolutas, medido na escala de milhões de anos. Nesse quesito, o registro fóssil tem papel fundamental, uma vez que fornece idades mínimas para a origem de determinados grupos, ancorando a calibração de árvores filogenéticas (YANG e RANNALA, 2006).

Na inferência bayesiana de filogenias, o que irá influenciar o resultado obtido será a combinação do modelo, definido a partir de um conjunto de parâmetros, e das probabilidades prévias associadas aos valores assumidos por esses parâmetros, as quais chamamos de *priors*. Apesar de haver uma extensa literatura sobre os efeitos da escolha de diferentes modelos e priors na estimativa de idades de divergência, a maior parte dos trabalhos se baseia unicamente em sequências moleculares ou na

combinação destas com dados morfológicos (LEE *et al.* 2014; SIMÕES *et al.* 2020). O aprimoramento de técnicas fazendo uso do relógio morfológico é essencial, uma vez que esse tipo de dado é o mais acessível para a maior parte dos grupos, além de ser a única fonte de informação disponível no caso de táxons fósseis. Estas ferramentas se tornam ainda mais úteis no caso de grupos com grande diversidade extinta, onde a maior parte da informação é derivada da observação dos táxons fósseis, principalmente quando não há dados moleculares para as espécies viventes ou quando estas são dificilmente coletadas (WIENS, 2004).

Um grupo de insetos ainda pouco compreendido, mas com registro fóssil relativamente rico, são as vespas da família *Scolebythidae* (Hymenoptera: Aculeata: Chrysidoidea). Essa família inclui parasitoides de larvas de besouros brocadores de madeira (BROTHERS, 1981; MELO, 2000). Dentre as famílias de Chrysidoidea, *Scolebythidae* é a que possui menor diversidade vivente, com sete espécies descritas (e pelo menos uma não descrita) distribuídas em quatro gêneros: *Clystopsenella* Kieffer, *Pristapenesia* Brues, *Scolebythus* Evans e *Ycaploca* Nagy (ver Tabela 1). Essas vespas são muito raramente encontradas, tendo sido coletadas em florestas úmidas da região Neotropical, África do Sul, Madagascar, China, Tailândia, Austrália, Fiji, Nova Caledônia e Nova Zelândia (EVANS, 1963; NAGY, 1975; GAULD, 1995; AZEVEDO, 1999; BEAVER, 2002; AZEVEDO *et al.* 2011; BROTHERS, 2011; LEPECO e MELO, 2021a). A diversidade fóssil descrita para a família atualmente compreende 20 espécies distribuídas em depósitos de âmbar do Cretáceo (Líbano e Myanmar), Eoceno (Oise e Báltico) e Mioceno (República Dominicana) (PRENTICE *et al.* 1996; LACAU *et al.* 2000; ENGEL e GRIMALDI, 2007; ENGEL, 2015; LEPECO e MELO, em revisão).

Tabela 1. Diversidade de Scolebythidae.

Espécie	Autor e ano	Origem
<i>Acanthabythus exilispinus</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Arcapenesia compacta</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Burmapenesia iridescens</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Burmapenesia longicephala</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Cephalobythus clypeatus</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Cephalobythus deformis</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Cephalobythus gladius</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Cephalobythus simplex</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Clystopsenella australiana</i>	Lepeco & Melo, 2021	Austrália (vivente)
<i>Clystopsenella longiventris</i>	Kieffer, 1911	Região Neotropical (vivente)
<i>Clystopsenella mirabilis</i>	Engel, 2015	Âmbar Dominicano (Mioceno)
<i>Cretopsenella spinifera</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Eobythus patriciae</i>	Lacau <i>et al.</i> 2000	Âmbar de Oise, França (Eoceno)
<i>Gnathapenesia burmensis</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Libanobythus milkii</i>	Prentice & Poinar, 1996	Âmbar Libanês (Cretáceo)
<i>Pristapenesia inopinata</i>	(Prentice & Poinar, 1996)	Âmbar Dominicano (Mioceno)
<i>Pristapenesia stricta</i>	(Azevedo, 1999)	Brasil (vivente)
<i>Pristapenesia asiatica</i>	Azevedo <i>et al.</i> 2011	Sudeste Asiático (vivente)
<i>Pristapenesia primaeva</i>	Brues, 1933	Âmbar Báltico e Rovno (Eoceno)
<i>Rhynchopsenella argentea</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Rhynchopsenella bicarinata</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Rhynchopsenella diaphanae</i>	Lepeco & Melo, 2021*	Âmbar Burmês (Cretáceo)
<i>Scolebythus madecassus</i>	Evans, 1963	Madagascar (vivente)
<i>Uliobythus terpsichore</i>	Engel & Grimaldi, 2007	Âmbar Libanês (Cretáceo)
<i>Ycaploca evansi</i>	Nagy, 1975	África e Oceania (vivente)
<i>Ycaploca fijianus</i>	Beaver, 2002	Fiji (vivente)
<i>Zapenesia libanica</i>	Engel & Grimaldi, 2007	Âmbar Libanês (Cretáceo)

*espécies devidamente registradas no ZooBank, apesar do trabalho estar em revisão

Propostas filogenéticas foram feitas para a família com base em dados morfológicos originalmente compilados por Carpenter (1999). Posteriormente, novos caracteres e terminais foram adicionados por Lacau *et al.* (2000), Engel e Grimaldi (2007) e Engel *et al.* (2013). Algumas das limitações destas propostas filogenéticas foram o pequeno número de caracteres utilizados e a inclusão de táxons erroneamente interpretados como membros de Scolebythidae (ENGEL e GRIMALDI, 2007; CAI *et al.* 2012; ENGEL *et al.* 2013; COCKX e MCKELLAR, 2016; ZHANG *et al.* 2020), devidamente

realocados em Lepeco e Melo (em revisão). A família se trata de um caso interessante para explorar a datação de divergências com o uso de dados morfológicos, uma vez que a diversidade vivente é pequena e o registro fóssil é abundante. O grupo já foi utilizado por Rosa *et al.* (2019) para avaliar diferentes métodos de particionamento morfológico para inferência de filogenias em uma perspectiva bayesiana. Além disso, a família se mostra interessante do ponto de vista evolutivo, por conta da estase morfológica encontrada em comparação com outras linhagens de Chrysidoidea.

No presente trabalho, foi utilizado um conjunto de dados morfológicos expandido para estimar os tempos de divergência em *Scolebythidae* e comparar os efeitos de diferentes modelos e priors sobre as idades recuperadas. Aqui, os diferentes modelos representam questões para as quais o nosso conjunto de dados se mostra adequado. A primeira delas é: qual a influência da utilização de um modelo que leva em consideração a taxa de fossilização na estimativa das divergências, quando comparamos com um modelo que não especifica um prior para isso? O nosso conjunto de dados se mostra interessante desse ponto de vista, uma vez que há grande proporção de fósseis em relação aos táxons viventes, com amostragem quase completa da diversidade fóssil conhecida na nossa matriz. A segunda questão é: uma vez que utilizamos um modelo que leva em consideração a cobertura de amostragem dos táxons viventes, qual o valor mais apropriado para esse parâmetro? Na nossa matriz, quase todos os representantes do grupo interno (*Scolebythidae*) foram amostrados, mas a representatividade de outros aculeados, que compõem o grupo externo, é ínfima. Nesse contexto, buscou-se entender qual a influência da escolha de diferentes valores para esse parâmetro, refletindo amostragens completas ou incompletas. A terceira e última questão se relaciona de forma geral à melhor configuração para a idade da raiz de uma árvore filogenética: o prior que melhor se ajusta aos dados é aquele que necessariamente melhor condiz com informações sobre fósseis não incluídos na análise? Para responder a essa questão, comparamos as idades recuperadas pelo modelo com melhor desempenho àquelas dos fósseis de *Aculeata* não incluídos nas análises presentes.

2 OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Reconstruir as relações de parentesco simultaneamente à estimação dos tempos de divergências em *Scolecobythidae*, buscando pelo melhor conjunto de *priors* sob uma perspectiva bayesiana.

2.2. Objetivos específicos

- Comparar as relações de parentesco recuperadas pelas diferentes análises implementadas;
- Avaliar diferentes modelos e efeitos de diferentes priors com base em valores de *Bayes Factors* (BF) comparados conforme usando a *Kass & Raftery's statistic* (KRS);
- Compreender o efeito dos modelos e priors utilizados sobre as estimativas para as idades de divergência;
- Discutir o impacto das idades obtidas para as possíveis interpretações biogeográficas.

3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Durante um longo período da história da biologia comparada, a investigação das relações de parentesco entre os táxons foi baseada unicamente em dados morfológicos, analisados principalmente sob a perspectiva da parcimônia (WRIGHT, 2019). Segundo esse critério, a melhor árvore filogenética é aquela que implica em um menor número de mudanças ao longo da evolução das linhagens incluídas (FARRIS, 1970). A partir dos avanços científicos e tecnológicos que permitiram o sequenciamento de material genético, modelos estatísticos foram desenvolvidos com o objetivo de descrever a evolução de sequências moleculares de forma mais realista (FELSENSTEIN, 1973, 1981). Assim sendo, métodos baseados em máxima verossimilhança e inferência bayesiana se tornaram mais usuais na inferência filogenética utilizando dados moleculares. Por outro lado, a parcimônia se manteve como o método mais utilizado para análises baseadas unicamente em dados morfológicos (WRIGHT e HILLIS, 2014).

Apesar da ênfase dada aos dados moleculares como fonte de informação para reconstruir a história evolutiva da biota terrestre, a morfologia ainda é a única alternativa para estudar a macroevolução e inferir relações de parentesco entre linhagens fósseis (SIMÕES *et al.* 2020). Além disso, matrizes morfológicas permitem uma maior amostragem da diversidade em termos taxonômicos, pela inclusão de linhagens para as quais não existem sequências moleculares, e em termos temporais, permitindo a amostragem de táxons ao longo do tempo geológico (LEE *et al.* 2014). Logo, ampliar o conhecimento sobre o uso de dados morfológicos na inferência filogenética pode impactar as áreas da biologia evolutiva e comparada como um todo (SIMÕES *et al.* 2020).

Nas últimas duas décadas, diversos avanços foram obtidos para a análise de dados morfológicos por métodos baseados em modelos probabilísticos (WRIGHT, 2019). Isso reforçou o debate sobre qual metodologia é a mais adequada para se analisar matrizes morfológicas. Há muito já é conhecida a baixa capacidade da parcimônia em lidar com mudanças sucessivas acumuladas ao longo de uma linhagem, resultando no efeito de atração de ramos longos (FELSENSTEIN, 1978). Muitos trabalhos recentes sugerem que a utilização de modelos probabilísticos fornece resultados mais precisos em comparação com a parcimônia por conta de diversos fatores (ver WRIGHT e HILLIS, 2014; O'REILLY *et al.* 2016; 2018; PUTTICK *et al.* 2019). Por outro

lado, ainda há trabalhos que defendem a parcimônia como uma abordagem com resultados mais precisos e compatíveis com a ideia de descendência com modificação (GOLOBOFF *et al.* 2018; SANSOM *et al.* 2018).

O primeiro modelo probabilístico descrito para reconstrução filogenética com base em caracteres morfológicos discretos foi o Mk (LEWIS, 2001). Assim como a maioria dos modelos desenvolvidos para dados morfológicos, este modelo deriva de um modelo previamente aplicado a sequências moleculares, o JC69 (JUKES e CANTOR, 1969). A partir de então, foi possível implementar diversos algoritmos antes restritos a dados moleculares para a reconstrução de filogenias por inferência bayesiana. Além disso, dados morfológicos passaram a ser combinados com dados moleculares, de forma a construir hipóteses filogenéticas mais robustas e ampliar a diversidade passível de ser incluída em estudos filogenéticos (WRIGHT, 2019).

A partir da constatação de que sequências moleculares podem evoluir sob uma taxa constante e que, essa taxa pode ser utilizada para medir o tempo decorrido desde a divergência entre dois táxons, estabeleceu-se o que é chamado de “relógio molecular” (ZUCKERKANDL e PAULING, 1965). As idades das divergências de uma árvore inteira podem ser estimadas a partir da determinação da idade de um único nó, e essa informação geralmente deriva do registro fóssil. Porém, quando utilizamos sequências moleculares, é esperado que nem todas as posições ao longo dela evoluam com a mesma taxa. As taxas de mutação podem variar ao longo do tempo e também entre as linhagens, o que requer acomodação por meio da utilização de um relógio molecular relaxado (DRUMMOND *et al.* 2006). Assumindo um modelo de relógio, basta que seja conhecida a idade de uma divergência na árvore para que esta possa ser usada para calibrar as idades na árvore como um todo (HO e PHILLIPS, 2009).

Dentre as abordagens baseadas em modelos probabilísticos, a inferência bayesiana é a mais utilizada para estimar os tempos de divergência em árvores filogenéticas, em grande parte, por conta da capacidade de explorar a informação contida em diferentes tipos de fontes de dados, como sequências moleculares e o registro fóssil (DOS REIS *et al.* 2016). Dessa forma, é possível acomodar múltiplas fontes de incerteza a partir de uma abordagem unificada (RONQUIST *et al.* 2012a). Usualmente, a informação temporal sobre os fósseis é incluída na forma de pontos de calibração para nós específicos da árvore, que são determinados *a priori* (i.e., *node-dating*) (HO e PHILLIPS, 2009; DONOGHUE e YANG, 2016). Mais recentemente, novas

metodologias introduziram a estratégia de *tip-dating*, com os táxons fósseis sendo incluídos como terminais durante as análises. O posicionamento dos fósseis e os tempos de divergência para todos os nós da árvore são então estimados conjuntamente ao longo da análise (PYRON, 2011; RONQUIST *et al.* 2012a; HEATH *et al.* 2014; LEE e PALCI, 2015). Para isso, uma matriz de dados morfológicos, codificada para terminais fósseis e viventes, deve ser analisada em conjunto com as sequências moleculares dos terminais viventes (RONQUIST *et al.* 2012a).

A metodologia de calibração por *tip-dating* (ou datação pelas pontas) utiliza as características morfológicas entre táxons fósseis e recentes para calcular as idades de divergência entre as linhagens com base nos priors e parâmetros especificados para os modelos (ver PYRON, 2011). Essa abordagem é mais robusta em comparação ao *node-dating*, uma vez que não requer que sejam definidas relações *a priori*; permite que sejam incluídos todos os fósseis disponíveis para um grupo, inclusive aqueles com baixo grau de preservação e afinidades filogenéticas incertas; além de permitir que seja conhecida com maior precisão a relação dos táxons extintos com os viventes (RONQUIST *et al.* 2012a; O'REILLY *et al.* 2015). Quando combinamos sequências moleculares, caracteres morfológicos e fósseis em uma análise de *tip-dating*, caracterizamos o que chamamos de *total-evidence dating* (ou datação por evidência total). Isso aumenta a confiabilidade dos resultados dado o aumento na quantidade de evidências e na interface entre informações de várias naturezas. Porém, nada impede que, na ausência de sequências moleculares, análises de datação sejam feitas unicamente com base no registro fóssil e na evidência morfológica (LEE *et al.* 2014). Analogamente ao relógio molecular, é possível utilizar as diferenças contidas na morfologia dos táxons como métrica para datar árvores filogenéticas, caracterizando o relógio morfológico.

Apesar do relógio morfológico ser uma ferramenta promissora, ainda são encontrados desafios para que sua utilização gere resultados de confiabilidade compatível àqueles gerados pela datação molecular. Alguns dos problemas sugeridos envolvidos na implementação de modelos probabilísticos de evolução morfológica são: (1) o maior impacto da seleção natural sobre o fenótipo e o resultante efeito sobre o desenvolvimento de modelos realísticos; (2) o fato de estados de um caráter morfológico não serem equivalentes entre si, como são consideradas as bases nitrogenadas que compõem os nucleotídeos, dificultando a construção de modelos de

substituição mais complexos para matrizes morfológicas; (3) o tamanho reduzido do número de caracteres em matrizes morfológicas quando comparadas a conjuntos de sequências moleculares (SIMÕES *et al.* 2020). Além disso, a dinâmica evolutiva da morfologia indica que há maior susceptibilidade para que ocorram mudanças drásticas, episódicas, se compararmos com sequências moleculares, dificultando a modelagem desses eventos (LEE *et al.* 2014). Por outro lado, uma crescente literatura vem aprimorando a implementação do relógio morfológico, nos auxiliando a entender como essa informação pode ser modelada para a datação de filogenias e revelando que muitas das críticas à sua implementação são infundadas (e.g., SIMÕES *et al.* 2020).

Como mencionado anteriormente, variações nas taxas de mudança fazem parte dos modelos estatísticos de reconstrução filogenética, tendo papel fundamental na estimativa dos tempos de divergência. Assim como partes diferentes do genoma apresentam taxas de mudança específicas (e.g., diferentes posições na trinca que forma um códon), caracteres morfológicos apresentam diferentes labilidades ao longo do tempo evolutivo (HARRISON e LARSSON, 2015; PORTO *et al.* 2021). Uma forma de considerar esse fator na modelagem estatística é por meio do particionamento, que une caracteres que evoluem sob uma taxa comum em partições (BROWN e LEMMON, 2008). Separação por genes, éxons e posições na trinca dos códons são alguns dos critérios utilizados para dados moleculares (BROMHAM *et al.* 2018). Recentemente, foi mostrado que a abordagem que melhor acomoda a variação de taxas entre caracteres morfológicos categóricos, em uma perspectiva bayesiana, é o particionamento baseado nos valores de homoplasia (ROSA *et al.* 2019). Esses valores são obtidos por meio de análises de parcimônia, oferecendo uma boa estimativa das velocidades com que cada característica evolui, já que representam o número de vezes que um caráter muda ao longo da árvore mais parcimoniosa. Alguns trabalhos já avaliaram o efeito de outros critérios de particionamento de caracteres morfológicos sobre as topologias de árvore e tempos de divergência (LEE, 2016; CALDAS e SCHRAGO, 2019; ZHANG e WANG, 2019; SIMÕES *et al.* 2020; PORTO e ALMEIDA, 2021). Porém, poucos trabalhos exploraram a estratégia de particionamento por homoplasia em análises de datação (e.g., LUCENA e ALMEIDA, 2021).

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Amostragem de terminais

No caso dos grupos vivos, foram estudados espécimes provenientes das seguintes instituições: Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP, Curitiba, Brasil); Museu Americano de História Natural (AMNH, Nova Iorque, EUA); Coleção Nacional de Insetos da Austrália (ANIC, Canberra, Austrália); Coleção Zoológica do Maranhão (CZMA, Caxias, Brasil); Coleção de Artrópodes da Nova Zelândia (NZAC, Auckland, Nova Zelândia); e Snow Entomological Museum of Kansas (SEMK, Lawrence, EUA). Os exemplares fósseis examinados estão todos permanentemente depositados na Coleção de fósseis do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, sob curadoria do Professor Gabriel A. R. Melo. Terminais não disponíveis na coleção foram codificados para o máximo de características possíveis a partir da literatura (i.e., LACAU *et al.* 2000; ENGEL e GRIMALDI, 2007; AZEVEDO *et al.* 2011; ENGEL, 2015) e a partir de imagens dos tipos taxonômicos obtidas a partir de pesquisadores de outras instituições, quando possível.

A amostragem de táxons para o grupo interno se deu de forma a representar ao máximo a totalidade da diversidade de Scolebythidae (ver o Apêndice A). Apenas duas espécies da família não foram incluídas no estudo. *Libanobythus milkii* Prentice & Poinar, 1996 foi descrito a partir de uma inclusão em âmbar do Líbano (Cretáceo Inferior) e as fotos disponíveis não apresentam resolução adequada para exame da morfologia. Além disso, a descrição original inclui caracteres pouco usuais para a família (e.g., colar pronotal protuberante), que não puderam ser confirmados com a informação disponível na literatura. A presença de caracteres não-usuais e a grande quantidade de dados faltantes, não havendo nenhuma sinapomorfia óbvia indicando parentesco de *L. milkii* com outros grupos de Scolebythidae, nos levaram a excluir a espécie da análise. Por sua vez, *Ycaploca fijianus* Beaver, 2002, uma espécie vivente descrita a partir de uma única fêmea encontrada em Fiji, pode ser sinônimo de *Y. evansi* Nagy, 1975. Como o holótipo não foi examinado, foi excluída da análise por não diferir de *Y. evansi* em nenhum caráter que pôde ser codificado para a matriz atual com base na literatura.

Para compor os grupos externos, táxons fósseis e vivos da superfamília Chrysidoidea foram selecionados. As espécies viventes utilizadas foram: *Adelphe* sp.

(Chrysididae: Amiseginae), *Cleptidea xanthomelas* (Mocsary, 1904) (Chrysididae: Cleptinae), *Chlorepypis* sp. (Bethylidae: Epyrinae), *Prosierola nasalis* (Westwood, 1874) (Bethylidae: Bethylinae), *Plumarius* sp. e *Plumaroides andalgalensis* Brothers, 1974 (Plumariidae). As espécies fósseis utilizadas foram: *Aureobythus decoloratus* Melo & Lucena, 2019 (Chrysobothridae), *Plumalexius ohmkuhnlei* Rasnitsyn & Brothers, 2020 (Plumalexiidae) e *Cursoribythus* sp. (Bethylidae), todas provenientes do âmbar de Myanmar. Um exemplar de uma nova família de Chrysidoidea proveniente do mesmo depósito, referido aqui como DZUP Bur-1159 *fam. nov.*, também foi incluído. Por fim, a vespa aculeada *Sierolomorpha canadensis* Provancher, 1888 (Sierolomorphidae) foi utilizada para enraizar as árvores filogenéticas.

4.2 Caracteres morfológicos

Uma busca preliminar por caracteres foi feita com base em trabalhos anteriores envolvendo representantes de Chrysidoidea: Brothers (1975), Brothers e Carpenter (1993), Carpenter (1986, 1999), Lacau *et al.* (2000), Engel e Grimaldi (2007), Vilhelmsen *et al.* (2010) e Engel *et al.* (2013). A obtenção de novos caracteres da morfologia externa foi feita a partir da observação de espécimes preservados em via seca, enquanto exemplares dissecados foram utilizados para comparação da morfologia interna. Os protocolos de dissecção seguiram Melo (1999) e Porto *et al.* (2016). No caso dos fósseis, ao menos uma superfície de cada peça de âmbar foi polida após lixamento com lixas de numeração entre 1200 e 5000, para melhorar a visibilidade das inclusões. A delimitação de caracteres morfológicos foi baseada na individualidade, nas relações hierárquicas e independência existente entre eles (DE PINNA, 1991; SERENO, 2007). Caracteres contingentes foram codificados como “-” quando não-aplicáveis a determinado táxon. Caracteres apresentando variação intraespecífica para um mesmo sexo não foram utilizados. Buscou-se também incluir o máximo de autapomorfias relevantes para diagnose dos grupos utilizados na matriz, para evitar que as divergências dos ramos terminais fossem subestimadas. Matrizes morfológicas devem incluir autapomorfias em proporção considerável para que as divergências terminais não sejam subestimadas (LEE, 2016). Em todas as análises, todos os caracteres foram tratados como não ordenados. A descrição dos caracteres

seguiu a metodologia de Sereno (2007) e a terminologia morfológica seguiu Huber e Sharkey (1993) (ver Apêndice B).

4.3 Análises filogenéticas

A matriz final de caracteres morfológicos, compreendendo 130 caracteres codificados para 37 terminais (Apêndice C), foi submetida inicialmente a análise de parcimônia com pesos iguais e com pesagem implícita no software TNT (GOLOBOFF, 1993; GOLOBOFF *et al.* 2008) utilizando o valor de k padrão ($k = 3$). Tal análise foi feita de forma a encontrar a árvore mais parcimoniosa, empregando 200 repetições. Para avaliar o suporte dos ramos sob a pesagem implícita, foi conduzida uma reamostragem simétrica, empregando 1000 pseudo-réplicas e 33% de chance de mudança (GOLOBOFF *et al.* 2003). Valores de homoplasia obtidos para cada caráter a partir da análise com pesagem implícita foram então utilizados para definir as partições utilizadas nas análises de inferência bayesiana (ROSA *et al.* 2019). Segundo esse critério, caracteres com valores similares de homoplasia (i.e., número de vezes que os estados mudam ao longo de um ramo) devem ser unidos em partições individuais, de forma a serem modelados como conjuntos que evoluem sob taxas semelhantes. Cada partição foi definida de forma a incluir ao menos 5% dos caracteres da matriz. Para isso, caracteres com valores de homoplasia mais elevados foram unidos em uma única partição. As partições obtidas (ver Apêndice D) foram aplicadas em todas as análises de inferência bayesiana.

Uma análise Bayesiana sem datação foi conduzida no software MrBayes 3.2 (RONQUIST *et al.* 2012b), utilizando o modelo Mkv (LEWIS, 2001). Uma vez que caracteres invariáveis não foram incluídos, enquanto caracteres autapomórficos foram mantidos (i.e., nem todos os caracteres são informativos do ponto de vista da parcimônia), foi utilizada a correção para o viés de amostragem de caracteres (*coding = variable*) disponível no MrBayes 3.2. Foi considerado que as partições possuem diferentes taxas de mudança (*ratepr = variable*), com taxas de variação entre caracteres dentro de uma mesma partição descritas por uma distribuição gama com quatro categorias. O prior para a distribuição de comprimentos de ramo seguiu uma distribuição exponencial com parâmetro de escala igual a 10,0, de acordo com os resultados obtidos em Rosa *et al.* (2019).

4.4 Estimativa dos tempos de divergência e seleção de priors

As análises de datação foram conduzidas no software MrBayes 3.2.7a na plataforma online CIPRES (MILLER *et al.* 2012), utilizando as mesmas configurações aplicadas às análises sem datação. O modelo de relógio utilizado em todas as análises de datação foi o IGR (*independent gamma rates*), com variância descrita por uma distribuição exponencial de média 10 e taxa descrita por uma distribuição lognormal variando de acordo com o prior de raiz utilizado (ver abaixo), como sugerido por Pyron (2017). Os priors de calibração para as idades dos fósseis foram descritos por distribuições uniformes, definidas com base nas idades encontradas no banco de dados Fossilworks.com (ALROY, 2018) para seus respectivos depósitos (ver Apêndice E).

Dois modelos de diversificação foram utilizados para os relógios de árvore: o modelo de amostragem uniforme (*clock: uniform*) descrito primeiramente por Ronquist *et al.* (2012a) e o modelo *Fossilized Birth-Death* (*clock: fossilization*) (HEATH *et al.* 2014), com estratégia de amostragem (*samplestrat*) *fossiltip*, que posiciona os fósseis apenas como terminais na análise e nunca como ancestrais diretos de outras linhagens. Para o modelo *Fossilized Birth-Death* (FBD), foram avaliados quatro diferentes valores de *sampleprob* (i.e., proporção de diversidade amostrada, representando a probabilidade de uma linhagem vivente ter sido incluída na análise): (1) número de espécies de Scolecophoridae amostradas sobre a diversidade total da família (0,875); (2) número de espécies de Chrysidoidea amostradas sobre a diversidade total da superfamília (~0,002); (3) número de terminais sobre a diversidade de Aculeata (~0,0002); e (4) um valor padrão igual a 1. As estimativas para a diversidade total dos táxons são baseadas em Aguiar *et al.* (2013). O restante dos parâmetros do FBD foi mantido nos valores padrão, sendo a taxa de especiação (*b*) descrita por uma distribuição exponencial de média 10 e taxas de extinção (*d*) e fossilização (*f*) descritas por uma distribuição beta (1,1). Esse parâmetro não foi avaliado para o modelo uniforme, uma vez que o modelo não inclui esses parâmetros da forma como é implementado no MrBayes 3.2.

Sob ambos os modelos, FBD e uniforme, foram comparadas diferentes idades de calibração da raiz (*treeagepr*), sendo elas: (1) baseada na idade dos fósseis de Aculeata mais antigos conhecidos (RASNITSYN, 1975), incluídos na família Bethyлонymidae (155,7-161,2 Ma); (2) baseada na idade estimada para as vespas

aculeadas na análise de Branstetter *et al.* (2017) (155-170 Ma); (3) baseada na idade estimada para as vespas aculeadas na análise de Peters *et al.* (2017) (160-224 Ma); e (4) sem calibração de raiz. Cada prior de calibração foi descrito por uma distribuição uniforme com limites definidos com base nas idades detalhadas acima. Para cada um dos priors foi associado uma taxa de relógio (*clockratepr*) específica, descrita por uma distribuição lognormal com média igual ao log natural de 1 sobre a média da idade da raiz e desvio padrão igual ao exponencial de 1 sobre a média da idade da raiz. Para as análises sem calibração de raiz foi utilizado o prior default para a taxa de relógio, com valor fixado em 1,0.

Cada um dos 20 modelos especificados foi submetido a uma análise de reconstrução por inferência bayesiana com quatro cadeias Markovianas (MCMC) por 5 milhões de gerações e amostragem a cada mil gerações, com duas corridas em paralelo (*nruns* = 2). Árvores de consenso foram obtidas de forma a incluir todos os táxons compatíveis (*contype* = *allcompat*) para cada análise. A convergência entre as cadeias foi diagnosticada por meio dos valores de *Standard Deviation of Split Frequencies* (SDSF) e de ESS, neste caso utilizando o Tracer (RAMBAUT *et al.* 2018). As árvores apresentadas no trabalho foram visualizadas no FigTree e editadas posteriormente no software GIMP (The GIMP Team).

A verossimilhança marginal (MgL) de cada um dos 20 modelos avaliados foi calculada através de análises de amostragem por *stepping-stone* – SS (XIE *et al.* 2011) no software MrBayes 2.3.7a por meio do portal CIPRES. Os diferentes modelos foram comparados por meio de *Bayes factors* (BF), interpretados de acordo com Kass e Raftery (1995), caracterizando o que será chamado aqui de *Kass and Raftery statistics* (KRS). Esses valores são calculados par a par, no nosso caso, sempre em relação ao modelo com maior valor de MgL. A interpretação seguida será a mesma do trabalho original, segundo a qual valores entre 0 e 2 são fracos indicativos de diferença significativa entre os modelos; valores entre 2 e 6 podem ser considerados como evidência positiva contra o modelo com menor MgL; valores entre 6 e 10 são considerados como forte evidência e valores acima de 10 como evidência muito forte contra o modelo de menor MgL. Para cada análise, foram aplicados 50 passos na estimativa da MgL com um total de 50 milhões de gerações com amostragem a cada 50.000 gerações e *burn-in* default.

5 RESULTADOS

5.1 Análises filogenéticas

A análise de parcimônia com pesos iguais no TNT resultou em quatro árvores igualmente parcimoniosas, com comprimento igual a 404. Todas as famílias foram recuperadas como monofiléticas, com alguns relacionamentos notáveis a serem descritos a seguir. Todas as famílias de Chrysidoidea e gêneros de Scolebythidae foram recuperados como monofiléticos na árvore de consenso (Figura 1). A família Plumalexiidae (representada aqui unicamente por *Plumalexius ohmkuhnlei*) foi recuperada como grupo-irmão de Plumariidae. Esse clado é grupo irmão do clado formado por Bethylidae e *Cursoribythus*, originalmente descrito como um Scolebythidae. *Aureobythus decoloratus* foi recuperado como grupo irmão das duas espécies de Chrysididae incluídas na análise. O terminal representando a família nova foi recuperado como grupo irmão de Scolebythidae. O clado formado pelas famílias Chrysobythidae, Chrysididae, Scolebythidae e fam. nov. é suportado por 4 sinapomorfias sob otimização não-ambígua, sendo 3 delas exclusivas.

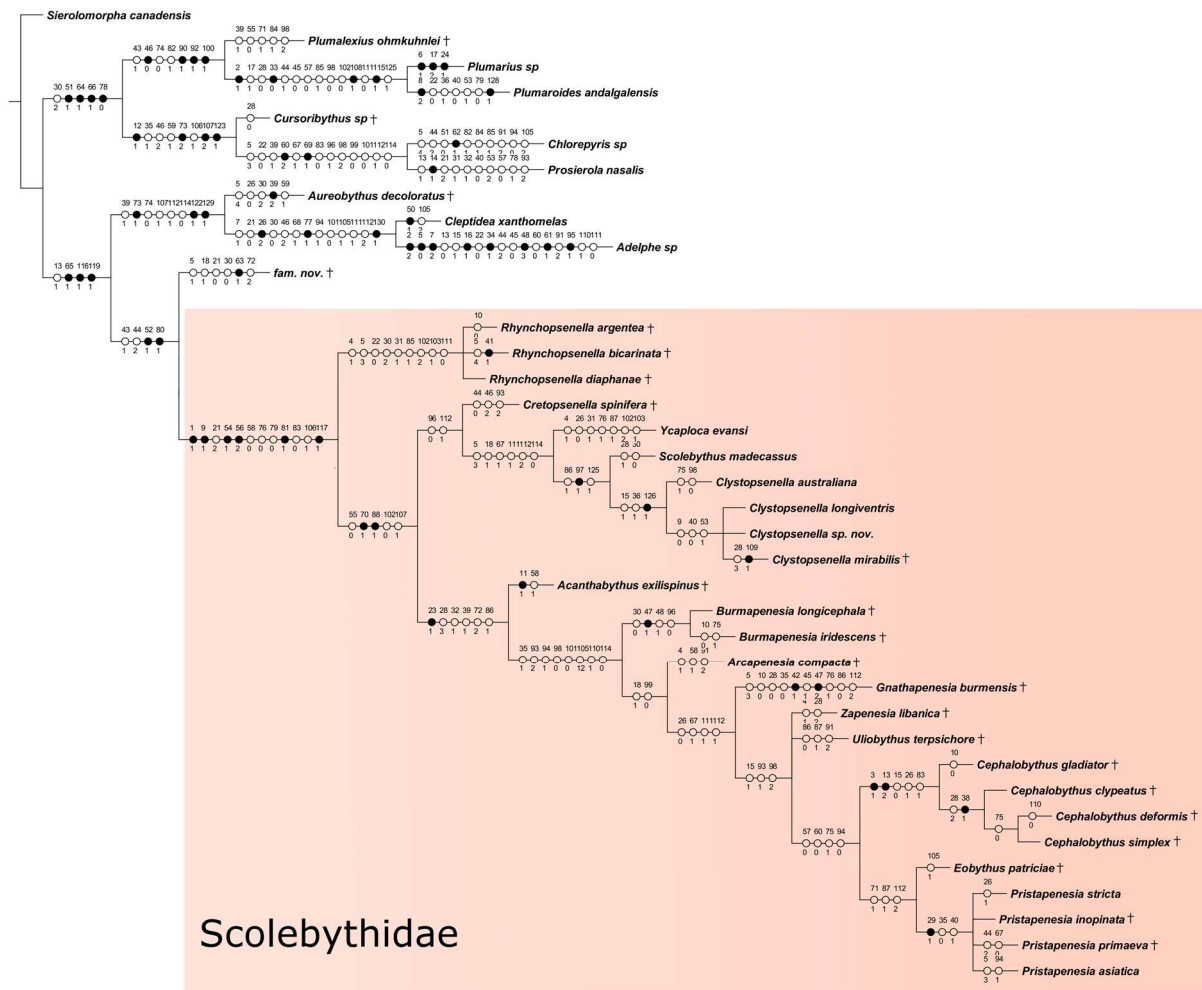


Figura 1. Relações filogenéticas entre as espécies de Scolebythidae com base na árvore de consenso construída por análise de parcimônia com pesos iguais. Espécies fósseis são indicadas pelo símbolo de cruz. Apenas mudanças não ambíguas foram mostradas. Esferas pretas indicam mudanças únicas, enquanto esferas brancas indicam múltiplas mudanças independentes. Números acima das esferas indicam o número do caráter, enquanto números abaixo indicam o estado adquirido.

A análise de parcimônia empregando pesagem implícita resultou em uma única árvore, com comprimento igual a 405 (Figura 2). Os resultados obtidos foram congruentes aos observados na árvore de consenso da análise com pesos iguais, porém com melhor resolução. *Pristapenesia stricta* e *P. inopinata* foram recuperadas como grupo irmão, com *P. asiatica* como grupo irmão de ambas e *P. primaeva* como grupo irmão de todas as espécies do gênero. *Zapanesia* aparece como grupo irmão do clado formado por *Uliobythus*, *Cephalobythus*, *Eobythus* e *Pristapenesia*. *Clystopsenella longiventris* é recuperada como grupo irmão de *Clystopsenella sp. nov.*, com *C. mirabilis* aparecendo como grupo irmão de ambas. Por fim, *Rhynchopsenella diaphanae* é recuperada como grupo irmão das outras duas

espécies do gênero. Os valores de GC obtidos a partir da reamostragem simétrica indicaram alto suporte (GC > 84) para todas as famílias e gêneros representados por mais de um terminal na presente análise.

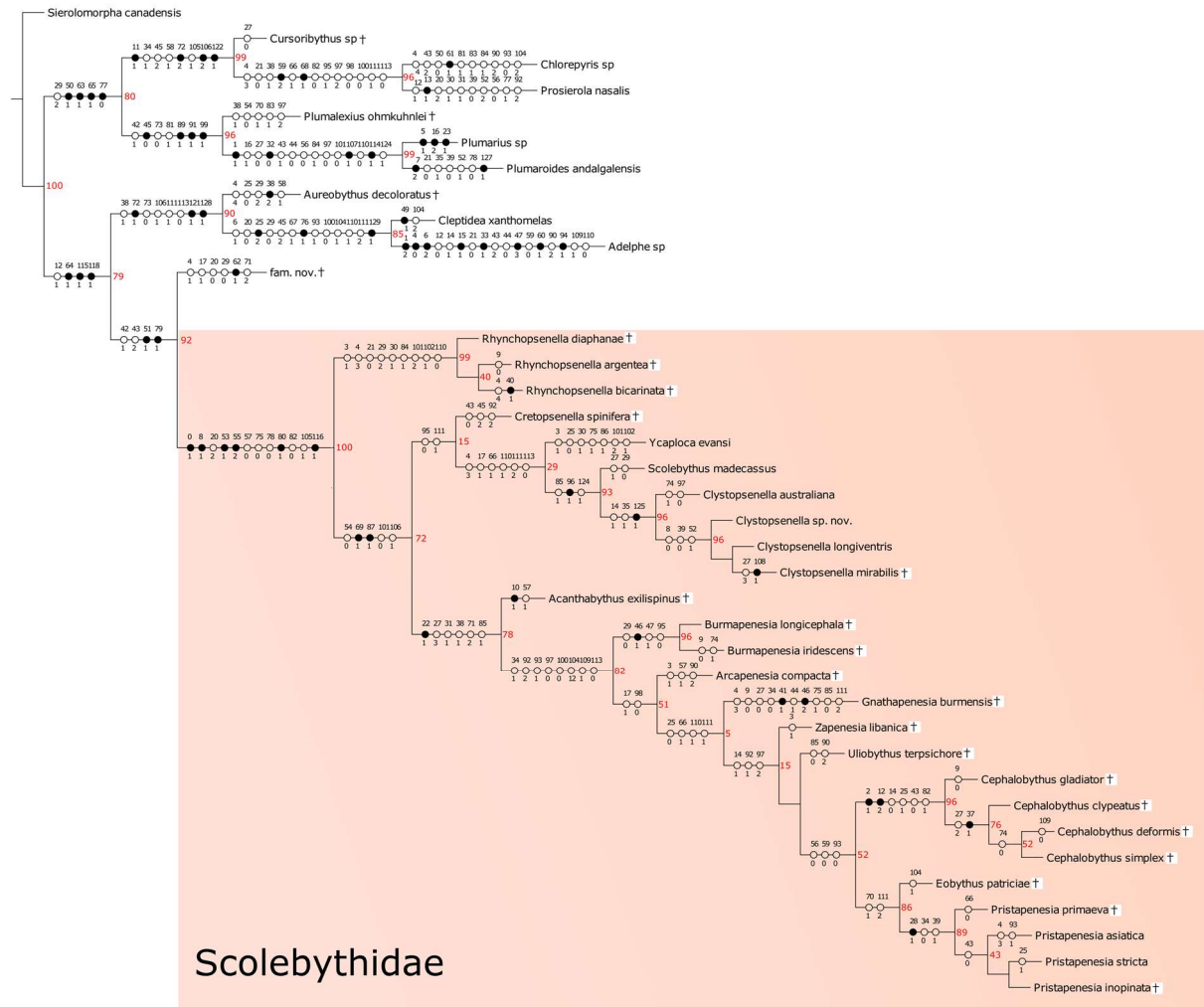


Figura 2. Relações filogenéticas entre as espécies de Scolebythidae com base na única árvore obtida pela análise de parcimônia com pesagem implícita ($k = 3$). Os valores em vermelho indicam os valores de GC obtidos pela análise de reamostragem simétrica. Espécies fósseis são indicadas pelo símbolo de cruz. Apenas mudanças não ambíguas foram mostradas. Esferas pretas indicam mudanças únicas, enquanto esferas brancas indicam múltiplas mudanças independentes. Números acima das esferas indicam o número do caráter, enquanto números abaixo indicam o estado adquirido.

A análise de inferência bayesiana sem datação mostrou bons parâmetros de convergência, com SDSF menor que 0,02 e valores de ESS muito superiores a 200 para todos os parâmetros. A árvore de consenso incluindo todos os clados compatíveis pode ser observada na Figura 3. As relações obtidas para os terminais compondo os grupos externos foram as mesmas observadas nas árvores de

parcimônia, com probabilidades posteriores acima de 0,99 para todos os clados. A família nova foi recuperada como grupo irmão de Scolebythidae, com probabilidade posterior igual a 1. Ao contrário da análise de parcimônia com pesagem implícita, *R. argentea* foi recuperada como grupo irmão das outras duas espécies do gênero *Rhynchopsenella*. O posicionamento de *Cretopsenella* também difere das análises de parcimônia, assim como o relacionamento interno entre as espécies do gênero *Pristapenesia*.

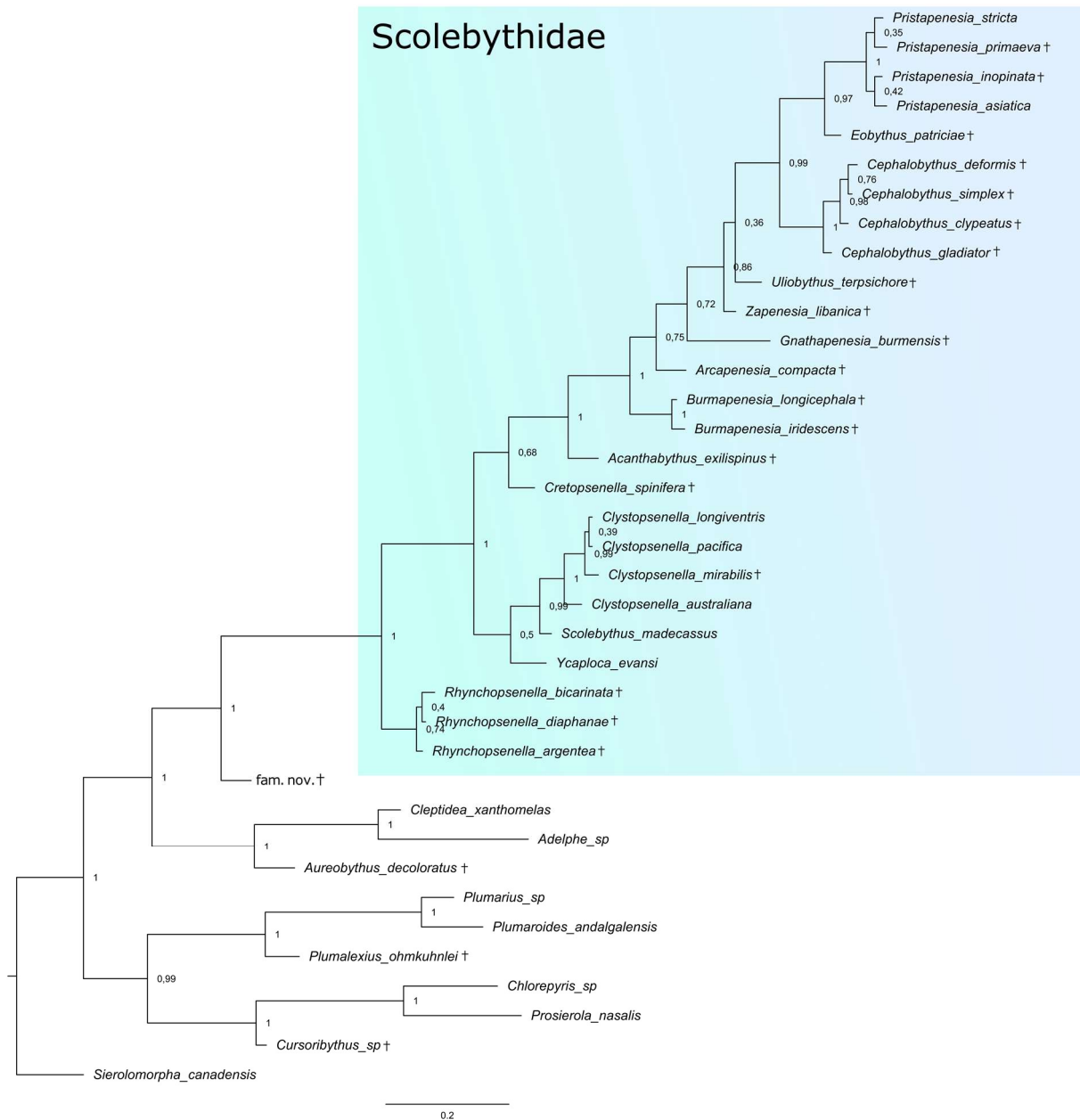


Figura 3. Relações filogenéticas entre as espécies de Scolebythidae com base na árvore consenso obtida por inferência bayesiana. Valores nos nós denotam a probabilidade posterior para o clado. Comprimentos de ramos proporcionais ao número esperado de mudanças. Espécies fósseis são indicadas pelo símbolo de cruz.

5.2 Comparação entre modelos e priors

A combinação de priors resultou em 20 modelos diferentes, para os quais os valores de MgL obtidos nas análises de *stepping-stones* e BF interpretados utilizando a KRS são detalhados na Tabela 2. De acordo com os valores de KRS, a análise 11 foi aquela

com melhor combinação de priors, sendo eles: o modelo FBD para o relógio de árvore (*brlenspr*), raiz (*treeagepr*) e taxa de relógio (*clockratepr*) baseadas nas idades obtidas por Peters *et al.* (2017) e probabilidade de amostragem de táxons vivos (*sampleprob*) com base na diversidade de Chrysidoidea amostrados em relação à diversidade total de Chrysidoidea (ver Apêndice F para uma comparação geral entre todos os modelos). O modelo especificado para a análise 9 teve valor de KRS muito próximo ao melhor modelo (KRS = 1,14). Valores levemente maiores foram encontrados para as análises 10 (KRS = 3,62) e 12 (KRS = 4,46). Dentre as combinações de priors utilizando o relógio de árvore uniforme, o melhor valor de KRS foi obtido pela análise 19, para a qual também foram utilizados *treeagepr* e *clockratepr* baseados nas idades obtidas por Peters *et al.* (2017).

De maneira geral, o conjunto de priors baseados na idade da raiz (*treeagepr* e *clockratepr*) foi o que mais influenciou os valores de KRS, sendo os priors baseados em Peters *et al.* (2017) os com melhores valores, seguidos pelas análises utilizando Branstetter *et al.* (2017) como referência, e as análises baseadas em Bethylonymidae com valores de KRS levemente menores do que estas. Dentre os conjuntos de priors aplicados tanto ao FBD quanto ao modelo uniforme, os piores desempenhos foram notados nas análises que não empregaram uma distribuição para *treeagepr* e um prior fixo para *clockratepr*.

Dentre os modelos avaliados aplicando o FBD, o prior para a probabilidade de amostragem de táxons vivos (*sampleprob*) teve pequena influência sobre os valores de KRS. Os valores de KRS diferiram pouco entre si quando comparados aos valores obtidos para análises com priors de raiz diferentes. Além disso, não foi observada consistência entre os valores de KRS obtidos com a utilização de cada valor de *sampleprob* entre os diferentes priors de raiz. Um valor de 0,0002 para o *sampleprob* resultou em maior KRS dentre as análises utilizando a raiz baseada em Bethylonymidae e Branstetter *et al.* (2017). Um valor de 0,002 resultou em maior KRS dentre as análises com prior de raiz baseado em Peters *et al.* (2017). Para análises que não empregaram um prior para a idade da raiz, o maior valor de KRS foi observado para um valor de *sampleprob* = 0,875. O valor de *sampleprob* = 1 não resultou em valores maiores de KRS em nenhum dos conjuntos de comparações.

Quando comparamos o relógio de árvore uniforme com o FBD, é perceptível que o último resultou em melhores valores de KRS. As análises aplicando *brlenspr* =

clock:uniform obtiveram pior resultado em comparação com seus análogos utilizando *brlenspr = clock:fossilization*. As análises 17, 18 e 19, todas utilizando o modelo de árvore uniforme, mostraram piores valores de KRS em relação a todas as análises de FBD, com exceção daquelas que não aplicaram um prior para a raiz e *clockratepr* fixo (análises 13, 14, 15, 16 e 20). A análise 20, que consiste na combinação destes priors baseados na raiz com o modelo de árvore uniforme, foi a com pior desempenho entre todas as análises.

Tabela 2. Priors utilizados e valores de verossimilhança marginal (MgL) e KRS para cada conjunto de priors avaliado. As comparações foram feitas em relação à análise com maior MgL utilizando cada modelo de relógio de árvore (em negrito). Priors não definidos são indicados com “ND”.

Análise	brlenspr	clockratepr	treeagepr	sampleprob	MgL	KRS
1	clock: fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	uniform (155.7, 161.2)	1;	-1576,60	23,34
2	clock: fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	uniform (155.7, 161.2)	0.875;	-1576,21	22,56
3	clock: fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	uniform (155.7, 161.2)	0.002;	-1575,22	20,58
4	clock: fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	uniform (155.7, 161.2)	0.0002;	-1573,91	17,96
5	clock: fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	uniform (155, 170)	1;	-1573,32	16,78
6	clock: fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	uniform (155, 170)	0.875;	-1574,28	18,7
7	clock: fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	uniform (155, 170)	0.002;	-1572,80	15,74
8	clock: fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	uniform (155, 170)	0.0002;	-1572,12	14,38
9	clock: fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	uniform (160, 224)	1;	-1565,50	1,14
10	clock: fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	uniform (160, 224)	0.875;	-1566,74	3,62
11	clock: fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	uniform (160, 224)	0.002;	-1564,93	0
12	clock: fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	uniform (160, 224)	0.0002;	-1567,16	4,46
13	clock: fossilization	Fixed(1.0)	no root	1;	-1700,18	270,5
14	clock: fossilization	Fixed(1.0)	no root	0.875;	-1694,15	258,44
15	clock: fossilization	Fixed(1.0)	no root	0.002;	-1701,47	273,08
16	clock: fossilization	Fixed(1.0)	no root	0.0002;	-1697,33	264,8
17	clock: uniform	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	uniform (155.7, 161.2)	ND	-1583,44	7,98
18	clock: uniform	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	uniform (155, 170)	ND	-1581,37	3,84
19	clock: uniform	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	uniform (160, 224)	ND	-1579,45	0
20	clock: uniform	Fixed(1.0)	no root	ND	-1707,13	255,36

5.3 Estimativa dos tempos de divergência

Quase todas as análises mostraram bons parâmetros de convergência após 5 milhões de gerações completas, com valores de SDSF abaixo de 0,02 e valores de ESS acima de 200 para todos os parâmetros nas corridas individuais e combinadas. Apenas as

análises com *clockratepr* fixo e sem prior especificado para o parâmetro *treeagepr* não apresentaram bons diagnósticos de convergência. Para averiguar se esse problema foi resultante da falta de um prior especificado para a idade da raiz ou ao *clockratepr* fixo, foram feitas análises sem especificação para o *treeagepr* e com uma distribuição lognormal para o *clockratepr*, baseada em uma média das taxas calculadas para as outras análises (*clockratepr* = *lognorm* (-5.14116, 1.005857)). Verificou-se que houve melhora significativa nos parâmetros de convergência, com impacto também sobre as idades recuperadas na topologia final.

As análises mostraram-se bastante consistentes quanto às topologias obtidas, corroborando a maior parte das relações encontradas nas análises de parcimônia e inferência bayesiana sem relógio. Todas as famílias e gêneros foram recuperados como monofiléticos. Em todas as árvores geradas, o posicionamento de *Cretopsenella* foi parecido com aquele obtido nas análises de parcimônia, diferindo do que foi encontrado na análise bayesiana sem datação. Por outro lado, algumas variações pontuais puderam ser percebidas. *Zapenesia* e *Uliobythus* foram recuperados formando um grupo monofilético nas análises 5, 8, 9, 10, 11, 12, 18 e 19. No restante das análises, *Zapenesia* aparece como grupo irmão do clado formado por *Cephalobythus*, *Eobythus* e *Pristapenesia*, com *Uliobythus* posicionado em uma divergência anterior, como grupo irmão desses clados. Nas análises 12, 13, 14, 16 e 19, *Rhynchopsenella diaphanae* foi recuperada como grupo irmão de *R. argentea*, enquanto em outras análises *R. argentea* é grupo irmão das outras duas espécies do gênero. Apenas duas análises (18 e 19) recuperaram *Pristapenesia asiatica* como grupo irmão de *P. inopinata*, do âmbar Dominicano. Na grande maioria das análises, as espécies viventes do gênero, *P. asiatica* e *P. stricta*, são recuperadas formando um grupo monofilético.

As estimativas para as idades dos fósseis foram pouco afetadas pela escolha dos priors, havendo certa consistência quanto à idade recuperada para um fóssil em relação a outros registros do mesmo depósito. Para os fósseis do Líbano, as médias das idades recuperadas permaneceram entre 126,8 e 127,9 milhões de anos ao longo de todas as análises. Para *Eobythus*, do âmbar de Oise na França, as idades médias permaneceram entre 51,9 e 52,4 milhões de anos. Para *P. primaeva*, do âmbar báltico, as idades médias variaram minimamente entre 35,3 e 35,5 milhões de anos. As idades médias para os terminais fósseis do âmbar dominicano variaram entre 15,3 e 16,9

milhões de anos, com *P. inopinata* sendo consistentemente recuperada com idade levemente mais antiga do que *Clystopsenella mirabilis*. Por fim, os terminais fósseis dos depósitos de Myanmar obtiveram maior variabilidade de estimativas para as idades, o que era esperado. As idades médias variaram entre 99,4 e 107,9 milhões de anos, com maior variação entre as idades dos fósseis observadas em análises onde não foi atribuído um prior para a raiz. Na maior parte das análises *Exilibythus* foi recuperado com a idade mais antiga, enquanto *Aureobythus decoloratus* obteve as idades médias mais recentes.

De maneira geral, o parâmetro *sampleprob* do FBD tem pouca influência sobre as idades de divergências recuperadas se comparado com outros parâmetros. Diferentes valores de *sampleprob* para um mesmo conjunto de priors baseados na raiz não afetam as estimativas para a idade da raiz, com exceção das análises onde não foi atribuído um prior para *treeagepr* e *clockratepr* foi fixado em 1 (Figura 4). Neste caso, a análise com *sampleprob* = 0,002 recuperou uma idade mais antiga para a raiz, além de um intervalo de densidade de probabilidades posteriores maior em comparação com as análises empregando outros valores. Um efeito maior pôde ser observado na estimativa das idades de *crown groups* com representantes viventes, como a divergência entre *Prosierola nasalis* e *Chlorepbris sp.*; *Plumarius sp.* e *Plumaroides andalgalensis*; *Adelphe sp.* e *Cleptidea xanthomelas*; entre as espécies de *Pristapenesia* e entre as linhagens no clado formado pelos gêneros *Ycaploca*, *Clystopsenella* e *Scolebythus*. De qualquer modo, as idades encontradas em cada um desses exemplos não parecem seguir um padrão entre valores iguais de *sampleprob* com combinações de priors diferentes baseados na idade da raiz.

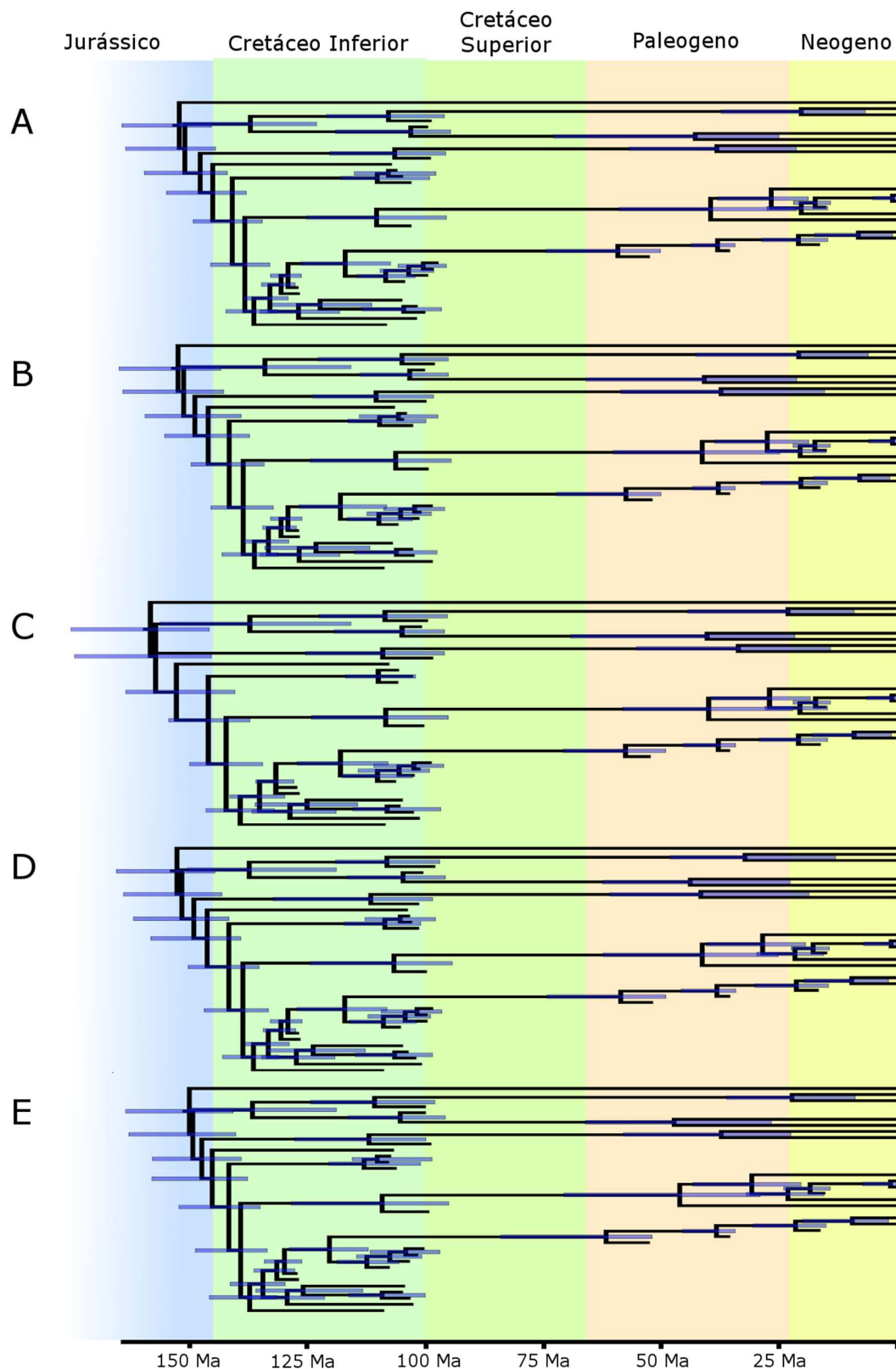


Figura 4. Comparação das estimativas de tempo de divergência entre análises que não consideraram um prior de idade para a raiz. A) Análise 13: FBD, sampleprob = 1; B) Análise 14: FBD, sampleprob = 0,875; C) Análise 15: FBD, sampleprob = 0,002; D) Análise 16: FBD, sampleprob = 0,0002; E) Análise 20: Modelo de árvore uniforme. Barras nos nós indicam o intervalo de confiança abrangendo 95% dos valores com maior densidade posterior.

Como já demonstrado pelos valores de KRS dos diferentes modelos, o parâmetro que mais influenciou nas idades recuperadas para as divergências foi o *treeagepr*. A estimativa mais antiga para a idade média foi 212,9 milhões de anos, na análise 12, enquanto a mais recente foi de 150,8 milhões de anos, na análise 20. De fato, as análises que não incluíram um prior para a idade da raiz obtiveram estimativas mais recentes para as idades como um todo. As estimativas médias para a idade de Scolebythidae variaram entre 169,2 e 142,3 milhões de anos, com valores mais antigos recuperados para análises utilizando Peters *et al.* (2017) como referência para os priors de raiz e valores mais recentes recuperados por análises sem prior de raiz (Figura 5). As análises empregando o FBD resultaram em estimativas mais recentes para a diversificação dos grupos de Scolebythidae com representantes viventes, como o nó unindo todas as espécies de *Pristapenesia* e o nó unindo os gêneros *Ycaploca*, *Clystopsenella* e *Scolebythus*. Mesmo as análises 9 a 12, que utilizaram um prior mais antigo de raiz, recuperaram idades mais recentes para estes grupos quando comparadas às árvores geradas utilizando o modelo uniforme (ver Figura 6).

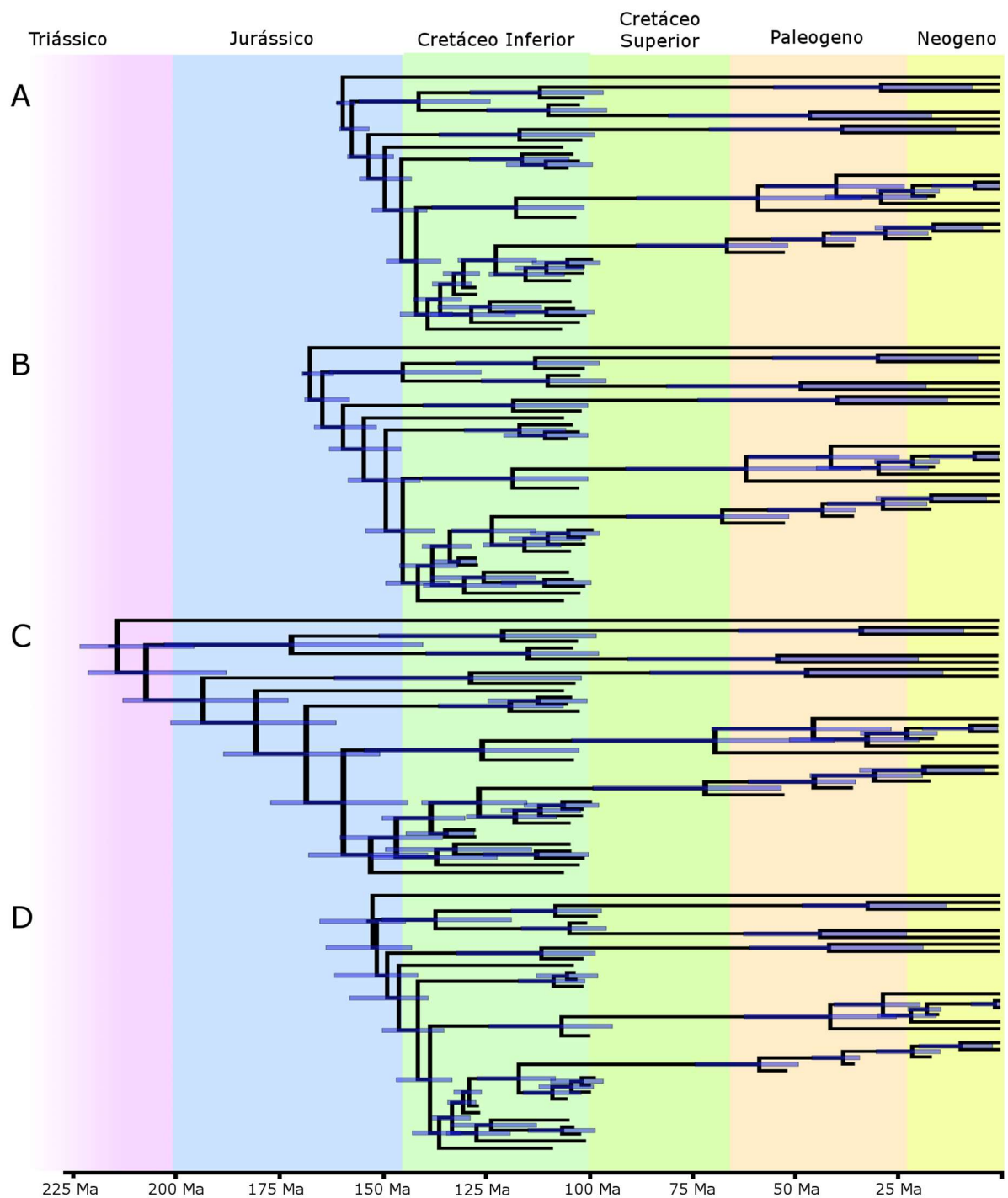


Figura 5. Comparação das estimativas de tempo de divergência entre análises com diferentes priors para a idade da raiz, representando a divergência entre Chrysidoidea e os outros Aculeata. A) Análise 2: baseado na idade de Bethyloymidae; B) Análise 6: baseado na idade obtida por Branstetter *et al.* (2017); C) Análise 10: baseado na idade obtida por Peters *et al.* (2017); D) Análise 14: sem um prior especificamente definido para a idade da raiz. Todos os modelos ilustrados utilizaram o modelo Fossilized Birth-Death e sampleprob = 0,875. Barras nos nós indicam o intervalo de confiança abrangendo 95% dos valores com maior densidade posterior.

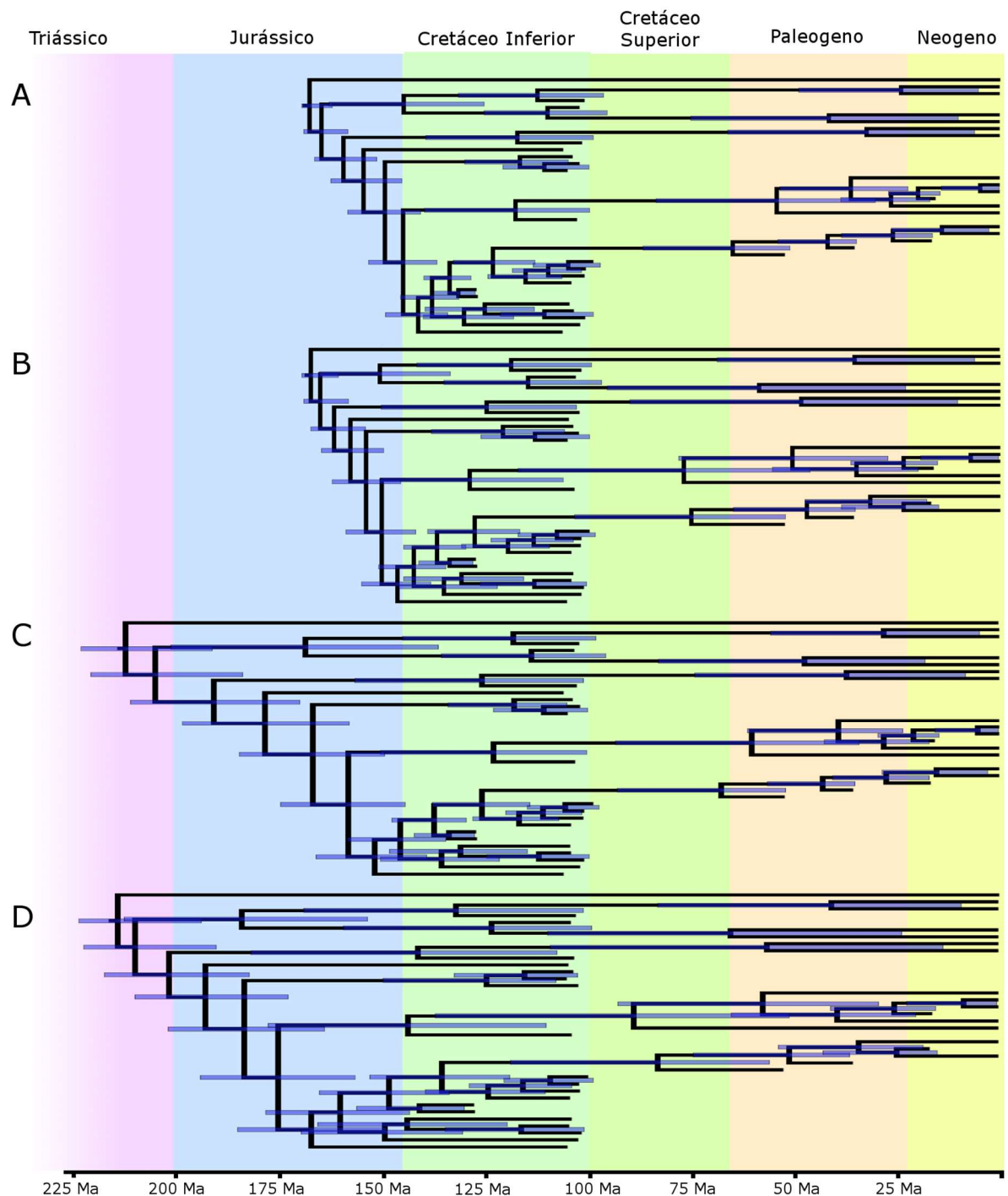


Figura 6. Comparação das estimativas de tempo de divergência entre análises com diferentes relógios de árvore. A) Análise 5: FBD, prior de raiz baseado na idade obtida por Branstetter *et al.* (2017); B) Análise 18: modelo uniforme, prior de raiz baseado na idade obtida por Branstetter *et al.* (2017); C) Análise 9: FBD, prior de raiz baseado na idade obtida por Peters *et al.* (2017); D) Análise 19: modelo uniforme, prior de raiz baseado na idade obtida por Peters *et al.* (2017). Nas análises de FBD, sampleprob = 1. Barras nos nós indicam o intervalo de confiança abrangendo 95% dos valores com maior densidade posterior.

6 DISCUSSÃO

A família *Scolebythidae* oferece um grande desafio para a estimativa dos tempos de divergência, dado que sua maior diversidade está contida em fósseis e as espécies viventes são muito raramente coletadas. Isso aumenta nossa dependência em caracteres morfológicos, o que exige uma melhor exploração de análises de datação com esse tipo de dado. Por outro lado, a família apresenta uma morfologia bastante conservada ao longo de sua história evolutiva, o que pode ser explicado pelo fato de suas espécies terem mantido o caráter ancestral de uso de larvas de besouros brocadores como fonte de alimento (LEPECO e MELO, em revisão). Mesmo assim, a partir da grande diversidade de espécies extintas encontradas no âmbar de Myanmar e da análise de uma nova família fóssil, foi possível construir uma matriz de caracteres completa, a partir da qual a evolução da família foi estudada no presente trabalho. O caráter conservado da morfologia do grupo nos oferece uma oportunidade única de explorar a conservação da morfologia em uma linhagem antiga e pouco diversa nos dias atuais, como é o caso das tuataras (SIMÕES *et al.* 2020).

Tendo em mãos esta matriz revisada para a família e táxons relacionados, buscou-se examinar o efeito da seleção de priors sobre as estimativas para as idades de divergências da família *Scolebythidae* com base no relógio morfológico. Analisando os resultados encontrados, é possível notar que houve considerável aumento nos valores de verossimilhança marginal (MgL) de acordo com o conjunto de priors utilizados. Além disso, observou-se que a seleção de priors para o modelo de árvore e para a idade da raiz influenciam significativamente nas idades recuperadas não só para a raiz, mas para a árvore como um todo. Isso indica que é necessário avaliar mais de um modelo para configurar as análises baseadas no relógio morfológico, de forma a encontrar parâmetros que melhor se adequem para o conjunto de dados sendo utilizado.

As análises empregando o modelo FBD obtiveram melhores valores de MgL quando comparadas às que aplicaram um modelo uniforme. Apesar de já ter sido sugerido por outros autores que a comparação entre diferentes modelos de árvore utilizando apenas *Bayes Factors* pode não ser adequada (ZHANG *et al.* 2016; SIMÕES *et al.* 2020), resultados de análises empregando o segundo modelo também apresentam maior grau de incerteza em relação à idade dos nós. Além disso, já foi observado que o modelo de árvores uniforme pode gerar resultados artificiais, que parecem não

relacionar as estimativas de tempos de divergências aos comprimentos de ramos definidos morfológicamente (MATZKE e WRIGHT, 2016). Isso se dá pela maior susceptibilidade das estimativas das idades dos nós à idade específica da raiz, que é amostrada ao longo da análise de acordo com a distribuição definida (MATZKE e WRIGHT, 2016). Deste modo, as idades apresentam maior variância quando comparadas com o FBD. A única forma aparente de converter esse cenário, seria por meio da utilização de priors extremamente informativos para a raiz e as taxas evolutivas.

Menores valores de KRS foram observados para as análises que consideraram um prior mais antigo para a idade da raiz, indicando que, para a matriz atual, o cenário mais provável para a origem de Chrysidoidea é aquele indicado por Peters *et al.* (2017). Esse resultado é contra intuitivo, dada a ausência de registros tão antigos para Aculeata ou para Chrysidoidea no registro fóssil. O grupo mais antigo atribuído à uma linhagem proximamente relacionada a Aculeata é a família Bethylonymidae, composta por um conjunto de impressões em rocha de Karabastau (Jurássico Superior, 166,1 a 157,3 milhões de anos) e Buryat (Jurássico Superior, 163,5 a 152,1 milhões de anos) (RASNITSYN, 1980). Os representantes de Aculeata mais antigos são encontrados no âmbar do Líbano (Cretáceo Inferior, 129,4 a 125,0 milhões de anos), incluindo espécies de Bethylidae, Dryinidae, Sclerogibbidae, Scolebythidae e Holopsenellidae (MARTYNOVA *et al.* 2019; ver também LEPECO e MELO, 2021b). Supõe-se que a diversificação de Aculeata teve início na fronteira entre o Jurássico e o Cretáceo, não havendo qualquer respaldo no registro fóssil para uma origem mais antiga do grupo (RASNITSYN, 1980).

É possível que os valores maiores de MgL das análises empregando o prior de raiz mais antigo seja em decorrência da necessidade de acomodar a informação contida nos fósseis do Líbano. Tanto *Zapenesia*, quanto *Uliobythus*, provenientes do âmbar libanês, possuem características relativamente derivadas quando comparadas com outros táxons de Scolebythidae, principalmente aqueles provenientes do âmbar de Myanmar. Os resultados podem indicar uma dificuldade dos modelos empregados em modelar a evolução morfológica rápida que ocorreu no início da diversificação de Scolebythidae. Estimativas exageradamente antigas para a raiz também são comumente observadas em outros trabalhos utilizando *tip-dating* a partir de matrizes exclusivamente morfológicas, o que pode refletir a incapacidade dos modelos

utilizados em considerar a interdependência existente entre caracteres morfológicos (RONQUIST *et al.* 2016).

Nossos resultados refutam a utilização de um *clockratepr* fixo em 1, dados os valores menores de MgL para análises que não consideram um prior para a idade da raiz. Ao fixar 1 como único valor que pode ser assumido por esse parâmetro durante a busca feita pelas cadeias de Markov ao longo da análise, nós estamos indicando que o número esperado de mudanças é igual a uma mudança por milhão de ano para cada caráter, o que é um valor extremamente irrealista do ponto de vista dos nossos dados. Essa especificação certamente resultará em problemas durante a estimativa dos tempos de divergência para qualquer caso onde são incluídas calibrações definidas na escala de milhões de anos. Na tentativa de acomodar taxas tão elevadas de mudanças, o modelo tenderá a deslocar as idades das divergências para períodos mais recentes, reduzindo o tempo transcorrido entre as divergências para adequar-se aos outros priors e aos dados observados. Nas nossas análises, esse efeito é perceptível nos nós próximos à base da árvore, incluindo a raiz, com as divergências sendo estimadas com idades mais recentes quando comparadas a modelos com *treeagepr* definido e *clockratepr* descrito por uma distribuição log-normal. Nas análises que utilizaram *clockratepr* fixo em um valor igual a 1, as idades estimadas para as divergências basais da árvore foram deslocadas em direção à idade dos terminais fósseis do Cretáceo, conflitando com os priors atribuídos para suas calibrações (e provavelmente com outros priors). Isso resultou em dificuldades para a convergência das análises, refletidas em valores de ESS abaixo de 200 para a maioria dos parâmetros.

Análises exploratórias feitas com um *clockratepr* semelhante ao aplicado nas outras análises, mas sem especificação de um prior para a raiz, resultaram em melhores parâmetros de convergência e em idades mais antigas para os nós basais da árvore em comparação com as análises 13, 14, 15, 16 e 20. Mesmo assim, em todas as análises em que um prior para a raiz não foi especificado, foi observado um efeito negativo sobre os valores de MgL, também pelo fato de a análise utilizar o prior padrão para *treeagepr*, descrito por uma distribuição gama com média 1 e desvio padrão 1. Ao contrário de uma distribuição uniforme, com limites bem definidos e probabilidades iguais a zero para valores fora destes limites, a distribuição gama permite que sejam amostrados valores extremos durante a análise, mesmo que estes tenham

probabilidades ínfimas associadas. Isso permite que o espaço paramétrico seja melhor amostrado ao longo da análise caso a raiz seja descrita por uma distribuição gama, desde que o *clockratepr* seja diferente de um valor fixo. Mesmo assim, esta distribuição de probabilidades para a idade da raiz parece não se acomodar bem aos dados da presente análise e às idades de calibração definidas, resultando em valores mais elevados de MgL.

O efeito da especificação de diferentes priors para a calibração da raiz é notadamente maior sobre nós basais da árvore, com maior estabilidade para as estimativas das idades de nós mais recentes (LEE *et al.* 2014). Mesmo assim, é necessário atentar-se para a influência da combinação dos outros priors empregados nas análises sobre as idades. De modo geral, mesmo que o prior de calibração da raiz não seja alterado, as idades para as divergências próximas à base da árvore tendem a ser fortemente influenciadas pelos priors de relógio e métodos de amostragem do FBD (SIMÕES *et al.* 2020). Isso indica que a confiabilidade para as estimativas de idades é maior em direção ao ápice da árvore, i.e., as divergências mais recentes, no nosso caso as relações internas entre as linhagens de *Scolecbythidae*.

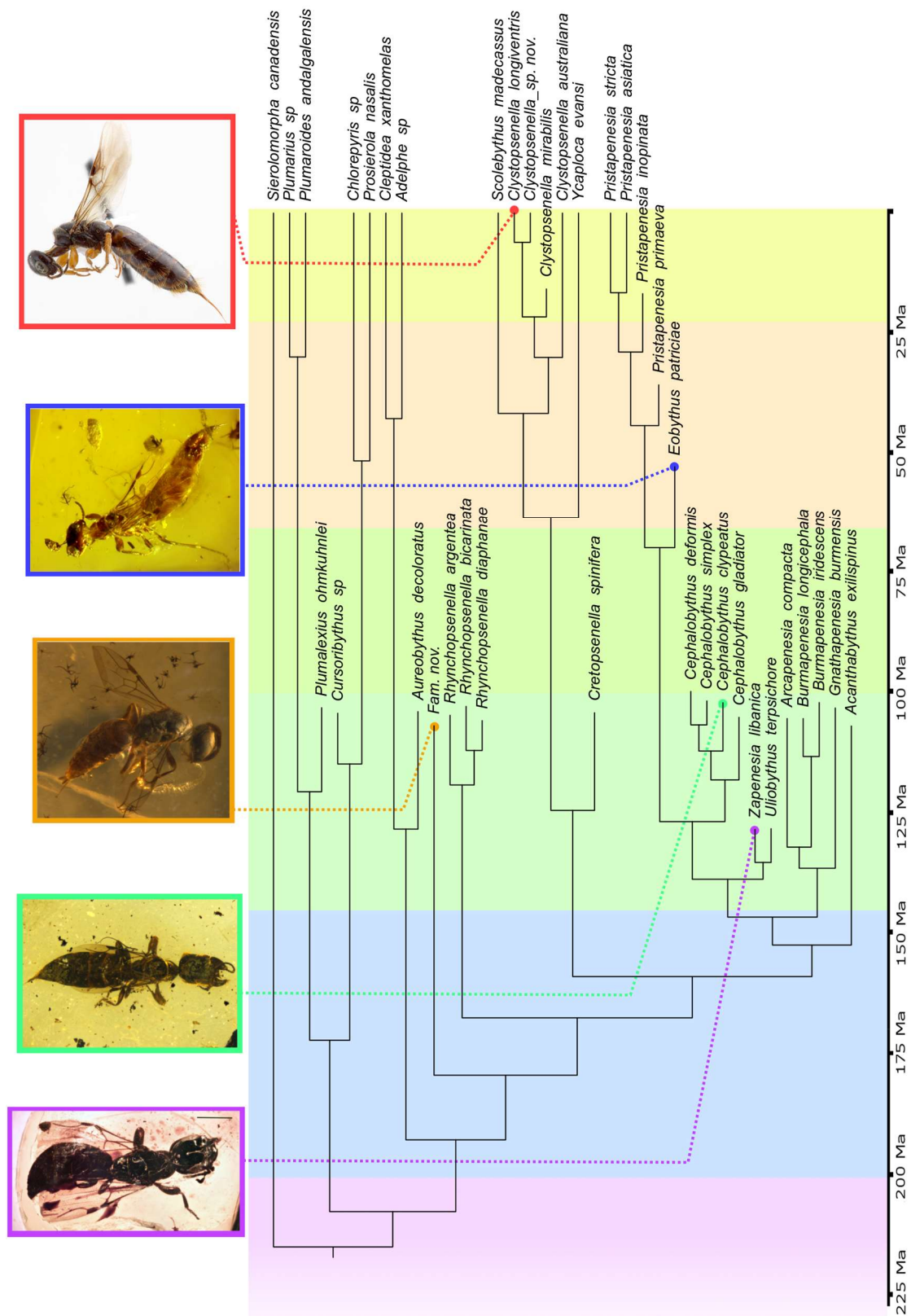


Figura 7. Estimativa dos tempos de divergência das linhagens de Scolobythidae com base no relógio morfológico, de acordo com as configurações da análise com melhor valor de KRS (análise 11). As cores de fundo indicam os períodos geológicos de acordo com as figuras anteriores.

É possível que as estimativas de idades tão recentes para algumas linhagens no presente trabalho sejam decorrentes da violação de uma prerrogativa do FBD, segundo a qual os fósseis têm probabilidade constante de serem amostrados ao longo do tempo (HEATH *et al.* 2014). Claramente, esse não é o nosso caso, dado que a representatividade de *Scolecbythidae* é muito maior no âmbar de Myanmar do que em outros depósitos. O âmbar báltico, por exemplo, é mais bem explorado do que o âmbar de Myanmar, mas não comporta o grande número de linhagens da família encontrada neste. Uma solução seria testar o efeito do particionamento das probabilidades de amostragem ao longo do tempo, com parâmetros estimados de forma independente antes e depois do limite entre o Cretáceo e o Paleoceno. Isso poderia ser feito pela aplicação do Skyline FBD (STADLER *et al.* 2013; ZHANG *et al.* 2016). A distribuição temporal dos fósseis amostrados afeta o formato da árvore final, consequentemente interferindo nas idades recuperadas (RONQUIST *et al.* 2016; ZHANG *et al.* 2016). Outra fonte de artefatos relacionados às estimativas de divergência é a estratégia de amostragem (HÖHNA *et al.* 2011), também a ser explorada em trabalhos futuros. De todo modo, é sabido que para algumas matrizes compostas unicamente por caracteres morfológicos as análises de *tip-dating* tendem a superestimar as idades para a raiz quando comparadas com *node-dating* (RONQUIST *et al.* 2016; JOUAULT *et al.* 2021).

Apesar de haverem algumas alterações quanto ao relacionamento das linhagens incluídas de acordo com o conjunto de priors utilizado, as árvores resultantes das análises da presente matriz se mostraram bastante consistentes. Algumas relações já esperadas foram recuperadas, como a proximidade das famílias *Plumalexiidae* e *Plumariidae* (BROTHERS, 2011) e de *Chrysobythidae* e *Chrysididae* (MELO e LUCENA, 2020; LUCENA e ALMEIDA, 2021). Por outro lado, foram observadas discordâncias com os resultados obtidos a partir de análises morfológicas anteriores (BROTHERS, 1975, 1999, 2011; CARPENTER, 1986, 1999; BROTHERS e CARPENTER, 1993; LUCENA e ALMEIDA, 2021). O relacionamento próximo de *Plumariidae* + *Plumalexiidae* com *Bethylidae* é compatível com os resultados obtidos por Branstetter *et al.* (2017) e Pauli *et al.* (2021), onde análises filogenômicas de grupos vivos indicam um parentesco próximo entre *Bethylidae* e *Plumariidae*. Por fim, em todas as análises, *Cursoribythus* é grupo irmão de *Prosierola nasalis* +

Chlorepypis sp., suportando a inclusão do gênero na família Bethylidae (LEPECO e MELO, em revisão).

É importante notar que não foram incluídos táxons representativos de Dryinoidea (i.e., as famílias Dryinidae, Embolemidae e Sclerogibbidae) na presente amostragem. Segundo trabalhos baseados em morfologia, essas famílias formam um grupo monofilético relacionado às famílias Chrysididae e Bethylidae (BROTHERS, 1975; 1999, 2011; CARPENTER, 1986, 1999; BROTHERS e CARPENTER, 1993). Por outro lado, dados filogenômicos indicam que esse clado é grupo irmão de Aculeata *s.str.* (todas as famílias de Aculeata, com exceção de Chrysidoidea) ou de Aculeata *s.str.* + Chrysidoidea (BRANSTETTER *et al.* 2017; PAULI *et al.* 2021). No presente trabalho, foi optado por não incluir representantes de Dryinoidea na matriz, pois isso tornaria o processo de enraizamento das árvores mais complexo, exigindo um aumento na amostragem de grupos externos para averiguação das diferentes hipóteses, o que está fora do escopo dessa proposta. De todo modo, é importante que trabalhos morfológicos sejam conduzidos contendo uma maior amostragem de Chrysidoidea e de Aculeata, para elucidar a evolução inicial das linhagens de vespas aculeadas.

Em análises anteriores, características morfológicas suportam Scolebythidae como grupo irmão de um grande clado composto pelas famílias Bethylidae, Chrysididae, Dryinidae, Embolemidae e Sclerogibbidae (BROTHERS, 1975, 1999, 2011; CARPENTER, 1986, 1999; BROTHERS e CARPENTER, 1993). Dentre as análises moleculares, nenhuma incluiu representantes de Scolebythidae. Segundo todas as topologias de árvore obtidas no presente trabalho, Scolebythidae é grupo irmão da nova família, formando um clado que é irmão de Chrysobythidae + Chrysididae. A divergência entre Scolebythidae e a nova família ocorreu ainda no período Jurássico (entre 201,3 e 145 milhões de anos), com estimativas médias variando dentro desse intervalo dependendo do conjunto de priors utilizado. De acordo com a análise com melhor MgL, a diversificação da família se iniciou no Jurássico médio, enquanto análises com prior de raiz mais recente indicam que essa divergência ocorreu na transição entre o Jurássico e o Cretáceo.

A abundância de representantes da família observada no depósito de Myanmar (LEPECO e MELO, em revisão), a presença da família no âmbar do Cretáceo do Líbano (PRENTICE *et al.* 1996; ENGEL e GRIMALDI, 2007) e a diversidade das demais famílias de Chrysidoidea observada em outros depósitos do Cretáceo

(revisado em MARTYNOVA *et al.* 2019) indicam que representantes de *Scolebythidae* estavam restritos ao Gondwana durante o Cretáceo. O registro fóssil aponta para uma grande diversidade de *Scolebythidae* no Cretáceo, enquanto os resultados do presente estudo mostram que esta diversidade representava várias linhagens das quais apenas duas chegaram ao Cenozoico. A presença de *Pristapenesia* e *Eobythus* na Ásia e Europa durante o Eoceno (BROTHERS e JANZEN, 1999; LACAU *et al.* 2000; PERKOVSKY e RASNITSYN, 2013) indica que a família expandiu sua distribuição para o norte em algum momento próximo ao fim do Cretáceo. De todo modo, apenas a linhagem compreendendo os gêneros *Pristapenesia* e *Eobythus* possuem representantes no hemisfério norte, enquanto a outra linhagem com táxons viventes, compreendendo os gêneros *Clystopsenella*, *Scolebythus* e *Ycaploca* só é encontrada em regiões tropicais relacionadas ao hemisfério sul.

No presente trabalho, nenhuma das análises recuperou idades compatíveis com uma hipótese de vicariância da família seguindo as quebras ocorridas no supercontinente Gondwana. Mesmo o resultado com as estimativas mais antigas para nós terminais da árvore (análise 19), indica médias de idade muito recentes para as divergências entre *Scolebythus*, *Ycaploca* e as espécies de *Clystopsenella*. *Ycaploca* é um gênero encontrado na Oceania e na África, provavelmente devido à introdução humana em uma das duas regiões (NAUMANN, 1990). Esse gênero é recuperado como grupo irmão do restante, com o gênero africano *Scolebythus* divergindo de *Clystopsenella*, encontradas na região Neotropical e na Austrália (LEPECO e MELO, 2021b). Uma divergência entre *Scolebythus* e *Clystopsenella* próxima a 100 milhões de anos seria congruente com a idade proposta para a separação entre a África e a América do Sul (SANMARTIN e RONQUIST, 2004). A média mais antiga recuperada para a idade dessa divergência data em ~60 milhões de anos, com o limite inferior do intervalo de confiança de 95% não chegando a 95 milhões de anos.

A divergência entre *Clystopsenella australiana* e as demais espécies do gênero, originárias da região Neotropical, tem sua estimativa média mais antiga centrada em ~37 milhões de anos, o que é razoavelmente recente para propor um evento vicariante entre a América do Sul e a Austrália. Ambos os continentes estiveram conectados entre si até o fim do Eoceno (40 a 35 milhões de anos) através da Antártida, que possuía condições adequadas para servir de ponte para grupos subtropicais até o Oligoceno (SANMARTIN e RONQUIST, 2004; IGLESIAS *et al.* 2011). Porém, é difícil

inferir se a região possuía um ambiente quente e úmido o suficiente para abrigar populações estáveis de *Clystopsenella* e consequentemente servir de ponte ao fim do Eoceno (IGLESIAS *et al.* 2011). De qualquer modo, a incongruência dos resultados obtidos para as divergências terminais em relação ao cenário biogeográfico tradicional (i.e., a partir de vicariâncias no Gondwana) deve ser interpretada com cautela, principalmente levando em consideração a potencial capacidade dispersiva dessas espécies, resultante do seu hábito de se abrigar em troncos de madeira (MELO, 2000; AZEVEDO *et al.* 2011).

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dos resultados obtidos, foi demonstrado que a escolha de modelos tem grande influência sobre as estimativas dos tempos de divergência, com alguns priors tendo maior impacto do que outros. Ao contrário do que se esperava, o prior que gerou melhores valores de MgL para a idade da raiz foi aquele que mais difere do que é observado no registro fóssil. Além disso, as idades recuperadas para grupos recentes se mostraram sempre subestimadas em relação ao que seria esperado para um cenário clássico de vicariância no Gondwana. As idades recuperadas para as divergências de linhagens dos grupos externos confirmam esse padrão, indicando que talvez seja necessária uma exploração mais profunda dos priors passíveis de serem utilizados, para uma modelagem mais realista do relógio morfológico.

A matriz de dados morfológicos resultante deste trabalho se mostrou bastante consistente quanto às relações recuperadas, com a maior parte das análises convergindo rapidamente. A partir dessa matriz, poderão ser conduzidas avaliações de outros modelos utilizando o relógio morfológico, dado que (1) a amostragem de táxons vivos é quase completa, com base nas espécies conhecidas; (2) a amostragem de táxons fósseis é praticamente total, com representantes de depósitos bem distribuídos desde o Cretáceo até o Mioceno; e (3) as topologias de árvore obtidas são consistentemente recuperadas por todos os métodos, permitindo focar nas estimativas de idades de divergência e comparar os resultados obtidos a partir de diferentes modelos. Além disso, a família *Scolecbythidae* se mostra como boa candidata a grupo modelo para análises de estimativa de tempos de divergências a partir de dados morfológicos, dada a sua característica relictual na fauna viva e o conservadorismo morfológico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, A. P.; DEANS, A. R.; ENGEL, M. S.; FORSHAGE, M.; HUBER, J. T.; JENNINGS, J. T.; JOHNSON, N. F.; LELEJ, A. S.; LONGINO, J. T.; LOHRMANN, V.; MIKO, I. Order Hymenoptera. In: Zhang, Z. Q. (Ed.) **Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013)**. Zootaxa, 3703 (1), pp.51-62. 2013.
- ALROY, J. **Fossilworks: gateway to the paleobiology database**. 2018. Disponível em: <http://www.fossilworks.org>.
- AZEVEDO, C. O. A key to world species of Scolebythidae (Hymenoptera: Chrysidoidea), with description of a new species of *Dominibythus* from Brazil. **Journal of Hymenoptera Research**, 8 (1), 1-5. 1999.
- AZEVEDO, C. O.; XU, Z.; BEAVER, R. A. A new species of *Pristapenesia* Brues (Hymenoptera, Scolebythidae) from Asia. **Zootaxa**, 2750, 60-64. 2011.
- BEAVER, R. A. A new species of *Ycaploca* (Hymenoptera, Scolebythidae) from Fiji. **Entomologist's Monthly Magazine**, 138 (1656-1659), 139-142. 2002.
- BRANSTETTER, M. G.; DANFORTH, B. N.; PITTS, J. P.; FAIRCLOTH, B. C.; WARD, P. S.; BUFFINGTON, M. L. *et al.* Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology**, 27 (7), 1019-1025. 2017.
- BROMHAM, L.; DUCHÊNE, S.; HUA, X.; RITCHIE, A. M.; DUCHÊNE, D. A.; HO, S. Y. W. Bayesian molecular dating: opening up the black box. **Biol. Rev.**, 93, 1165-1191. 2018.
- BROTHERS, D. J. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. **University of Kansas Science Bulletin**, 50, 483-648. 1975.
- BROTHERS, D. J. Note on the biology of *Ycaploca evansi* (Hymenoptera: Scolebythidae). **Journal of the Entomological Society of Southern Africa**, 44 (1), 107-108. 1981.
- BROTHERS, D. J. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zoologica Scripta**, 28, 233-249. 1999.
- BROTHERS, D. J. A new Late Cretaceous family of Hymenoptera, and phylogeny of the Plumariidae and Chrysidoidea (Aculeata). **ZooKeys**, 130, 515-542. 2011.
- BROTHERS, D. J.; CARPENTER, J. M. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research**, 2, 227-304. 1993.
- BROTHERS, D. J.; JANZEN, J. W. New generic synonymy in Scolebythidae, with redescription of both sexes of *Pristapenesia primaeva* Brues from Baltic amber (Hymenoptera: Chrysidoidea). In: **Proceedings of the First Palaeoentomological Conference**. Bratislava: AMBA Projects, 1999. pp. 17-26.

- BROWN, J. M.; LEMMON, D. A. R. The importance of data partitioning and the utility of Bayes factors in Bayesian phylogenetics. **Systematic Biology**, 56: 643-655. 2007.
- CAI, Y. P.; ZHAO, Y. Y.; SHIH, C. K.; REN, D. A new genus of Scolebythidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) from the Early Cretaceous of China. **Zootaxa**, 3504, 56-66. 2012.
- CALDAS, I. V.; SCHRAGO, C. G. Data partitioning and correction for ascertainment bias reduce the uncertainty of placental mammal divergence times inferred from the morphological clock. **Ecology and evolution**, 9 (4), 2255-2262. 2019.
- CARPENTER, J. M. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). **Journal of the New York Entomological Society**, 94, 303-330. 1986.
- CARPENTER, J. M. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? **Zoologica Scripta**, 28 (1-2), 215-231. 1999.
- COCKX, P. F. D.; MCKELLAR, R. C. First record of the family Scolebythidae (Hymenoptera) in mid-Cretaceous amber from Myanmar. **Cretaceous Research**, 67, 133-139. 2016.
- DE PINNA, M. G. G. Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm. **Cladistics**, 7, 367-394. 1991.
- DONOGHUE P. C. J., YANG, Z. The evolution of methods for establishing evolutionary timescales. **Phil. Trans. R. Soc. B**, 371, 20160020. 2016.
- DOS REIS, M., DONOGHUE, P. C., YANG, Z. Bayesian molecular clock dating of species divergences in the genomics era. **Nature Reviews Genetics**, 17 (2), 71-80. 2016.
- DRUMMOND, A. J.; HO, S. Y. W.; PHILLIPS, M. J.; RAMBAUT, A. Relaxed Phylogenetics and Dating with Confidence. **PLoS Biol**, 4 (5), e88. 2006.
- ENGEL, M. S. The wasp genus *Clystopsenella* in Early Miocene amber from the Dominican Republic (Hymenoptera: Scolebythidae). **Novitates Paleoentomologicae**, 12, 1-14. 2015.
- ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A. Cretaceous Scolebythidae and phylogeny of the family (Hymenoptera: Chrysidoidea). **American Museum Novitates** 2007 (3568), 1-16. 2007.
- ENGEL, M. S.; ORTEGA-BLANCO, J.; MCKELLAR, R. C. New scolebythid wasps in Cretaceous amber from Spain and Canada, with implications for the phylogeny of the family (Hymenoptera: Scolebythidae). **Cretaceous Research**, 46, 31-42. 2013.
- EVANS, H. E. A new family of wasps. **Psyche**, 70 (1), 7-16. 1963.

- FARRIS, J. S. Methods for Computing Wagner Trees. **Systematic Biology**, 19 (1), 83-92. 1970.
- FELSENSTEIN, J. Maximum likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. **Systematic Biology**, 22 (3), 240-249. 1973.
- FELSENSTEIN, J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. **Systematic Biology**, 27, 401-410. 1978.
- FELSENSTEIN, J. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. **Journal of molecular evolution**, 17 (6), 368-376. 1981.
- GAULD, I. D. Scolebythidae. In: HANSON, P. E.; GAULD, I. D. (Ed.) **Hymenoptera of Costa Rica**, Oxford: Oxford University Press, 1995. pp. 468-470.
- GOLOBOFF, P. A. Estimating character weights during tree search. **Cladistics**, 9, 83-91. 1993.
- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, S.; NIXON, K. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24, 774-786. 2008.
- GOLOBOFF P. A.; FARRIS, J. S.; KÄLLERSJÖ, M.; OXELMAN, B.; RAMÍREZ, M. J.; SZUMIK, C. A. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics**, 19, 324-332. 2003.
- GOLOBOFF, P. A.; TORRES, A.; ARIAS, J. S. Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. **Cladistics**, 34 (4), 407-437. 2018.
- HARRISON, L. B.; LARSSON, H. C. Among-character rate variation distributions in phylogenetic analysis of discrete morphological characters. **Systematic Biology**, 64(2), 307-324. 2015.
- HEATH T. A.; HUELSENBECK J. P.; STADLER T. The Fossilized Birth-Death Process: A Coherent Model of Fossil Calibration for Divergence Time Estimation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, E2957–E2966. 2014.
- HO, S. Y. W.; PHILLIPS, M. J. Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. **Systematic Biology**, 58, 367-380. 2009.
- HÖHNA, S.; STADLER, T.; RONQUIST, F.; BRITTON, T. Inferring speciation and extinction rates under different sampling schemes. **Molecular biology and evolution**, 28 (9), 2577-2589. 2011.
- HUBER, J. T.; SHARKEY, M. J. Structure In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Ed.), **Hymenoptera of the world: an identification guide to families**. Ottawa: Agriculture Canada Publications, 1993, pp. 13-59.

IGLESIAS, A.; ARTABE, A. E.; MOREL, E. M. The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. **Biological Journal of the Linnean Society**, 103, 409-422. 2011.

JOUAULT, C.; LEGENDRE, F.; GRANDCOLAS, P.; NEL, A. Revising dating estimates and the antiquity of eusociality in termites using the fossilized birth–death process. **Systematic Entomology**, 46(3), 592-610. 2021.

JUKES, T. H.; CANTOR, C. R. Evolution of protein molecules. **Mammalian protein metabolism**, 3, 21-132. 1969.

KASS R. E.; RAFTERY A. E. Bayes factors. **J. Am. Stat. Assoc.** 18, 773-795. 1995.

KLOPFSTEIN, S.; VILHELMSSEN, L.; RONQUIST, F. A nonstationary Markov model detects directional evolution in hymenopteran morphology. **Systematic biology**, 64(6), 1089-1103. 2015.

LACAU, S.; NEL, A.; VILLEMANT, C.; MENIER, J. J.; ORLIAC, M. J.; DE PLÖEG, G. A fossil Scolebythidae from the lowermost Eocene amber of France (Insecta: Hymenoptera). **Annals of the Entomological Society of America**, 93 (4), 701-706. 2000.

LEE, M. S. Y. Multiple morphological clocks and total-evidence tip-dating in mammals. **Biology Letters**, 12 (7), 20160033. 2016.

LEE, M. S. Y.; PALCI, A. Morphological phylogenetics in the genomic age. **Current Biology**, 25, 922-929. 2015.

LEE, M. S. Y.; CAU, A.; NAISH, D.; DYKE, G. J. Morphological clocks in paleontology, and a mid-Cretaceous origin of crown Aves. **Systematic Biology**, 63 (3), 442-449. 2014.

LEPECO, A.; MELO, G. A. R. *Clystopsenella australiana* sp. nov. (Hymenoptera: Scolebythidae): first species of the genus found outside the Neotropical region. **Austral Entomology**, 60 (3), 455-460. 2021a.

LEPECO, A.; MELO, G. A. R. The wasp genus †*Holopsenella* in mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera: †Holopsenellidae stat. nov.). **Cretaceous Research**, 105089. 2021b.

LEPECO, A.; MELO, G. A. R. Mid-Cretaceous amber from Myanmar reveals a rich diversity of extinct scolybythid wasps (Hymenoptera: Chrysidoidea). [Em revisão]

LEWIS, P. O. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. **Systematic biology**, 50(6), 913-925. 2001.

LUCENA, D. A.; ALMEIDA, E. A. B. Morphology and Bayesian tip-dating recover deep Cretaceous-age divergences among major chrysidid lineages (Hymenoptera: Chrysididae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 1-44. 2021.

MARTYNOVA, K. V.; PERKOVSKY, E. E.; OLMÍ, M.; VASILENKO, D. V. New records of Upper Eocene chrysidoid wasps (Hymenoptera: Chrysidoidea) from basins of Styr and Stokhod rivers (Rovno amber). **Paleontological Journal**, 53 (10), 998-1023. 2019.

MATZKE, N. J.; WRIGHT, A. Inferring node dates from tip dates in fossil Canidae: the importance of tree priors. **Biology Letters**, 12 (8), 20160328. 2016.

MELO, G. A. R. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on crabronid wasps. **Scientific Papers Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas**. 14, 1-55. 1999.

MELO, G. A. R. Biology of an extant species of the scolebythid genus *Dominibythus* (Hymenoptera: Chrysidoidea: Scolebythidae), with description of its mature larva. In: AUSTIN, A. D., DOWTON, M. (Ed.) **Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control**. Collingwood: CSIRO, 2000. pp. 281-284.

MELO, G. A. R.; LUCENA, D. A. † Chrysobythidae, a new family of chrysidoid wasps from Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Aculeata). **Historical Biology**, 32 (8), 1143-1155. 2020.

MILLER, M. A.; PFEIFFER, W.; SCHWARTZ, T. The CIPRES science gateway: enabling high-impact science for phylogenetics researchers with limited resources. In: **Proceedings of the 1st Conference of the Extreme Science and Engineering Discovery Environment: Bridging from the extreme to the campus and beyond**, pp. 1-8. 2012.

NAGY, C. G. A new genus of Scolebythidae (Hymenoptera) from South Africa and Australia. **Journal of the Entomological Society of Southern Africa**, 38 (1), 75-78. 1975.

NAUMANN, I. D. The aculeate wasps and bees (Hymenoptera) of Norfolk and Philip Islands. **Australian Entomological Magazine**, 17 (1), 17-28. 1990.

O'REILLY, J. E., DOS REIS, M., DONOGHUE, P. C. Dating tips for divergence-time estimation. **Trends in Genetics**, 31 (11), 637-650. 2015.

O'REILLY, J. E.; PUTTICK, M. N.; PARRY, L.; TANNER, A. R.; TARVER, J. E.; FLEMING, J.; PISANI, D.; DONOGHUE, P. C. Bayesian methods outperform parsimony but at the expense of precision in the estimation of phylogeny from discrete morphological data. **Biology letters**, 12 (4), 20160081. 2016.

O'REILLY, J. E.; PUTTICK, M. N.; PISANI, D.; DONOGHUE, P. C. Probabilistic methods surpass parsimony when assessing clade support in phylogenetic analyses of discrete morphological data. **Palaeontology**, 61 (1):105-118. 2018.

PAULI, T., MEUSEMANN, K., KUKOWKA, S., SANN, M., DONATH, A., MAYER, C., OEYEN, J. P., BALLESTEROS, Y., BERG, A., VAN DEN BERGHE, E., ESCALONA, H.E., GUGLIELMINO, A., NIEHUIS, M., OLMÍ, M., PODSIADLOWSKI, L., POLIDORI, C., DE ROND, J., ROSA, P., SCHMITT, T., STRUMIA, F., WURDACK, M., LIU, S.,

ZHOU, X., MISOF, B., PETERS, R., NIEHUIS, O. Analysis of RNA-Seq, DNA Target Enrichment, and Sanger Nucleotide Sequence Data Resolves Deep Splits in the Phylogeny of Cuckoo Wasps (Hymenoptera: Chrysididae). **Insect Systematics and Diversity**, 5 (1), 1. 2021.

PERKOVSKY, E. E.; RASNITSYN A. P. First records of Scolebythidae and Chrysididae (Hymenoptera, Chrysidoidea) in Rovno amber. **Vestnik Zoologii**, 47 (2), 14-19. 2013.

PETERS, R. S.; KROGMANN, L.; MAYER, C.; DONATH, A.; GUNKEL, S.; MEUSEMANN, K.; KOZLOV, A.; PODSIADLOWSKI, L.; PETERSEN, M.; LANFEAR, R.; DIEZ, P. A. Evolutionary history of the Hymenoptera. **Current Biology**, 27 (7), 1013-1018. 2017.

PORTO, D. S.; ALMEIDA, E. A. B. Corbiculate Bees (Hymenoptera: Apidae): Exploring the Limits of Morphological Data to Solve a Hard Phylogenetic Problem. **Insect Systematics and Diversity**, 5 (3), 2. 2021.

PORTO, D. S.; ALMEIDA, E. A. B.; PENNELL, M. W. Investigating morphological complexes using informational dissonance and Bayes factors: a case study in corbiculate bees. **Systematic Biology**, 70(2), 295-306. 2021.

PORTO, D.; MELO, G. A. R.; ALMEIDA, E. A. B. Clearing and dissecting insects for internal skeletal morphological research with particular reference to bees. **Revista Brasileira de Entomologia**. 60, 109-113. 2016.

PRENTICE, M. A.; POINAR, G. O.; MILKI, R. Fossil scolebythids (Hymenoptera: Scolebythidae) from Lebanese and Dominican amber. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 98 (4), 802-811. 1996.

PUTTICK, M. N.; O'REILLY, J. E.; PISANI, D.; DONOGHUE, P. C. Probabilistic methods outperform parsimony in the phylogenetic analysis of data simulated without a probabilistic model. **Palaeontology**, 62 (1), 1-17. 2019.

PYRON, R. A. Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. **Systematic biology**, 60 (4), 466-481. 2011.

PYRON, R. A. Novel approaches for phylogenetic inference from morphological data and total-evidence dating in squamate reptiles (Lizards, Snakes, and Amphisbaenians). **Systematic biology**, 66, 38-56. 2017.

RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J.; XIE, D.; BAELE, G.; SUCHARD, M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. **Systematic biology**, 67 (5), 901. 2018.

RASNITSYN, A. P. Vysshie pereponchatokrylye mezozoya (= Hymenoptera Apocrita of Mesozoic). **T. Paleont. Inst.**, 147, 1-133. 1975.

RASNITSYN, A. P. Origin and evolution of hymenopterous insects. **Trudy Paleontologicheskogo Instituta AN SSSR**, 174, 1-192. 1980.

RONQUIST F., KLOPFSTEIN S., VILHELMSSEN L., SCHULMEISTER S., MURRAY D. L., RASNITSYN A. P. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. **Systematic biology**, 61: 973–999. 2012a.

RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D. L.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LIU, L.; HUELSENBECK, J. P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. **Systematic biology**, 61 (3), 539-542. 2012b.

RONQUIST, F.; LARTILLOT, N.; PHILLIPS, M. J. Closing the gap between rocks and clocks using total-evidence dating. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 371(1699), 20150136. 2016.

ROSA, B. B.; MELO, G. A.; BARBEITOS, M. S. Homoplasy-based partitioning outperforms alternatives in Bayesian analysis of discrete morphological data. **Systematic biology**, 68(4), 657-671. 2019.

SANMARTIN, I.; RONQUIST, F. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. **Systematic biology**, 216-243. 2004.

SANSOM, R. S.; CHOATE, P. G.; KEATING, J. N.; RANDLE, E. Parsimony, not Bayesian analysis, recovers more stratigraphically congruent phylogenetic trees. **Biology letters**, 14 (6), 20180263. 2018.

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

SIMÕES, T. R.; CALDWELL, M. W.; PIERCE, S. E. Sphenodontian phylogeny and the impact of model choice in Bayesian morphological clock estimates of divergence times and evolutionary rates. **BMC biology**, 18(1), 1-30. 2020.

STADLER, T.; KÜNHERT, D.; BONHOEFFER, S.; DRUMMOND, A. J. Birth–death skyline plot reveals temporal changes of epidemic spread in HIV and hepatitis C virus (HCV). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 110 (1), 228-233. 2013.

TARASOV, S. Integration of anatomy ontologies and evo-devo using structured Markov models suggests a new framework for modeling discrete phenotypic traits. **Systematic biology**, 68 (5), 698-716. 2019.

VILHELMSSEN, L.; MIKO, I.; KROGMANN, L. Beyond the wasp-waist: structural diversity and phylogenetic significance of the mesosoma in apocritan wasps (Insecta: Hymenoptera). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 159(1), 22-194. 2010.

WIENS, J. J. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. **Systematic biology**, 53 (4), 653-661. 2004.

WRIGHT, A. M. A systematist's guide to estimating Bayesian phylogenies from morphological data. **Insect systematics and diversity**, 3 (3-2), 1-14. 2019.

WRIGHT, A. M.; HILLIS, D. M. Bayesian Analysis Using a Simple Likelihood Model Outperforms Parsimony for Estimation of Phylogeny from Discrete Morphological Data. **PLoS ONE**, 9 (10), e109210. 2014.

XIE, W.; LEWIS, P. O.; FAN, Y.; KUO, L.; CHEN, M. H. Improving marginal likelihood estimation for bayesian phylogenetic model selection. **Systematic biology**. 60, 150-160. 2011.

YANG, Z.; RANNALA, B. Bayesian estimation of species divergence times under a molecular clock using multiple fossil calibrations with soft bounds. **Molecular biology and evolution**, 23(1), 212-226. 2006.

ZHANG, C.; WANG, M. Bayesian tip dating reveals heterogeneous morphological clocks in Mesozoic birds. **Royal Soc Open Sci**. 6 (7), 182062. 2019.

ZHANG, C.; STADLER, T.; KLOPFSTEIN, S.; HEATH, T. A.; RONQUIST, F. Total-evidence dating under the fossilized birth–death process. **Systematic biology**, 65 (2), 228-249. 2016.

ZHANG, Q.; RASNITSYN, A. P.; OLMÍ, M.; MARTYNOVA, K. V.; PERKOVSKY, E. E. First scolybythid wasp (Hymenoptera: Chrysidoidea, Scolybythidae) in the mid-Cretaceous Burmese amber. **Palaeoentomology**, 3(1), 41-45. 2020.

ZUCKERKANDL, E., PAULING, L. Evolutionary divergence and convergence in proteins. In: BRYSON V., VOGEL H. J. (Ed.) **Evolving genes and proteins**. New York: Academic Press. 1965. pp. 97-166.

APÊNDICE A

Material examinado.

Família	Espécie	Sexo	Localidade	Instituições
Bethylidae	<i>Chlorepypis</i> sp.	1 F, 1 M	BRASIL: Governador Valadares, Vilhena	DZUP
Bethylidae	<i>Prosierola nasalis</i> (Westwood, 1984)	1 F	BRASIL: Teodoro Sampaio	DZUP
Bethylidae	† <i>Cursoribythus</i> sp.	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Chrysididae	<i>Adelphe</i> sp.	1 F, 1 M	BRASIL: Ponta Grossa	DZUP
Chrysididae	<i>Cleptidea xantomelas</i> (Mocsary, 1904)	1 F, 1 M	BRASIL: Nova Teutônia, Piraquara	DZUP
†Chrysobythidae	† <i>Aureobythus decoloratus</i> Melo & Lucena, 2019	2 F	Âmbar Burmês	DZUP
†Plumalexiidae	† <i>Plumalexius ohmkuhnlei</i> Rasnysin & Brothers, 2020	1 M	Âmbar Burmês	DZUP
Plumariidae	<i>Plumarius</i> sp.	3 M	PARAGUAI: Boquerón	DZUP
Plumariidae	<i>Plumaroides andalgalensis</i> Brothers, 1974	1 M	ARGENTINA: Andalgalá	DZUP
Sierolomorphidae	<i>Sierolomorpha canadensis</i> Provancher, 1888	1 M	EUA: Allendale	DZUP
†fam. nov.	† <i>Bur-1159</i>	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Acanthabythus exilispinus</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Arcapenesia compacta</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F 1 M	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Burmapenesia iridescens</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Burmapenesia longicephala</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Cephalobythus clypeatus</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Cephalobythus deformis</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Cephalobythus gladius</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F 2 M	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Cephalobythus simplex</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	<i>Clystopsenella australiana</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	AUSTRÁLIA: Bribie Island	CSIRO
Scolebythidae	<i>Clystopsenella longiventris</i> Kieffer, 1911	12 F, 1 M	BELIZE; BOLÍVIA: San Borja; BRASIL: várias localidades; COSTA RICA: Heredia, Limón; PANAMÁ: Darién	CZMA; DZUP; SEMK
Scolebythidae	† <i>Clystopsenella mirabilis</i> Engel, 2015	1 F	Âmbar Dominicano	*
Scolebythidae	<i>Clystopsenella</i> sp. nov.	5 F	COSTA RICA: Guanacaste	AMNH

Scolebythidae	† <i>Cretopsenella spinifera</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP (Continuação)
Scolebythidae	† <i>Gnathapenesia burmensis</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Eobythus patriciae</i> Lacau <i>et al.</i> 2000	2 F	Âmbar de Oise	**
Scolebythidae	<i>Pristapenesia asiatica</i> Azevedo <i>et al.</i> 2011	2 F	CHINA; TAILÂNDIA	*
Scolebythidae	† <i>Pristapenesia inopinata</i> (Prentice & Poinar, 1996)	1 M	Âmbar Dominicano	DZUP
Scolebythidae	† <i>Pristapenesia primaeva</i> Brues, 1933	1 F, 2 M	Âmbar Báltico	DZUP
Scolebythidae	<i>Pristapenesia stricta</i> (Azevedo, 1999)	18 F, 6 M	BRASIL: Ribeirão Preto	DZUP
Scolebythidae	† <i>Rhynchopsenella argentea</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Rhynchopsenella bicarinata</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	† <i>Rhynchopsenella diaphanae</i> Lepeco & Melo, 2021	1 F	Âmbar Burmês	DZUP
Scolebythidae	<i>Scolebythus madecassus</i> Evans, 1963	1 F	MADAGASCAR	AMNH
Scolebythidae	† <i>Uliobythus terpsichore</i> Engel & Grimaldi, 2007	1 M	Âmbar Libanês	**
Scolebythidae	<i>Ycaploca evansi</i> Nagy, 1975	8 F, 1M	ÁFRICA DO SUL: Pretoria; AUSTRÁLIA: Norfolk Island, Philip Island; NOVA ZELÂNDIA: Hastings	CSIRO; NZAC
Scolebythidae	† <i>Zapenesia libanica</i> Engel & Grimaldi, 2007	1 F	Âmbar Libanês	**

*espécies incluídas na matriz a partir das descrições e imagens nos trabalhos originais.

**espécies incluídas na matriz a partir de fotografias de alta resolução não-publicadas.

APÊNDICE B

Lista de caracteres (em inglês)

Annotated list of characters (when not indicated, the characters refer to both sexes)

Head

1. Mandible, overall shape (female): (0) long and slender, more than 2.5× longer than basal width; (1) short and robust, about two times longer than basal width.

Although the overall mandible shape is highly variable among Chrysidoidea, scolebythid wasps have a distinctly short and broadened mandible, represented herein by the state (1).

2. Mandible, curvature along longitudinal axis in frontal view (male): (0) without abrupt angulation; (1) abruptly angled medially; (2) twisted medially.

Most taxa examined have the mandible with a gentle curvature from its base towards the apex. The mandible of male Plumariidae has a distinct angulation medially, represented herein by the state (1). The mandible of male *Adelphe* was described by Kimsey (1986) as “large flattened foliaceous”, and is considered here as a third state (2), in which there is a median torsion, making the teeth visible in frontal view.

3. Mandible, edge of ventral condylar ridge: (0) rounded; (1) sharp.

The posterior edge of the mandible is characterized by a lamellate ridge in species of the genus *Cephalobythus*, and is recovered here as a synapomorphy of this genus.

4. Mandible, basal depression: (0) absent; (1) present.

Even though the base of the mandible is often slightly depressed between the condyles, in some scolebythid genera there is a deep depression, represented by the state (1), more conspicuous from ventral view.

5. Mandible, number of teeth (female): (0) one, apex simple; (1) two; (2) three; (3) four; (4) five.

Sexual dimorphism in the number of mandibular teeth is present in Scolebythidae (e.g., *Pristapenesia stricta*) and is widespread among Chrysidoidea. Therefore, we based this character solely on females.

6. Maxillary palp, length: (0) short, apex not reaching the procoxa; (1) long, apex reaching the procoxa.

A distinctly long maxillary palp is found in *Plumarius*. Although the males are hypognathous, approximating the mouthparts to the coxae, the palps are notably longer than in other Chrysidoidea considered.

7. Maxillary palp, number of palpomeres: (0) six; (1) five; (2) four.

Loss of maxillary palpomeres is common in Chrysidoidea, occurring in Chrysididae, many Bethylidae and also in the female of *Plumarius*. The fam. nov., Scolebythidae, Chrysobythidae, male Plumariidae and many Bethylidae retained the plesiomorphic condition of having six palpomeres (Melo & Lucena, 2019). We therefore considered *Plumarius* as having the state (0) since the five palpomeres condition of the female is probably due to secondary loss. This character partially corresponds to Brothers (1975) char. 16.

8. Labial palp, number of palpomeres (female): (0) four; (1) three; (2) two.

fam. nov. and Scolebythidae are the only chrysidoids that retained the plesiomorphic condition of having four labial palpomeres. This character partially corresponds to Brothers (1975) char. 17.

9. Clypeus, medial lobe below antennal socket (female): (0) absent; (1) present.

Although many Hymenoptera have the medial portion of the clypeus as a projected lobe, herein we refer to the specific case of some Scolebythidae that exhibit a medial tab in a position below that of the basal surface of the clypeus. In *Clystopsenella longiventris* and *C. mirabilis* this lobe is absent, but males of the former species may present a small lobe. Therefore, the character is considered herein only for females to highlight the similarity between both species in contrast to *C. australiana*. This character is a reinterpretation of Carpenter (1999) char. 3.

10. Clypeus, medial lobe, shape of medioapical edge: (0) incurved; (1) straight to slightly rounded; (2) pointed.

The clypeus modifications are complex in the context of chrysidoid evolution, providing important evidence for relationships within Scolebythidae. The medial lobe may exhibit many shapes in this family, with the most significant characteristic being the medial portion of apical edge. This character was only coded for taxa that received state (1) in the previous character.

11. Clypeus, medial lobe, spiniform projection: (0) absent; (1) present.

The presence of a spiniform projection on the medial lobe is an autapomorphy of *Acanthabythus exilispinus*. This character was only coded for taxa that received state (1) in character 9.

12. Clypeus, medial longitudinal carina: (0) absent; (1) present.

This character is mentioned by Azevedo *et al.* (2018) as a diagnostic feature of Bethylidae, and is found in all representatives of the family considered herein.

13. Clypeus, lateral portion of lower margin: (0) straight, unmodified; (1) with a small projection or lobe over base of mandible; (2) strongly projected and forming a broad lobe over base of mandible.

In most scolebythid wasps the lateral portion of the clypeal edge is slightly prominent, forming a tooth, herein represented by the state (1). In *Cephalobythus* the entire lateral portion is projected, forming a broad lobe over the base of the mandible, being represented by the state (2).

14. Clypeus, medial portion: (0) not extending onto frons; (1) extending onto frons above antennal sockets.

The projection of the medial portion of the clypeus onto the frons is an autapomorphy of *Prosierola nasalis* in the present analysis, being a characteristic feature of the Bethylinae (Azevedo *et al.* 2018).

15. Malar space, minimum length in relation to basal width of mandible: (0) as long as one half or less; (1) longer than one half.

This character was adapted from Carpenter (1999) char. 8.

16. Malar space, malar sulcus: (0) absent; (1) present.

Among the taxa examined, only *Adelphe* sp. have the malar sulcus.

17. Antennal socket, position in relation to epistomal suture: (0) contiguous, located in a reentrance of the clypeus; (1) close, distance shorter than width of the socket; (2) far, distance longer than width of the socket.

Most Chrysidoidea have the upper margin of clypeus strongly emarginated by the antennal sockets, the exceptions in the present analysis being the males of Plumariidae. The condition of male *Plumarius* is more conspicuous, with the sockets displaced to the mid-height of the head.

18. Antennal socket, position in relation to clypeal apex: (0) lower margin well above clypeal apex; (1) lower margin level with clypeal apex.

Scolebythidae have the most drastic reduction of the clypeus among aculeate wasps (Brothers 1975), with some species having the antennal socket positioned within a deep sublateral reentrance, its lower margin almost corresponding to the lowermost limit of the head. This condition can also be noted in the new family. In taxa coded as (1) in the character 9 (presence of a medial lobe below antennal socket level) we disconsider the length of the lobe to take the measurement.

19. Dorsal portion of antennal rim: (0) as projected as ventral portion; (1) distinctly projected, more than lower portion; (2) strongly projected over scape radicle.

The dorsal margin of the antennal socket is often projected in relation to the ventral one in some Chrysidoidea. It is remarkably developed in *Acanthabythus*, *Burmapenesia* and *Rhynchopsenella*, deflecting the radicle downwards.

20. Antenna, scape, orientation of radicle axis relative to the main shaft of scape: (0) aligned; (1) strongly angled.

A strong angulation between the radicle axis and the main shaft of the scape is found in *Cursoribythus silvestris* and *Chlorepypis* sp. in the present analysis.

21. Antenna, shape of scape: (0) long, almost cylindrical, more than three times longer than wide; (1) short, almost cylindrical, about twice as long as wide; (2) short and flattened, about twice as long as wide.

The antennal scape assumes many shapes within the Chrysidoidea, but it is characteristically short and flattened in all Scolebythidae. A similar shape was found in *Prosierola nasalis* among the taxa examined.

22. Antenna, pedicel length: (0) about as long as apical width; (1) longer than 1.5× apical width.

Among the Scolebythidae, only *Rhynchopsenella* has a relatively short pedicel.

23. Antenna, pedicel: (0) bearing only short setae, much shorter than apical width of pedicel; (1) with two distinctly long setae, longer than apical width of pedicel, in addition to short setae.

The presence of two distinctly longer setae on the scape is found in all “poorly-veined” scolebythid wasps for which the character could be coded. These setae are undoubtedly absent in *Clystopsenella*, *Rhynchopsenella*, *Scolebythus* and *Ycaploca*, and were not found in the outgroup taxa.

24. Antenna, flagellum, longitudinal rows of long setae (male): (0) absent; (1) present.

This character is used herein to highlight the distinct pubescence found in the flagellum of some plumariid males, being an autapomorphy of *Plumarius* sp. in the present analysis.

25. Antenna, sexual dimorphism in the number of flagellomeres: (0) absent; (1) present.

The presence of eleven flagellomeres on males and ten on females is a synapomorphy of the Aculeata s. str., herein represented only by *Sierolomorpha canadensis*. All other taxa considered have eleven flagellomeres in both sexes. This character is partially correspondent to Brothers (1975) char. 12.

26. Antenna, length of F1 relative to that of F2: (0) shorter than 0.7× F2 length; (1) about the same length; (2) more than twice as long as F2.

27. Frons, surface along medial line: (0) flat, two halves not deepening toward midline; (1) two halves deepening toward midline.

The frons is distinctly depressed medially in Chrysididae and Chrysobothridae, representing a synapomorphy grouping both families.

28. Frons, length of the frontal line from its ventral end: (0) very short or faintly impressed; (1) short, ending below median ocular level; (2) long, ending near anterior ocellus; (3) complete, uninterrupted.

Although the frontal line may be represented by an inpunctate surface or by a slightly lighter line in relation to the remainder of the integument, we measure it as a conspicuous sulcus or carina, which usually ends abruptly on its upper end.

29. Frons, tubercle between antennal sockets: (0) absent; (1) present.

This character refers to the slight elevation of the frons between the antennal sockets, a characteristic found only in species of the genus *Pristapenesia*. Carpenter (1999) considers the frontal elevation of *Ycaploca evansi* as homologous to the condition of *Pristapenesia*, but we interpret that the first case results from the projection of the entire frons, while the latter is a slight elevation of the region between antennal sockets. We, thus, code all taxa (except *Pristapenesia*) as having the state (0).

30. Frons, level in relation to clypeal surface (female): (0) not raised; (1) raised, sockets oriented anteriorly; (2) strongly raised, sockets oriented ventrally.

31. Lateral margins of frontal elevation: (0) rounded; (1) carinated.

The lateral carinae on frontal elevation characterize a well-defined scrobe in some species. This character applies only to taxa coded (1) in the preceding character.

32. Eye shape in frontal view: (0) oval, dorsal portion about as broad as ventral one; (1) dorsal portion distinctly narrowed in relation to ventral one.

The overall eye shape is variable among the studied taxa. State (1) is being used to characterize the distinct drop-shaped eyes found in some Scolobythidae, characterizing a distinct lineage including many genera.

33. Eye, shape of inner margin: (0) sinuate; (1) convex.

Among the taxa examined, the sinuate inner margin is found only in Plumariidae. *Sierolomorpha canadensis* and *Chlorepbris* sp. has an almost straight inner margin, while the remaining taxa have a rounded eye. This character is partially correspondent with Brothers (1975) char. 7 and Brothers (2011) char. 1.

34. Eye, setae: (0) absent or inconspicuous; (1) long and dense.

This character is considered herein to denote the conspicuously developed eye pilosity of *Adelphe* sp., not found in other terminals.

35. Mid ocellus, ventral margin: (0) aligned with or below eye dorsal margin; (1) well above eye dorsal margin.

This character is based on Lacau et al. (2000) char, 20.

36. Distance between lateral ocelli: (0) less than twice anterior ocellus diameter; (1) about 3× anterior ocellus diameter.

37. Ocelli, sexual dimorphism: (0) absent, males and females with ocelli; (1) present, females lacking ocelli.

Although the females of many aculeate lineages lack ocelli, in the present analysis this condition is exclusive of *Plumarius* sp.

38. Dorsal margin of hypostomal cavity: (0) U-shaped; (1) almost straight and transverse.

Here we refer to the shape of the posterior (or dorsal, in a hypognathous definition) delimitation of the hypostoma, which consists of the anteriormost limit of the gena ventrally. This region is distinctly straight in most *Cephalobythus* species, less so in *C. gladiator*.

39. Hypostomal bridge, distance between dorsal margin of hypostoma and occiput relative to basal width of mandible: (0) long, about 1.0 to 1.5× mandible width; (1) very long, more than 2.0× width; (2) very short, less than 0.5× width.

The hypostomal bridge is considered herein as the ventral surface of the gena, measured along the medial axis of the head in ventral view, between the hypostoma and the occiput.

40. Occipital carina: (0) absent; (1) present.

In *Clystopsenella australiana* there is a slight indication of the carina laterally to the occiput. We opted to code this taxon as (1) to differentiate its condition in opposition to other *Clystopsenella*, which completely lack the occipital carina. This character was based on Carpenter (1999) char. 7.

41. Gena, carina laterally to occipital area: (0) absent; (1) present.

The presence of an additional carina on the lateral surface of the gena, parallel to the occipital carina, is an autapomorphy of *Rhynchopsenella bicarinata*.

42. Gena, ventral projection posterior to mandible base: (0) absent; (1) present.

The presence of a projection adjacent to the mandibular base is found only in *Gnathapenesia*.

Mesosoma

43. Pronotum, pronotal flange: (0) well-developed, covering propleuron dorsally; (1) reduced to a short translucent strip, propleuron visible dorsally.

The reduction of the pronotal flange to a short translucent strip is a synapomorphy supporting the grouping of fam. nov. and Scolebythidae, but is also present in Plumariidae and Plumalexiidae. In the new family the dorsal area of the propleuron is less visible in comparison to Scolebythidae, as the propleuron is shorter in the former.

44. Pronotum, transverse carina adjacent to pronotal flange: (0) absent; (1) present and incomplete, restricted to the anterior surface of pronotum; (2) present and complete, ending on the postero-lateral surfaces of pronotum.

In some taxa examined the pronotal flange is followed by a carina that may border the entire sclerite or be restricted to the anterior surface. This carina may be very weak, giving the impression that the pronotal flange is bordered by a sulcus. The position of

this carina is very close to the anterior edge of the sclerite, different from the transverse sulcus characteristic of some chrysidoids (see following character).

45. Pronotum, anterior surface, transverse pronotal sulcus: (0) absent; (1) present.

This sulcus is located at mid-height of the anterior surface of the pronotum in many Chrysoidea, including the new family. It is absent in all extant Scolytidae.

46. Dorsal pronotal area: (0) very reduced, pronotum mostly vertical; (1) reduced, but noticeable, less than half of mesoscutum length; (2) well developed, at least as long as half of mesoscutum length.

This area is also called pronotal collar, being virtually absent in Plumariidae and short in Scolytidae, fam. nov., Sierolomorphidae and also in *Cleptidea*, although not well delimited in the latter. Carpenter (1999) uses the presence of the pronotal collar as an autapomorphy of *Libanobythus milkii*. The enlarged pronotal collar of this taxon was mentioned and illustrated by Prentice et al. (1996), but it is considered a very unusual condition, since Chrysididae, Chrysobothridae, Scolytidae and fam. nov. have a short dorsal area of the pronotum. We have examined a single low resolution image of the holotype of *L. milkii* and a large structure could be seen in the anterior portion of the mesosoma, but it was not possible to tell what it corresponds to. It may simply result from a preservation artifact.

47. Pronotal area, transverse depression: (0) absent; (1) present.

The presence of a transverse depression on the medial dorsal surface is an autapomorphy of *Gnathapenesia* among taxa examined.

48. Transition between dorsal and vertical surfaces of pronotum: (0) continuous, without carina or sulcus; (1) with a slight and uninterrupted transverse sulcus; (2) with a strong and uninterrupted transverse carina; (3) with a strong transverse carina interrupted medially.

Most taxa examined have a continuous transition between the vertical (anterior and lateral) and dorsal surfaces of the pronotum. *Burmapenesia* exhibits a thin sulcus similar to a line bordering the transition and Chrysobothridae have a transverse and uninterrupted carina. In *Adelphe* sp. the carina is present but interrupted medially.

49. Pronotum, posteroventral angle: (0) rounded, not curving towards procoxa; (1) acute, curving towards procoxa.

Although this characteristic is variable among Chrysidoidea, the new family and all representatives of Scolebythidae have a rounded posteroventral angle of the pronotum. In *Plumarius* this angle is acute and projects towards the procoxae.

50. Pronotum, medial longitudinal sulcus: (0) absent; (1) present.

The presence of this sulcus is an autapomorphy of *Cleptidea* in the present analysis.

51. Dorsal edges of propleura: (0) widely separated medially, membrane visible in dorsal view; (1) halves in close contact, membrane not visible in dorsal view.

This character could not be coded for some fossil scolebythid wasps, as the region is often not visible. Even though, as far as is known, all Scolebythidae have the dorsal edges of propleura widely separated from each other and connected by membrane.

52. Posteroventral edges of propleura: (0) halves aligned, transverse in relation to the body main axis; (1) oblique in relation to one another, shortened anterad to accommodate the basisternum medially.

In most analyzed taxa the posteroventral edges of the propleura are aligned, abutting to the straight anterior edge of the basisternum. In fam. nov. and Scolebythidae, the enlargement of the basisternum resulted in shortened halves of the propleura, which then have oblique posterior margins.

53. Propleuron, dorsolateral carina, extension: (0) complete; (1) reduced to anterior portion; (2) absent.

This carina is found in most lineages of Chrysidoidea and traverses longitudinally the propleuron, being reduced to the anterior portion in some Scolebythidae and absent in others.

54. Propleuron, dorsolateral carina, position: (0) located laterally, crest of carina directed ventrally; (1) located dorsally, crest of carina directed dorsally.

In most Chrysidoidea, the crest of the propleural carina is directed ventrally, corresponding to the point of contact between the pronotum and the propleuron. In all

Scolebythidae, the carina is oriented towards the dorsal surface and apparently contacts the anterior edge of the pronotum. The change of the propleural carina to a dorsal position in Scolebythidae apparently occurred through the flattening of the propleura and a concomitant bending of its lateral surface. This character applies only to taxa coded as (0) or (1) in the preceding character.

55. Propleuron, epicoxal lobe: (0) absent or reduced to a thin strip; (1) present.

We diagnose the epicoxal lobe as the region on the posterior edge of the propleuron separated from the remainder of the sternite by a sulcus or change of integumental sculpturing. Within the Scolebythidae, only the genus *Rhynchopsenella* retained the plesiomorphic condition of having an epicoxal lobe. We applied the state (0) to taxa retaining a very reduced and translucent strip at the posterior edge of the propleuron, such as the genus *Ycaploca*.

56. Prosternum, shape of basisternum: (0) very small, strongly slanted posteriorly in relation to propleuron, procoxae close to each other; (1) small, slanted posteriorly in relation to propleuron, separating procoxae; (2) large, flat, separating procoxae.

Scolebythidae usually have an enlarged basisternum—the exposed ventral region of the prosternum. This enlargement resulted in a projection of the propleura frontwards, exposing their dorsal surfaces, and producing the characteristic neck seen in these wasps. In Plumariidae and some Bethylidae, the ventral surface of the prosternum is very reduced, forming a narrow sclerite between the propleura. Fam. nov., among other taxa, has an intermediate state, with a large basisternum, but with its posterior surface slanted. In all Scolebythidae the basisternum is a large and flat plate.

57. Mesoscutum, notaulus: (0) absent, with no external indication; (1) present.

We use the median portion of the notaulus to diagnose its presence, as the anterior portion may be visible or not according to the position of the pronotum. Among the Scolebythidae, species of the genera *Cephalobythus*, *Eobythus* and *Pristapenesia* lack notauli.

58. Mesoscutum, orientation of notauli: (0) parallel to slightly subparallel; (1) diverging significantly anteriorly, proportion between anterior and posterior distances higher than 5:3.

Most Scolebythidae have parallel notauli, with the exception of *Acanthabythus exilispinus* and *Arcapenesia compacta*. This character applies only to taxa coded as (1) in the preceding character.

59. Mesoscutum, parascutal edge: (0) marked by a smooth transition; (1) forming a sharp edge.

This character refers to the region of the mesoscutum adjacent to the tegula. It is a shallow depression in most taxa examined, but makes a strong angle in the Bethylidae examined and in *Aureobythus decoloratus*.

60. Mesoscutellum, sulcus along anterior margin: (0) not differentiated from transscutal articulation; (1) differentiated as a well-defined sulcus, parallel to transscutal articulation; (2) differentiated as a pair of distinct pits isolated from each other or connected by a narrow sulcus medially.

The presence of a distinct transverse sulcus on the anterior portion of the mesoscutellum seems to be plesiomorphic among Chrysidoidea. Among Scolebythidae, it is modified into a shallow anterior depression adjacent to the transscutal articulation in *Cephalobythus*, *Eobythus* and *Pristapenesia*. Character 24 of Lacau *et al.* (2000) supports the grouping of *Scolebythus* and *Clystopsenella* by the presence of a transverse furrow between the scutellum and mesoscutum, but we could not find any special difference between the scutellum of these taxa and other scolebythid wasps.

61. Mesepisternum, omaulus: (0) not indicated, surface of mesepisternum smooth; (1) indicated by a sharp edge or carina.

A well-impressed omaulus can be found in many Hymenoptera, but was recovered herein as an autapomorphy of *Adelphe* sp.

62. Mesepisternum, transepisternal line: (0) absent; (1) present.

The transepisternal line is characteristic of Epyrinae, and was recovered herein as an autapomorphy of *Chloepyrus* sp.

63. Mesepisternum, lateroventral sulcus traversing the mesepisternal pit: (0) absent; (1) present.

This character is autapomorphic of fam. nov.

64. Mesepisternum, prepectus: (0) as two widely separated plates; (1) contiguous medially.

The presence of a well-developed prepectus with the two halves contacting each other medially supports a relationship between Plumariidae and Bethylidae. The prepectus is not visible in *Plumalexius ohmkuhnlei*.

65. Mesepisternum, mesocoxal foramina: (0) narrow; (1) wide, leaving a short space between foramina.

In ventral view, Chrysididae, Chrysobothridae, Scolobothridae and the new family have distinctly enlarged mesocoxal foramina in comparison to other Chrysidoidea and Sierolomorphidae. In these taxa, the distance between the foramina is shorter than one-half of the total width of the mesepisternum in ventral view. The state (1) supports the clade grouping these families.

66. Mesepisternum, ventral surface anterior to mesocoxal foramen: (0) slightly slanted, medial articulation of coxa exposed at least partially; (1) almost vertical, medial articulation hidden under proximal portion of coxa.

In some taxa, the ventral portion of the mesepisternum is strongly slanted posteriorly, hiding the articulation of the sclerite with the mesocoxa. Among the taxa examined, this character indicates a grouping of Bethylidae, Plumalexiidae and Plumariidae.

67. Metanotum, degree of exposure: (0) not covered medially by mesoscutellum; (1) almost entirely covered by mesoscutellum medially.

Although there is some mobility between the posterior margin of the mesoscutellum and the metanotum, we applied the state (1) to taxa having the metanotum almost completely covered medially. In taxa coded as (0) there may be an elevation on the metanotum indicating the limit to the superposition of the mesoscutellum.

68. Metanotum, medial surface in relation to lateral portions of sclerite: (0) level; (1) distinctly elevated.

Sierolomorpha and the examined Chrysididae have the metanotum distinctly elevated medially, while in the other taxa the sclerite is not or only slightly elevated in relation to lateral portions. This elevated region corresponds to the metascutellum.

69. Metepisternum, ventral portion: (0) depressed in relation to mesepisternum, medially narrowed; (1) expanded, forming a plate between mesocoxae.

Most taxa examined have the ventral portion of the metepisternum as a narrowed and depressed area hidden between the mesocoxae. The flattening of the ventral portion of the metepisternum, forming a “metasternal plate”, is characteristic of Bethyridae, but is absent in *Cursoribythus*. In Plumariidae, the entire ventral region of the metepisternum is slanted and barely visible, as a consequence of the slanting of the posterior portion of the mesepisternum. We include the latter condition within the circumscription of the state (0) as the “metasternal plate” is not formed.

70. Metepisternum, submetapleural carina: (0) present as a strong carina or lamella; (1) absent, transition between lateral and ventral surfaces of metepisternum continuous.

The submetapleural carina on the metepisternum runs laterally, above the mesocoxa, ending near the metacoxal foramen. Within the Scolebythidae, only *Rhynchopsenella* retained the plesiomorphic condition of having a well-defined submetapleural carina. The remainder of scolebythid wasps present a slight transition between lateral and ventral surfaces of the metepisternum.

71. Metapostnotum: (0) externally exposed, its size variable; (1) either mostly internal, not exposed, or delimitation from propodeum obliterated.

The metapostnotum is delimited by the metapostnotal-propodeal suture, sometimes associated with strong ornamentation externally. Among the taxa examined, no external indication of a metapostnotum can be found in *Plumalexius ohmkuhnlei*, *Eobythus patriciae* and the genus *Pristapenesia*, representing a synapomorphy grouping the latter two taxa. Carpenter (1999) considered the metapostnotum of *Scolebythus madecassus* and *Clystopsenella longiventris* as partially obliterated, but we could not find any special condition particular of both taxa.

72. Metapostnotum, shape: (0) mostly transverse, narrow, not extending onto dorsal surface propodeum; (1) broadly extending onto dorsal surface of propodeum; (2) narrowly extending onto dorsal surface of propodeum medially.

The state (1) is used to characterize the metapostnotum of Bethylidae, which extends onto the almost entire dorsal surface of the propodeum (Kawada et al. 2015). Although the posterior limit of the metapostnotum in Chrysididae is not clear, we follow the interpretation of Lucena & Almeida (2021), who treated it as similar to the condition seen in Bethylidae. We further differentiate the condition found in fam. nov. and many fossil Scolebythidae, in which only the medial portion of the metapostnotum extends onto the propodeum, forming a semicircular or a triangular depression.

73. Propodeum, transition between dorsal and posterior surfaces: (0) continuous, transition not indicated; (1) angled, transition marked by foveae or sinuous carinae; (2) angled, transition marked by a sharp crest or a transverse carina, surfaces forming a right angle.

Although Chrysididae, Chrysobythidae and Bethylidae present a “box-like” propodeum, we differentiate the condition found in the first two families from that found in the latter. In Bethylidae, the posterior and dorsal surfaces are separated by a sharp transverse crest, while in the other two taxa, the posterior margin of the dorsal surface is delimited by a group of carinae or foveae.

74. Propodeum, distance between spiracle and anterior portion of metapleural line: (0) none, spiracle contiguous with metapleural line; (1) short, spiracle displaced from metapleural line by more than one-half of its width.

The metapleural line often runs obliquely from its upper portion downwards, becoming almost horizontal near the coxal foramen. We consider only its anterior, vertical portion as a reference to measure the displacement of the spiracle.

75. Propodeum, dorsal surface, longitudinal depression: (0) absent; (1) present.

This character refers to a longitudinal depression found on the posterior surface of the propodeum in many Scolebythidae.

76. Propodeum, posterior surface, median longitudinal carina above propodeal foramen: (0) absent; (1) present.

This carina is often found among chrysidoids but is absent in most Scolebythidae, with the exception of *Gnathapenesia burmensis* and *Ycaploca evansi*. In the latter, the surface above the propodeal foramen is elevated and rugose. We interpret that this condition is a remnant of the straight and complete carina found in other taxa.

77. Propodeum, posterolateral corners: (0) rounded or angulose; (1) with pointed projections.

Posterolateral projections on the propodeum are common in Chrysididae and some Bethylidae. In the present analysis, state (1) was found only in the examined chrysidid wasps.

78. Propodeal foramen: (0) separated from metacoxal foramina by a sclerotized bridge; (1) continuous with metacoxal foramina.

The metacoxal foramen is separated from the propodeal foramen by a sclerotized bridge in *Plumarius* sp., *Plumaroides andalgalensis* and in *Chlorepys* sp. Among the Bethylidae, *Prosierola nasalis* has the foramina continuous with each other, only separated by membrane, probably a groundplan feature of the Bethylinae. In *Cursoribythus silvestris*, we infer the separation of the metacoxal foramen from the propodeal foramen by the observed distance between the metasoma articulation and the metacoxal base.

Legs

79. Tarsal claws: (0) simple, lacking a subapical tooth; (1) bidentate, subapical tooth present.

Among Chrysididae, the tarsal claws are simple only in Plumalexiidae and Scolebythidae. In *C. euryphaessa*, the subapical tooth is very small, perhaps indicating an intermediate state between Scolebythidae and the plesiomorphic condition of the superfamily.

80. Procoxa, shape: (0) conical; (1) somewhat reniform.

Among the taxa examined, only Scolebythidae and *C. euryphaessa* sp. nov. have the procoxae somewhat flattened dorso-ventrally, with a reniform shape, opposed to a conical shape. This condition may have facilitated the displacement of the protrochanters to a baso-lateral position in Scolebythidae.

81. Protrochanter insertion: (0) apical; (1) lateral.

The baso-lateral insertion of the protrochanter on the procoxa is a synapomorphy of Scolebythidae.

82. Protibial spur, velum, inner margin: (0) entire: (1) forming a pecten.

The pecten may represent a synapomorphy of Plumariidae + Plumalexiidae + Bethylidae, although in *Prosierola* and other Bethylinae it is absent, with the inner margin of the spur as a translucent strip.

83. Fore basitarsus, length in relation to mid-length width: (0) about 4× longer than wide; (1) more than 5× longer than wide.

Among the Scolebythidae, species of the genus *Cephalobyhtus* have a characteristic long and slender probasitarsus.

84. Mesofemur, apical expansion to accommodate tibia: (0) absent; (1) present.

Among the taxa examined, this character evolved independently in *P. ohmkuhnlei* and *Chlorepbris*.

85. Mesotibia, spike-like setae on outer surface: (0) absent; (1) present.

Thick and sclerotized setae are found in Plumariidae and in some Bethylidae. We included in the state (1) the condition present in *Rhynchopsenella*, unique among Scolebythidae.

86. Metatibia, relative length of longest setae: (0) shorter than 1.7× maximum tibial width; (1) longer 2× maximum tibial width.

Very long tibial setae on meso and meta legs are common among Scolebythidae, but are absent in *Cretopsenella*, *Gnathapensia*, *Rhynchopsenella*, *Uliobythus* and *Ycaploca*.

87. Metatibial spurs: (0) two; (1) one.

Although Lacau *et al.* (2000) describes *Eobythus* as having no tibial spurs, this is a very unusual condition within Hymenoptera. In fact, at least one metatibial spur can be identified in the photographs of the holotype, having a setae-like appearance, as in *Pristapenesia*. Judging by the similarity of *Eobythus patriciae* with *Pristapenesia* species, the single spur may be the condition for this terminal. This character was adapted from Carpenter (1999), but herein we opt to not consider mesotibial and metatibial spurs separately due to the complete correlation found in these characters for all taxa examined.

88. Metabasitarsus, relative length of longest setae: (0) about as long as or shorter than basitarsus width; (1) longer than basitarsus width.

With the exception of *Rhynchopsenella*, all scolebythids have very long setae on the metabasitarsus of metalegs.

Wings

89. Wings, condition (female): (0) absent; (1) present. (Brothers, 1975 – 2)

Wing reduction in females can be found in many Hymenoptera lineages. Some Sierolomorphidae, Pristocerinae and Scleroderminae bethylids, few Chrysididae and probably all Plumariidae exhibit such dimorphism (Goulet & Huber, 1993; Azevedo *et al.* 2018). No Scolebythidae known from both sexes have brachypterous or apterous forms. Therefore, we opted to code all Scolebythidae as lacking sexual dimorphism on presence of wings, and assumed aptery for *Plumaroides andalgalensis*. Plumalexiidae are only known from males, which are macropterous, the condition in females is unknown.

90. Forewing, angle between 1Rs and costal margin: (0) acute; (1) forming a right angle.

Plumariidae and Plumalexiidae are the single taxa examined herein which deviate from the pattern of having an angled 1Rs. In most taxa, 1Rs departs from the prestigma in direction to the 1Rs+M as it was “coming back” to the proximal portion of the wing from its origin.

91. Forewing, length of prestigma: (0) more 2.5× its width; (1) about 2.0× its width.

92. Forewing, size of pterostigma: (0) small, about as broad as cu-a or less; (1) large, more than 1.3× broader than cu-a.

93. Forewing, apical portion of pterostigma (apical to insertion of 2r-rs): (0) very long, apical margin triangular, , oblique in relation to anterior margin of wing; (1) short to long, apical margin broadly rounded and not oblique in relation to anterior margin of wing; (2) very short, apical margin somewhat straight to incurved, forming a nearly right angle with the anterior margin of wing.

94. Forewing, basal part of 1Rs+M: (0) absent, Rs+M straight; (1) present, indicated as a slight thickening or short spur on Rs+M; (2) present, relatively long, tubular.

Within Scolebythidae, the loss of the 1Rs+M is a synapomorphy of *Cephalobythus* + *Eobythus* + *Pristapenesia*, with a reversal in *P. asiatica*, which have a thickening on the Rs+M at the original point of insertion of the 1Rs+M.

95. Forewing, relative length of 1Rs: (0) 1Rs subequal to or at least half as long as 1M; (1) 1Rs very short, one-fifth of 1M or less.

This character can also be described as the shifting of the position of the 1Rs+M, which originates nearer to the anterior portion of the wing in *Adelphe* sp and other Amiseginae and Chrysidinae. Since the definition between 1Rs and 1M depends on the presence of the 1Rs+M, this character only applies to taxa coded as (1) or (2) in the preceding character.

96. Forewing, marginal cell: (0) closed, Rs meeting R1 distally; (1) open, Rs not reaching R1 distally.

Opening of the marginal cell occurred many times within Chryridoidea, and, at least three times within Scolebythidae: once in *Rhynchopsenella*, once in *Acanthabythus* and once in the common ancestor of many poorly veined genera (e.g., *Cephalobythus*, *Pristapenesia*).

97. Forewing, apex of marginal cell (where R1 and Rs meet), position in relation to margin: (0) contiguous to wing margin; (1) away from margin.

This character is partially congruent with character 1 of Carpenter (1999). Herein we interpret that the apex of the marginal cell is more shifted away from the margin in *Clystopsenella* and *Scolecobythus* in relation to other taxa. This character applies only to taxa coded as (1) in the preceding character.

98. Forewing, relative length of marginal cell in relation to cu-a: (0) short, 2× longer than cu-a or less; (1) long, between 2.5× and 3.5× as long as cu-a; (2) very long, at least 4× longer than cu-a.

In species with an open marginal cell its total length was estimated as a projection of the tip of Rs, or its spectral portion, to the wing margin.

99. Forewing, R1, portion apical to pterostigma: (0) absent; (1) present.

This character is based on character 24 of Engel & Grimaldi (2007).

100. Forewing, 2Rs: (0) absent; (1) present.

Among the Chrysidoidea examined, the 2Rs is present only in Plumariidae and Plumalexiidae. Although Sierolomorphidae lack this vein, it is present in most Aculeata s. str. lineages and was probably present also in the common ancestor of Chrysidoidea. Given the current results, the 2Rs was lost at least two times within Chrysidoidea.

101. Forewing, 2rs-m: (0) absent; (1) present, either spectral, nebulous or tubular.

In all Scolecobythidae with a submarginal cell and also in *C. euryphaessa*, this vein delimits the cell posteriorly. The vein is also present in Chrysobythidae and in *Cursoribythus silvestris*. The presence of the 2rs-m is correlated with the presence of the 1m-cu in the taxa examined, thus, character 16 of Lacau *et al.* (2000) was not considered.

102. Forewing, length of 2r-rs+3Rs (basal part of Rs in marginal cell) before insertion of 2rs-m: (0) about as long as or shorter than 1m-cu; (1) between 1.2 and 1.5× longer than 1m-cu; (2) longer than 2× 1m-cu.

This character refers to the portion of the Rs within the marginal cell proximally to the insertion of the vein 2rs-m. In taxa with the vein 2Rs present, we added the length of the 2r-rs to the length of the 3Rs. This character applies only to taxa coded as (1) in the preceding character.

103. Forewing, length of 1Rs+M in relation to that of 2Rs+M: (0) subequal or longer; (1) far shorter.

This character refers to the length of the submarginal cell posterior to the insertion of 1m-cu. The submarginal cell is distinctly long in *Aureobythus*, *Rhynchopsenella* and *Ycaploca*. In *Acanthabythus*, the length of 2Rs+M is estimated based on its nebular portion and the point of insertion of 2rs-m on the marginal cell. This character applies only to taxa coded as (1) in the character 100.

104. Forewing, 3rs-m: (0) absent; (1) present, either nebulous or spectral.

The 3rs-m is fused with the flexion lines in a complex way in Bethyloidea, not found in any other group of Chrysidoidea. The vein is spectral in Chrysobothridae and tubular in Sierolomorphidae. Its loss occurred at least three times within Chrysidoidea: once in Plumariidae + Plumalexiidae, once in Chrysidae and once in fam. nov. + Scolebythidae.

105. Forewing, 2Cu: (0) tubular; (1) nebulous; (2) spectral.

106. Forewing, distal part of Cu: (0) tubular; (1) nebulous; (2) spectral.

This character refers to the distalmost portion of the vein Cu, after the bifurcation of 3Cu. All Scolebythidae have lost this portion of the vein or it is reduced to a spectral vein.

107. Forewing, tubular portion of A, apical to cu-a: (0) long, more than half of cu-a length, ending near distal part of Cu either as a tubular or nebulous vein; (1) short, about half of cu-a length or less, reaching distal part of Cu as a nebulous vein; (2) very short, as a spur, distally spectral.

108. Forewing, pigmented prolongations of veins toward wing margin: (0) absent; (1) present.

The state (1) is applied specifically to Plumariidae, which have pigmented lines arising from the marginal and second submarginal cells which extend to the wing margin. Brothers (2011) has called these pigmented extensions as “accessory veins”. We interpret them as novelties of Plumariidae, and not as modifications of pre-existing veins.

109. Forewing, pigmentation around Rs and M: (0) absent; (1) present.

A characteristic dark spot of pigmentation near veins 1Rs and 1M can be found in *Clystopsenella mirabilis*, being an autapomorphy for this taxon in the present analysis.

110. Forewing, anterior margin basal to pterostigma, longest setae: (0) about as long as or shorter than 1.5× width of costal vein; (1) distinctly long, longer than 2.0× the width of costal vein.

Most taxa examined have long setae on the anterior margin of the forewing that increase in size towards the pterostigma, then becoming shorter distally. In this character, we refer to the longest setae found basally to the pterostigma, on the pterostigma level.

111. Hind wing, tubular portion of C: (0) extending at least to distal hamuli; (1) not reaching distal hamuli, but extending far from wing base; (2) restricted to wing base, vein not tubular or very short.

112. Hind wing, vein Sc+R: (0) long, extending beyond midway to distal hamuli; (1) relatively short, ending before midway to distal hamuli; (2) very short, restricted to wing base.

113. Hind wing, radial cell (presence of veins Rs, r-m and M): (0) open; (1) closed.

The closed radial cell is the ancestral state for Aculeata and, among Chrysidoidea, was retained only in Plumalexiidae and Plumariidae.

114. Hind wing, A1: (0) short, less than half of the length of anal lobe; (1) well developed, longer than half of the length of anal lobe.

115. Hind wing, width of the anal lobe: (0) not enlarged, one-third of maximum width of hind wing or less; (1) enlarged, with about one-half of the width of hind wing or more.

The measurements of the anal lobe and hind wing widths are taken from the antero-posterior axis (or costal-anal axis). Among the taxa examined, only Plumariidae exhibit an enlarged anal lobe in the hind wing.

Metasoma

116. Metasoma, ventral swelling on first segments: (0) absent; (1) present.

In all Chrysobythidae, fam. nov., and Scolebythidae, the anterior portion of the metasoma is swollen ventrally, giving a strongly convex shape to the first one or two metasomal sterna. In Chrysididae, this same condition is found in *Cleptidea* and *Adelphe*.

117. T1, overall shape: (0) forming a somewhat convex disc, without a distinct angle between the anterior and dorsal surfaces, medial longitudinal depression shallow or absent; (1) forming a distinct angle between the anterior and dorsal surfaces, medial longitudinal depression deep.

This character is used herein to characterize the condition found only in Scolebythidae. Although the overall shape of the T1 in the new family is similar to the condition of Scolebythidae, the angle between dorsal and anterior surfaces is not as marked and the medial depression is shallow.

118. T1, lateral portion: (0) convex, without carina; (1) marked by a short carina anteriorly; (2) marked by a complete lateral line reaching posterior tergal margin.

Among the taxa examined, only Sierolomorphidae exhibit a well-developed lateral line on the first tergum, while the extant bethylid wasps have a short indication of this line, as a carina. The character could not be observed in *Cursoribythus*.

119. T1, posterior margin: (0) entire; (1) interrupted by a deep cleft at the angle between lateral and dorsal surface of sclerite.

A deep cleft on the posterior margin of the T1 was found here in Chrysididae, Chrysobothridae, Scolobothridae and in the new family. Due to this cleft, the laterotergite in these taxa overlaps the dorsal surface of the tergum.

120. T1, dorsal portion in between lateral clefts: (0) broad, laterally reaching laterotergite; (1) shortened laterally and margin distinctly separated from laterotergite.

Lateral reduction of the dorsal portion of T1 was found only in *Cephalobothrus* and *Pristapenesia*. We could not observe this region in *Eobothrus*, *Uliobothrus* and *Zapenesia*. This character applies only to taxa coded as (1) in the preceding character.

121. T1, dorsal surface, posterior margin: (0) smooth, not differentiated from disc surface; (1) depressed in relation to disc surface and sculptured by a series of short longitudinal carinae.

The presence of this modified region on the apex of the first tergum is mentioned by Evans (1961) as characteristic of two Nearctic species of *Sierolomorpha* and is an autapomorphy of *S. canadensis* in the present analysis.

122. S1, posterior margin: (0) straight; (1) deeply emarginated.

The first sternum is reduced and has a deep median notch in Chrysididae and Chrysobothridae, accommodating the swelling on the second sternum observed in these taxa.

123. S1, posterior portion: (0) flat, not differentiated from anterior portion; (1) slanted, differentiated from anterior portion.

The state (1) is applied to all Bethyridae in the present analysis.

124. Second segment, specialized articulation with first segment basally: (0) absent; (1) present.

This specialized articulation is characteristic of Aculeata s. str., herein represented only by *Sierolomorpha*.

125. T2, laterotergite: (0) overlapping S2; (1) fitting underneath S2.

This character is variable among Chrysidoidea, but the state (1) is applied only to *Scolebythus* and species of *Clystopsenella*.

126. S5, median area: (0) without modified elevated region; (1) with modified elevated region.

The modified region on the fifth sternum is characteristic of the genus *Clystopsenella* and is not found in any other taxa examined.

127. S5, modified median region: (0) with two distinct kinds of setae; (1) with a single kind of setae.

In *C. australiana* there are two rows of setae on each side of the median elevation and two additional rows of curved setae after these. This is not inspected for *C. mirabilis* and thus cannot be coded for this terminal.

128. T7, median keel (male): (0) absent; (1) present.

A median keel is found in males of *Plumaroides*, being an autapomorphy of *P. andalgalensis* in the present analysis.

129. Posterior portion of metasoma: (0) not differentiated from anterior portion; (1) differentiated from anterior portion, segments retractable within the latter.

The state (1) is applied to Chrysididae and Chrysobothridae. This condition was mentioned by Melo & Lucena (2019) as a putative synapomorphy grouping both families, which have the terminal portion of the metasoma with a telescopic aspect.

130. Fifth segment (female): (0) well-sclerotized and similar to the preceding segments; (1) non sclerotized and different from preceding segments.

The state (1) is applied to Chrysididae.

APÊNDICE C

Matriz de caracteres

Sierolomorpha_canadensis 0 0 0 0 2 0 0 0 0 - - 0 0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 3 0 1 0
0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 0
1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 2 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 0 1 1 0 0 0 2 0 - 1 0 0
1 0 0 - 0 0 0

Plumarius_sp 0 1 0 0 2 1 0 1 0 - - 0 0 0 1 0 2 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 2 ? 0 0 0 0 0 1 0
0 1 0 0 1 1 0 0 - 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 - 0 1 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 0
1 0 0 0 0 1 1 1 1 2 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 - 0 0 0 0 1 0 - 0 0 0

Plumaroides_andalgensis ? 1 0 0 ? 0 1 2 ? ? ? 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 ?
? 0 0 0 0 1 ? 0 0 0 0 0 1 1 0 0 - 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 - 0 1 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 1 1 1 1 2 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 - 0 0
0 0 1 0 - 1 0 ?

Plumalexius_ohmkuhnlei ? 0 0 0 ? 0 1 1 ? ? ? 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 1 0 0 ? 1 0 3 0 ? ? 0
1 0 0 0 ? 0 1 1 0 0 1 0 1 0 - 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 1 ? 0 ? ? 0 1 0 0 0 0 1 - 0 0 0 0 0 ?
1 0 0 1 1 1 0 0 0 0 ? 1 1 1 1 2 0 0 0 2 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 1 1 0 0 0 0 0 - 0 0 0 0
0 0 - 0 0 ?

Cursoribyrthus_sp 0 ? 0 0 2 0 ? ? 0 - - 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 ? ? 1 0 0 0 2 0 0 1 0 1 0
0 0 0 1 0 0 0 0 1 2 0 0 1 0 1 0 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 1 2 ? 0 ? 0 0 1 0 0 0
1 0 0 0 0 0 1 0 1 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 1 0 1 0 1 2 0 0 0 2 0 0 1 0 0 0 ? 0 - ? 0 1 0 0 0 - ?
0 0

Chlorepyris_sp 0 0 0 0 4 0 0 1 0 - - 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 1 0 2 0 0 1 0 1 0 0 0
1 1 0 0 0 2 1 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 2 0 1 0 1 0 1 1 0 1 0 0 1 2 1 0 1 0 0 1 0 0 1 0 1
1 0 0 0 1 0 2 0 1 0 - 1 - 2 0 0 0 - - 1 2 1 2 0 0 0 2 1 0 0 0 0 0 1 0 - 0 0 1 0 0 0 - 0 0 0

Prosierola_nasalis 0 0 0 0 3 0 1 1 0 - - 1 1 1 0 0 0 0 0 0 2 0 0 0 0 1 0 2 0 2 1 1 1 0 1 0
0 0 1 0 0 0 0 0 1 2 0 0 0 0 1 0 2 - 1 0 0 - 1 2 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 1 2 1 0 0 0 1 1 0 0 0
0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 2 2 0 1 - 2 0 0 0 - - 1 0 1 2 0 0 0 2 1 0 0 0 0 0 1 0 - 0 0 1 0 0 0 - ? 0
0

Cleptidea_xanthomelas 0 0 0 0 2 0 1 1 0 - - 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 2 1 3 0 0 - 0 1
0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 2 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1
0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 - 1 1 0 0 - - 0 2 0 1 0 0 0 1 2 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1
0 - 0 1 1

Adelphe_sp 0 2 0 0 0 0 2 1 0 - - 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 3 0 0 - 0 1 1 0 0 0 0 1 1
0 0 0 2 0 2 0 3 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0
0 0 1 0 2 0 0 1 1 1 - 1 1 0 0 - - 0 1 0 1 0 0 1 0 2 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 ? 0 - 0 1 1

Aureobythus_decoloratus 0 0 0 0 4 0 0 1 0 - - 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 1 3 0 2 0 0
1 0 0 0 0 0 2 1 0 0 0 0 1 1 0 2 1 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 1 0 ?
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 0 0 2 0 0 0 1 1 0 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 2 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0
0 0 - ? 1 0

Fam_nov 0 ? 0 0 1 0 0 0 0 - - 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 ? ? 1 0 0 0 0 - 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0
 0 1 2 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 2 0 1 0 1 0 1 1 1 0 0 1 0 0 0 0
 0 1 0 1 0 0 2 0 1 - 1 1 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 - ? 0 0

Rhynchopsenella_argentea 1 ? 0 1 3 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 2 0 2 0 0 ? ? 1 0 0 0 2 1
 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 2 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0
 1 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0 1 2 0 1 - 1 1 0 1 2 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0 0
 0 0 0 - ? 0 0

Rhynchopsenella_bicarinata 1 ? 0 1 4 0 0 0 1 2 0 0 1 0 0 0 0 0 2 0 2 0 0 ? ? 1 0 0 0 2
 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 2 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 ? 0 0 0 0 ? 0 0
 0 ? 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0 1 2 0 1 - 1 1 0 1 2 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0
 0 0 0 0 - ? 0 0

Rhynchopsenella_diaphanae 1 ? 0 1 3 0 ? ? 1 2 0 0 1 0 0 0 0 0 2 0 ? 0 ? ? ? 1 0 0 0 2
 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 2 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 ? ? 0 0 0 0 1 0 0
 0 ? 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0 1 2 0 1 - 1 1 0 1 2 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0
 0 0 0 0 - ? 0 0

Scolecbythus_madecassus 1 0 0 0 3 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 2 1 0 0 0 1 0 1 0 0 - 0
 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1
 0 1 1 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 2 0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0
 1 0 - 0 0 0

Clystropsenella_longiventris 1 0 0 0 3 0 0 0 0 - - 0 1 0 1 0 0 1 1 0 2 1 0 0 0 1 0 2 0 1 0
 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 1 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0
 1 0 1 1 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 2 0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0
 0 1 1 1 0 0 0

Clystropsenella_sp._nov. 1 0 0 0 3 0 0 0 0 - - 0 1 0 1 0 0 1 1 0 2 1 0 0 ? 1 0 2 0 1 0 0 1
 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 1 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0
 1 1 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 2 0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1
 1 1 ? 0 0

Clystropsenella_mirabilis 1 ? ? 0 3 0 0 0 0 - - 0 1 0 1 0 0 1 1 0 2 1 0 ? ? 1 0 3 0 1 0 0 1
 0 0 1 0 ? 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 ? 1 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 ? ? ? 1 0 ? 1 0 0 0 1 ? ? 0 ? 0
 1 1 ? 0 0 0 1 0 ? 1 0 1 0 1 2 0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 0 1 ? 0 1 0 1 2 0 0 ? ? 1 0 ? ? ? 0 0 0 ?
 1 ? ? 0 0

Clystropsenella_australiana 1 ? 0 0 3 0 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 1 0 2 1 0 ? 0 1 0 2 0 1 0
 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0
 1 0 1 1 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 1 2 0 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0
 0 1 1 0 ? 0 0

Ycaploca_evansi 1 0 0 1 3 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 2 1 0 0 0 0 0 2 0 1 1 0 1 0 0 0
 0 0 0 1 0 0 1 2 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0 1 0 1 1 0
 0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 2 1 0 0 1 1 0 0 0 1 2 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 - 0
 0 0

Cretopsenella_spinifera 1 ? 0 0 2 0 0 ? 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 2 1 ? ? ? 1 0 2 0 1 0 0 1
 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 1 0 0 2 0 0 0 0 0 1 0 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0

110000001101022000110100001100021010?1010000??
 ???0

Pristapenesia_stricta 100010000--010100000211001031101100
 000110010010000012-020-0000001010011-001001011
 0000111101010-1-2000--02110011200011011000000-0
 00

Pristapenesia_inopinata ?000?0?????01010000021?0?00?1??1
 1000?01100100100000111020-00?0??10100?1-00100?
 011000011?101010-1-2000--0211001120001101100000
 0-00?

Pristapenesia_primaeva 100010??0--0101000002110000311011
 00000110012010000012-020-00000?1000011-0?10010
 110000111101010-1-2000--021100?1200011011000000
 -000

Pristapenesia_asiatica 1?0030000--01010000021???003110110
 0000110010010000????020-00000???10?11-00100?0?
 1?000111101011-1-2000--021100112000?10?10000?0-
 ?00

Eobythus_patriciae 1?0??0?????0?0100??0211??0??0??1101
 0001000120100?001??020-00000010?0??1-0??0?011
 ?000111101010-1-2000--011100112000110??000?0-?
 00

Cephalobythus_deformis 1?10300?110020000110211??10200-1
 1010011000100100000101020-00000?101001020?0001
 0110100101101010-1-2000--021100011000?10110????
 ?????

Cephalobythus_clypeatus 1?102000110020000110211??10200-1
 1010011000100100000101020-00000?1010??020?1?0?
 0110100101101010-1-2000--0211001110001101100000
 0-?00

Cephalobythus_simplex 1?10?0001100200001102110?10200-11
 0100110001001000001??020-00?0??10100?0200000?0
 110100101101010-1-2000--02110011100011011000000
 -?00

Cephalobythus_gladiator 1010300010002000011021??010300-1
 1010001000100100?0?1??020-?0??0010100102001001
 0110100101101010-1-2000--021100111000110110000?
 0-?00

Zapenesia_libanica 1?0120??110010100??021????0200-1101
 0001000120100?001010210?1???010100?020?000?011

?00010110101101-2000--0211001110001????000?00-?
00

Uliobythus_terpsichore ?00??0?????0101001?02110?003???11
010?01000120100?001010210?1????010100?020??00?0
11?00001110201101-2000--02110011100??????00?0
0-00?

Arcapenesia_compacta 10012???110010000110211??10301011
0100010001201000001010211010000100001020000010
11000010110202101-0000--011100120000?10100?0?0
0-??0

Gnathapenesia_burmensis 1?0030??10001000011021???000010
11000001101121120000101021001000?1010?10201010
1011000000?10102101-0000--02110011200??1010000
000-?00

Burmapenesia_longicephala 1??0?000110010000020211??10300
-11010001100120111?0?1010210?1000?10000?02010?
0?01100001011010210000100--0211001200001101000
0000-?00

Burmapenesia_iridescens 1?0030?010001000002021???10300-1
101000110012011100?101021001000?1000010201100?
0110000?0?1010210000100--021100120000?10100000
00-?00

Acanthabythus_exilispinus 1?0020??111010000020211??103010
1100000110012110000?101021101000?1000??02000?0
?011000010110101201-11010000110002001011010000
?00-?00

APÊNDICE D

Particionamento das análises de inferência bayesiana baseado nos valores de homoplasias.

set_1 (valores nulos ou iguais a zero): 6, 11, 14, 16, 24, 25, 34, 37, 41, 42, 50, 61, 62, 63, 95, 109, 121, 124, 127, 128, 1, 2, 3, 12, 23, 29, 33, 38, 47, 48, 52, 54, 64, 65, 66, 69, 70, 73, 77, 80, 81, 88, 89, 90, 92, 97, 100, 108, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 122, 123, 126, 129, 130

set_2 (0,25): 8, 17, 20, 27, 32, 36, 43, 51, 59, 60, 68, 71, 78, 79, 82, 84, 99, 106, 107, 113

set_3 (0,4): 9, 13, 21, 31, 46, 55, 56, 57, 72, 83, 85, 87, 101, 103, 104, 110, 125

set_4 (0,5): 4, 7, 18, 35, 39, 53, 67, 75, 86, 94, 102, 114

set_5 (0,57): 22, 45, 49, 58, 74, 76, 91, 93, 96, 98, 105, 111

set_6 (0,62 a 0,77): 10, 15, 19, 26, 30, 40, 44, 112, 28, 5

APÊNDICE E

Priors utilizados para calibração dos terminais fósseis incluídos na análise.

```
calibrate
  Plumalexius_ohmkuhnlei = uniform(93.9,113)
  Cursoribythus_sp = uniform(93.9,113)
  Aureobythus_decoloratus = uniform(93.9,113)
  Fam_nov = uniform(93.9,113)
  Clystopsenella_mirabilis = uniform(13.7,20.4)
  Rhynchopsenella_diaphanae = uniform(93.9,113)
  Rhynchopsenella_argentea = uniform(93.9,113)
  Rhynchopsenella_bicarinata = uniform(93.9,113)
  Cretopsenella_spinifera = uniform(93.9,113)
  Pristapenesia_inopinata = uniform(13.7,20.4)
  Pristapenesia_primaeva = uniform(33.9,37.2)
  Eobythus_patriciae = uniform(48.6,55.8)
  Cephalobythus_deformis = uniform(93.9,113)
  Cephalobythus_clypeatus = uniform(93.9,113)
  Cephalobythus_simplex = uniform(93.9,113)
  Cephalobythus_gladiator = uniform(93.9,113)
  Gnathapenesia_burmensis = uniform(93.9,113)
  Arcapenesia_compacta = uniform(93.9,113)
  Zapenesia_libanica = uniform(125.5,130)
  Uliobythus_terpsichore = uniform(125.5,130)
  Burmapenesia_longicephala = uniform(93.9,113)
  Burmapenesia_iridescens = uniform(93.9,113)
  Acanthabythus_exilispinus = uniform(93.9,113);
prset nodeagepr = calibrated;
```

APÊNDICE F

Priors utilizados e valores de likelihood marginal (MgL) e KRS para cada conjunto de priors avaliado. As comparações foram feitas em relação à análise com maior MgL (em negrito).

Análise	Brlenspr	clockratepr	sampleprob	treeagepr	MgL	KRS
1	clock:fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	1;	uniform (155.7, 161.2)	-1576,60	23,34
2	clock:fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	0.875;	uniform (155.7, 161.2)	-1576,21	22,56
3	clock:fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	0.002;	uniform (155.7, 161.2)	-1575,22	20,58
4	clock:fossilization	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	0.0002;	uniform (155.7, 161.2)	-1573,91	17,96
5	clock:fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	1;	uniform (155, 170)	-1573,32	16,78
6	clock:fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	0.875;	uniform (155, 170)	-1574,28	18,7
7	clock:fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	0.002;	uniform (155, 170)	-1572,80	15,74
8	clock:fossilization	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	0.0002;	uniform (155, 170)	-1572,12	14,38
9	clock:fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	1;	uniform (160, 224)	-1565,50	1,14
10	clock:fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	0.875;	uniform (160, 224)	-1566,74	3,62
11	clock:fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	0.002;	uniform (160, 224)	-1564,93	0
12	clock:fossilization	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	0.0002;	uniform (160, 224)	-1567,16	4,46
13	clock:fossilization	Fixed(1.0)	1;	no root	-1700,18	270,5
14	clock:fossilization	Fixed(1.0)	0.875;	no root	-1694,15	258,44
15	clock:fossilization	Fixed(1.0)	0.002;	no root	-1701,47	273,08
16	clock:fossilization	Fixed(1.0)	0.0002;	no root	-1697,33	264,8
17	clock: uniform	lognorm (-5.06543 , 1.006331)	ND	uniform (155.7, 161.2)	-1583,44	37,02
18	clock: uniform	lognorm (-5.09068 , 1.006168)	ND	uniform (155, 170)	-1581,37	32,88
19	clock: uniform	lognorm (-5.25749 , 1.005223)	ND	uniform (160, 224)	-1579,45	29,04
20	clock: uniform	Fixed(1.0)	ND	no root	-1707,13	284,4