

**RODRIGO BARBOSA GONÇALVES**

**FILOGENIA DA SUBTRIBO CAENOHALICTINA MICHENER, 1954  
(HYMENOPTERA, APIDAE)**

**Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas.**

**Orientador: Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo**


**CURITIBA**

**2007**

RODRIGO BARBOSA GONÇALVES

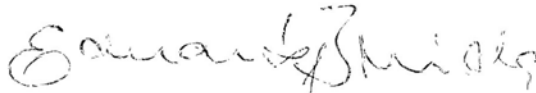
"FILOGENIA DA SUBTRIBO CAENOHALICTINA MICHENER, 1954  
(HYMENOPTERA, APIDAE)."

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de "Mestre em Ciências Biológicas", no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:

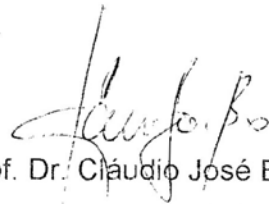


Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo (Orientador)

UFPR



Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida



Prof. Dr. Cláudio José Barros de Carvalho

UFPR

Curitiba, 13 de fevereiro de 2007.



**LE BON SENS EST LA CHOSE DU MONDE LA MIEUX PARTAGÉE; CAR CHACUN PENSE EN ÊTRE SI BIEN POURVU QUE CEUX MÊME QUI SONT LES PLUS DIFFICILES A CONTENTER EN TOUTE AUTRE CHOSE N'ONT POINT COUTUME D'EN DÉSIRER PLUS QU'ILS EN ONT.**

**(DESCARTES, LE DISCOURS DE LA MÉTHODE)**

O BOM SENSO É A COISA DO MUNDO MELHOR PARTILHADA; QUE QUALQUER UM PENSA SER TÃO PROVIDO DELA QUE ATÉ MESMO AQUELES QUE SÃO OS MAIS DIFÍCEIS DE CONTENTAR EM QUALQUER OUTRA COISA NÃO COSTUMAM DESEJÁ-LA MAIS DO QUE A TÊM.

## **AGRADECIMENTOS**

**À CAPES POR CONCEDER A BOLSA DE ESTUDOS.**

**AOS PROFESSORES E COLEGAS DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM ENTOMOLOGIA.**

**A UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ, AO SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E AO DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA.**

**AO SNOW ENTOMOLOGICAL COLLECTION, UNIVERSITY OF KANSAS NATURAL HISTORY PELO EMPRÉSTIMO DE MATERIAL.**

**À PROFESSORA DANÚNCIA URBAN E AO DR. ANTONIO J. C. AGUIAR PELO INCENTIVO DE SEMPRE.**

**AO PROF. GABRIEL A. R. MELO PELA INCANSÁVEL ORIENTAÇÃO.**

**AOS DEMAIS MEMBROS DA BANCA, PROF. CLAUDIO CARVALHO E PROFA. LUCIANE MARINONI, E ESPECIALMENTE AO DR. EDUARDO A. B. ALMEIDA.**

**AOS COLEGAS DO LABORATÓRIO DE BIOLOGIA COMPARADA DE HYMENOPTERA.**

**A TODOS OS AMIGOS DA BIOLOGIA, EM ESPECIAL IVES S. ARNONI E TOMAZ F. TAKEUCHI.**

**À CAROLINA TISSOT ANTUNES SAMPAIO PELA AMIZADE.**

**AOS AMIGOS FLÁVIA "BRASÍLIA" RODRIGUES FERNANDES, ELAINE DELLA GIUSTINA SOARES E LUIZ ROBERTO "NUNO" RIBEIRO FARIA JUNIOR, E PETER "REFERÊNCIA" LÖWENBERG NETO.**

**À MINHA NAMORADA NICOLLE VEIGA SYDNEY PELA AJUDA E PACIÊNCIA.**

**ESTA DISSERTAÇÃO É DEDICADA À MINHA MÃE, VALDIVINA GUERREIRO BARBOSA.**

## ÍNDICE

LISTA DE TABELAS .....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	vii
RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUÇÃO.....	1
A. POSIÇÃO SISTEMÁTICA .....	1
B. DELIMITAÇÃO E ESCOPO .....	3
C. OBJETIVOS .....	6
MATERIAL E MÉTODOS .....	7
A. ESCOLHA DE TERMINAIS .....	7
B. DISSECAÇÕES .....	10
C. TERMINOLOGIA .....	11
D. CONSTRUÇÃO DE CARACTERES E ESTADOS .....	12
E. ANÁLISE CLADÍSTICA .....	13
F. MAPAS DE REGISTROS DE COLETA .....	14
CARACTERES E CODIFICAÇÃO .....	15
A. CARACTERES DAS FÊMEAS .....	15
B. CARACTERES DOS MACHOS .....	25
RESULTADOS .....	40
DISCUSSÃO.....	45
A. GRUPO EXTERNO .....	45
B. CAENOHALICTINA.....	46
C. <i>HABRALICTUS</i> .....	47
D. " <i>CAENOHALICTUS</i> " .....	48
E. RELAÇÕES ENTRE OS GRANDES CLADOS DE CAENOHALICTINA.....	49
F. CLADO <i>AGAPOSTEMON</i> .....	51
G. CLADO <i>PSEUDAGAPOSTEMON</i> .....	52
H. CONSIDERAÇÕES BIOGEOGRÁFICAS .....	54
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	57
APÊNDICE I. FIGURAS 06-40 .....	64
APÊNDICE II. CHAVES DE IDENTIFICAÇÃO.....	72
A. CHAVE PARA AS FÊMEAS .....	72
B. CHAVE PARA OS MACHOS .....	75

## LISTA DE TABELAS

Tabela I. Gêneros e subgêneros incluídos na subtribo Caenohalictina.....	8
Tabela II. Listagem dos táxons terminais e suas respectivas abreviaturas.....	9-10
Tabela III. Matriz dos estados dos caracteres .....	37-39

## LISTA DE FIGURAS

Figura 01. Relações entre as subtribos de Halictini e gêneros de Caenohalictina.....	2
Figura 02. Uma das duas árvores igualmente parcimoniosas. Pesagem igual dos caracteres, otimização não ambígua .....	41
Figura 03. Uma das duas árvores igualmente parcimoniosas. Pesagem igual dos caracteres, otimização não ambígua .....	42
Figura 04. Consenso estrito das duas árvores. Pesagem igual dos caracteres, otimização não ambígua.....	43
Figura 05. Único cladograma obtido com pesagem implícita dos caracteres, otimização acelerada .....	44
Figuras 06-11 .....	65
Figuras 12- 17. Genitálias dos machos .....	66
Figuras 18-23. Esternos 7 e 8.....	67
Figuras 24-27. Genitália vista ventral .....	68
Figuras 28-31. Genitália vista lateral.....	69
Figuras 32-35. Mapas de registros de coletas I.....	70
Figuras 36-39. Mapas de registros de coletas II .....	71

## RESUMO

O presente estudo avalia a monofilia de Caenohalictina utilizando caracteres morfológicos e tece hipóteses de relacionamento entre seus gêneros e subgêneros. Para tanto uma matriz de 38 terminais por 100 caracteres foi confeccionada. A análise cladística utilizando pesos iguais dos caracteres resultou em duas árvores igualmente parcimoniosas. Na análise com pesagem implícita dos caracteres apenas uma árvore foi encontrada, árvore esta com a mesma topologia de um dos cladogramas da primeira análise. A subtribo mostrou-se monofilética com ao menos seis sinapomorfias sustentando-a. As relações consensuais entre seus grandes grupos foram as seguintes: *Habralictus* ("Caenohalictus" (Clado *Agapostemon* + Clado *Pseudagapostemon*)). O subgênero *Habralictus* s.s. surge como parafilético em relação a *H. (Zikaniella)*, portanto opta-se por não reconhecer subgêneros dentro de *Habralictus*. O gênero *Caenohalictus* aparece como parafilético nas duas topologias com a sua espécie-tipo, *C. trichiothalmus* figurando como grupo-irmão dos dois clados mencionados. As relações envolvendo as espécies terminais de *Caenohalictus* não são totalmente consensuais nas topologias encontradas. As relações dentro do clado *Agapostemon* foram as seguintes: *Agapostemon* (*Agapostemonoides* (*Rhinotula* (*Paragapostemon* + *Dinagapostemon*))). Já dentro do clado *Pseudagapostemon* a topologia encontrada foi a seguinte: (*Ruizanthedella* (*Ruizantheda* + *Oragapostemon*)) (*Brasilagapostemon* (*Pseudagapostemon* s.s. + *Neagapostemon*)). Por fim, devido às inúmeras diferenças morfológicas entre os grupos incluídos em *Ruizantheda* s.l. optou-se aqui em tratá-los como gêneros separados.



## ABSTRACT

### **Phylogeny of the subtribe *Caenohalictina* Michener, 1954 (Hymenoptera, Apidae).**

This study investigate the monophyly of *Caenohalictina* based on morphological characters and presents a hypothesis for the relationships among its genera and subgenera. For this purpose, a matrix of 38 terminals and 100 characters was built. The cladistic analysis using equal weighting of the characters resulted in two equally most parsimonious trees. The analysis under implied weighting resulted in a single most fit cladogram with the same topology as one of the trees of the first analysis. The subtribe is monophyletic with at least six sinapomorfies supporting it. The consensual relationships among the main groups of *Caenohalictina* are: *Habralictus* ("*Caenohalictus*" (Clade *Agapostemon* + Clade *Pseudagapostemon*)). The subgenus *Habralictus* s.s. is paraphyletic with respect of *H. (Zikaniella)*, hence the subgenera of *Habralictus* are not recognized here. The genus *Caenohalictus* came out as paraphyletic in both topologies with the type species, *C. trichiothalmus*, as sister group of the remaining clades. Unfortunately the relationships among *Caenohalictus* species are not entirely consensual. The relationships in the clade *Agapostemon* are: *Agapostemon* (*Agapostemonoides* (*Rhinetula* (*Paragapostemon* + *Dinagapostemon*))). In the clade *Pseudagapostemon* the topology is (*Ruizanthedella* (*Ruizantheda* + *Oragapostemon*)) (*Brasilagapostemon* (*Pseudagapostemon* s.s. + *Neagapostemon*)). Due to the many morphological differences among the groups placed in *Ruizantheda* sensu Michener, it is reasonable to be treated as separated genera.

## INTRODUÇÃO

### A. POSIÇÃO SISTEMÁTICA

As abelhas formam um grupo monofilético (Alexander & Michener 1995, Melo 1999, Michener 2000) o qual é denominado Apidae, conforme a classificação proposta por Melo & Gonçalves (2005). Essa família se insere na superfamília de himenópteros Apoidea junto com outras quatro famílias de vespas, Heterogynaidae, Ampulicidae, Sphecidae e Crabronidae, esta última considerada grupo irmão de Apidae (Melo 1999).

Existem cerca de 16.000 espécies descritas de Apidae (Michener 2000) e essa família é o grupo mais importante de polinizadores de angiospermas, ocorrendo muitas espécies com elevado interesse econômico (Barth 1991). Outro aspecto notável da sua biologia compreende os diferentes estágios de compartilhamento de ninhos entre fêmeas incluindo a socialidade, que possui múltiplas origens dentro da família (Danforth 2002).

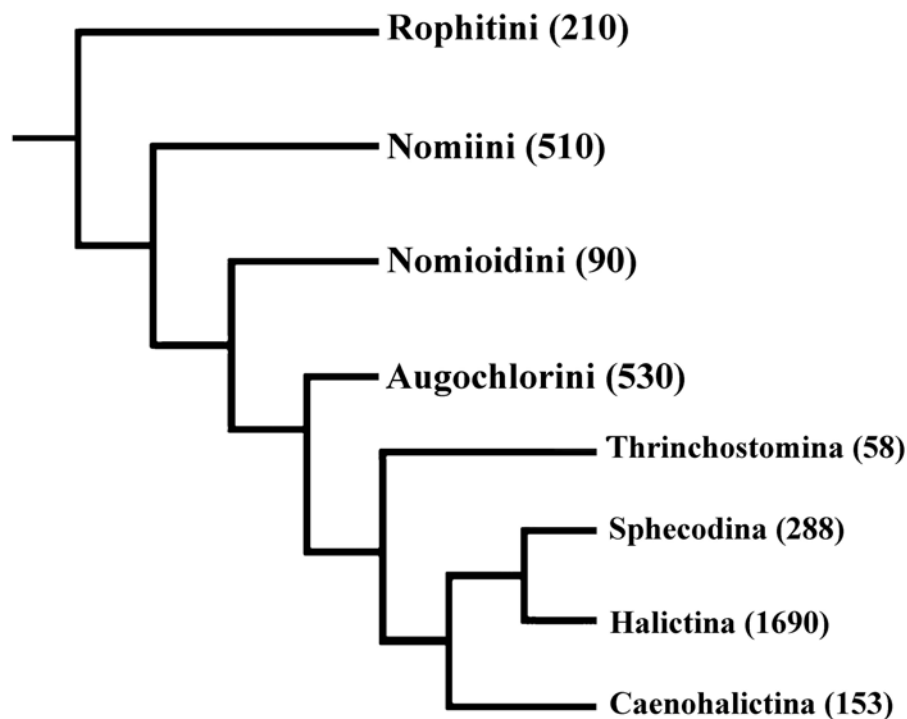
Apidae é dividida em sete subfamílias cujas relações não se encontram plenamente resolvidas. Existem duas hipóteses principais baseadas na morfologia e evolução da glossa no aparelho bucal (Alexander & Michener 1995). A primeira admite que Colletinae é a subfamília basal por possuir a glossa bífida como a maioria das vespas apóideas. Neste caso as denominadas abelhas de língua curta (Andreninae, Halictinae, Stenotritinae e Colletinae) são basais em relação às abelhas de língua longa (mais Mellitinae que possui língua curta). Conforme a segunda hipótese, a glossa bífida de Colletinae seria um estado derivado, neste caso as abelhas de língua curta possuem uma relação de grupo-irmão com as abelhas de língua longa (com linhagens de Melittinae figurando como basais). Recentemente estudos filogenéticos moleculares combinados ou não com dados morfológicos fornecem forte suporte para a segunda hipótese (Danforth *et al.* 2006a, b).

A monofilia da subfamília Halictinae também já foi demonstrada (Alexander & Michener 1995, Danforth *et al.* 2004, 2006a, b). O grupo possui cinco sinapomorfias, todas relacionadas ao aparelho bucal: parede da fossa proboscidual fusionada ao tentório; cardo ligado ao processo articulatório da cabeça; base da gálea afileando gradualmente a ponto de cobrir pelo menos metade do comprimento das estípites; lacínia descolada da superfície anterior do tubo lábio-maxilar; e por fim lacínia digitiforme.

Halictinae compreende cinco tribos cujas relações filogenéticas (Figura 01) estão bem suportadas (Alexander & Michener 1995, Danforth *et al.* 2004, Pesenko 1999). O clado formado

pelas tribos Augochlorini e Halictini (denominado de Halictinae na classificação de Michener 2000) representa a maior riqueza dentro da subfamília, especialmente na região Neotropical. O caráter morfológico que suporta o clado é a forma dos sétimo e oitavo esternos do macho, que são reduzidos, poucos esclerotinizados, transversos e parcialmente fusionados (Michener 2000).

A tribo Neotropical Augochlorini já foi revisada ao nível de gênero duas vezes, primeiro por Eickwort (1969a) e mais tarde por Engel (2000). Estes trabalhos, somados ao estudo de Danforth & Eickwort (1997), realizaram análises filogenéticas visando esclarecer as relações entre os gêneros da tribo. A sua monofilia é suportada pela área pseudopigidal do quinto tergo da fêmea fendida, pela ausência da placa pigidal nos machos e pela fenda médio-apical no sexto esterno dos machos (Engel 2000).



**Figura 01. Relações entre as tribos de Halictinae e as subtribos de Halictini. Topologia de acordo com Danforth *et al.* (2004), classificação de acordo com Melo & Gonçalves (2005). Número aproximado de espécies de cada táxon entre parênteses.**

Nenhuma revisão genérica centrada em Halictini foi realizada, somente o tratamento do trabalho de Michener (2000) para as abelhas de um modo geral, abrangeu os gêneros da tribo. Isto se deve possivelmente pela distribuição geográfica mais ampla e por ser muito mais especiosa em relação a Augochlorini. Ainda, autores como Alexander & Michener (1995) e

Engel (2000) comentam a possibilidade de Halictini ser parafilética em relação a Augochlorini. Porém as hipóteses de Pesenko (1999) e principalmente de Danforth *et al.* (2004) apontam para a sua monofilia.

A hipótese filogenética utilizando dados moleculares (Danforth *et al.* 2004) reconhece quatro subtribos dentro de Halictini cujas relações são apresentadas na Figura 01:

- a subtribo Thrinchostomina compreende dois gêneros, *Thrinchostoma* (com três subgêneros presentes na África e no sul da Ásia) e seu cleptoparasita *Parathrinchostoma* (com duas espécies de Madagascar);

- Halictina possui os gêneros *Halictus* (com filogenia apresentada por Danforth *et al.* 1999) e *Lasioglossum* (filogenia em Danforth 1999) e grupos relacionados (p ex. *Mexalictus* e *Patellapis*); trata-se de um grupo megadiverso, com distribuição mundial e com taxonomia complexa, faltando filogenias morfológicas para o grupo como um todo;

- Sphecodina compreende *Sphecodes* e outros gêneros cleptoparasitas (*Eupertesia*, *Microsphecodes* e *Ptilocleptis*);

- por fim o grupo de estudo, Caenohalictina, possui gêneros predominantemente Neotropicais cuja delimitação é discutida no próximo item.

## **B. DELIMITAÇÃO E ESCOPO**

Apesar da recente proposição formal embasada em uma análise filogenética, Caenohalictina (153 espécies descritas válidas) vem sendo reconhecido informalmente por outros autores, porém sempre de maneira dúbia ou parcial devido à falta de caracteres morfológicos que a sustentem de maneira inequívoca.

No início do século passado, Vachal (1903, 1904, 1911) considerava quase todos os integrantes de Halictinae como pertencentes ao gênero *Halictus* (podendo existir subgêneros), exceto os grupos parasitas *Sphecodes* e *Temnosoma*. O gênero era dividido em diversos grupos de espécies denominados de divisões e subdivisões. A divisão ‘Halicti intermedii’ corresponde grosseiramente às espécies hoje alocadas em Caenohalictina. Dentro dessa divisão eram reconhecidos três subgêneros *Agapostemon*, *Paragapostemon* e *Pseudagapostemon*. Algumas espécies hoje consideradas como pertencentes a *Habralictus* e *Caenohalictus* estavam dentro de algumas subdivisões de ‘Halicti hexagoni’ que corresponde em parte a Augochlorini. Mais tarde

autores como Schrottky (1913) distribuíram as espécies de 'Halicti intermedii' em quatro gêneros, *Agapostemon*, *Caenohalictus*, *Paragapostemon* e *Pseudagapostemon*.

Friese (1922) descreveu seis espécies no gênero *Rhinotula*, sendo que hoje apenas duas espécies são reconhecidas para o gênero (Gonçalves & Melo 2006). Roberts & Brooks (1987) atribuíram este gênero ao grupo *Agapostemon*.

Moure (1941) descreveu os gêneros *Habralictus* e *Zikaniella* e hipotetizou a relação desses gêneros com espécies de *Caenohalictus* que estavam então alocadas em *Paragapostemon*. Mais tarde este mesmo autor (Moure 1964) descreve *Ruizantheda* com dois subgêneros, *Ruizantheda* s.s. e *Ruizanthedella*, e menciona a relação deste gênero com *Pseudagapostemon* em oposição aos gêneros *Caenohalictus* e *Paragapostemon*. Recentemente Rojas (2001) descreveu mais uma espécie de *Ruizanthedella*.

Eickwort (1969a, b) estudou extensivamente a morfologia a classificação da tribo Augochlorini. Quanto a Halictini, Eickwort reconheceu dois grupos para o Novo Mundo, um formado por *Sphcodes*, *Halictus* e *Lasioglossum* e outro formado por *Agapostemon*, *Caenohalictus* e gêneros correlatos. Este último foi denominado de grupo *Agapostemon* e citado mais tarde por outros autores.

*Agapostemon* foi revisado por Roberts (1972), espécies atribuídas a esse gênero foram removidas para outros gêneros, mas infelizmente o autor não apresentou um tratamento acima da categoria de gênero.

Os grupos relacionados a *Agapostemon* presentes na América Central foram revisados por Roberts & Brooks (1987), e foram tratados como grupo *Agapostemon* ou 'agapostemonines' de acordo com a posição prévia de Eickwort (1969a, b). Estes autores descreveram o gênero *Agapostemonoides*, elevaram *Dinagapostemon* (então subgênero de *Paragapostemon*) ao status de gênero, e reconheceram *Rhinotula* como pertencente ao grupo. Apesar da ênfase no gênero *Dinagapostemon* esse trabalho foi o único que trabalhou com a maior parte dos gêneros comumente incluídos no grupo, excluídos *Pseudagapostemon* s.l. e *Ruizantheda* s.l. Infelizmente esses autores, como os precedentes, não encontraram nenhuma característica apomórfica para o grupo.

No mesmo ano Moure & Hurd (1987) catalogam as espécies de Halictinae do Hemisfério Oeste e realizam atos taxonômicos com o grupo, mas não mencionam grupos genéricos dentro de Halictini.

O gênero *Pseudagapostemon* foi revisado por Cure (1989) que também descreveu *Oragapostemon* para alocar uma espécie anteriormente atribuída a *Pseudagapostemon*, e elevou *Ruizanthedella* ao status de gênero por considerá-lo afastado dos demais gêneros estudados. Neste trabalho, o autor hipotetiza uma relação de *Oragapostemon* e *Ruizantheda* s.s. considerando-os uma linha evolutiva contrastante com outra formada pelos subgêneros de *Pseudagapostemon*.

Pesenko (1999) apresenta uma re-análise dos caracteres de Alexander & Michener (1995) da filogenia das abelhas de língua curta, apenas para a subfamília Halictinae. Este autor divide Halictini em três subtribos: Halictina, Sphecodina e Gastrohalictina (para *Lasioglossum* e gêneros correlatos). Na sua discussão, o autor reconhece um grupo genérico correspondente ao grupo *Agapostemon* sem um nome formal dentro de Halictina (que também compreendia o gênero *Halictus* e gêneros correlacionados, além de *Thrinchostoma*). O autor reconhece o grupo *Agapostemon* apenas pela sua distribuição no Novo Mundo.

Engel (2000) em um novo estudo da classificação de Augochlorini trata o grupo *Agapostemon* como tribo Caenohalictini e divide-a em duas subtribos Agapostemonina e Caenohalictina. Este autor atribui os gêneros *Caenohalictus* e *Habralictus* ao segundo grupo e o distingue de Agapostemonina pela fusão reduzida do basitarso e do segundo tarsômero da perna posterior.

No mesmo ano Michener (2000) utiliza o termo grupo *Agapostemon* em um sentido mais estrito sem incluir os gêneros *Caenohalictus* e *Habralictus*, correspondendo à subtribo Agapostemonina sensu Engel (2000). Para reconhecer o grupo o autor menciona a faixa enegrecida na margem interior do olho, e aponta que essa estrutura pode ser uma possível sinapomorfia para o grupo. Ainda Michener (2000) trata *Zikaniella* como subgênero de *Habralictus* e não reconhece os gêneros *Oragapostemon* e *Ruizanthedella*, incluindo suas espécies em *Ruizantheda*.

Danforth *et al.* (2004) adotam a tribo Caenohalictini (segundo a classificação de Michener 1944, 2000), com o mesmo escopo de Engel (2000). Danforth *et al.* (2004) utilizaram dados moleculares para reconhecer o grupo como monofilético. Diferentemente de Engel (2000) estes autores não subdividem o grupo, pois seus dados apontam para a parafilia de Agapostemonina sensu Engel em relação a Caenohalictina sensu Engel. A topologia encontrada pelos autores foi

((*Agapostemon* (*Rhinotula* + *Dinagapostemon*)) ((*Caenohalictus* + *Habralictus*) (*Ruizanthedella* (*Ruizantheda* + *Pseudagapostemon*))))).

### **C. OBJETIVOS**

A monofilia de *Caenohalictina* só foi demonstrada com base em caracteres moleculares e nenhuma característica morfológica consistente foi proposta para diagnosticar o grupo. Ainda, os estudos filogenéticos existentes não utilizaram exemplares de todos os gêneros e subgêneros comumente assinalados como integrantes da subtribo. Por fim, sinonímias e mudanças de categoria de gênero e subgênero vêm sendo realizadas sem embasamento filogenético.

Portanto a presente dissertação objetiva avaliar a monofilia do grupo com base em caracteres morfológicos, tecer hipóteses sobre a relação entre os gêneros e subgêneros, e aprimorar a classificação dos táxons da categoria de gênero incluídos no grupo, com base nos resultados filogenéticos.

## MATERIAL E MÉTODOS

### A. ESCOLHA DOS TERMINAIS

A Tabela I relaciona os táxons da categoria de gênero reconhecidos por Michener (2000) e Danforth *et al.* (2004) e a posição ocupada a partir dos resultados deste estudo. Primariamente, os terminais do grupo interno foram selecionados dentre esses táxons aplicando os seguintes critérios (discutidos por Prendini 2001): representatividade de clados para o caso de haver filogenias prévias existentes; distribuição geográfica, critério aplicado aos gêneros ricos *Caenohalictus* e *Habralictus*, dos quais, devido à inexistência de filogenia, buscou-se utilizar espécies de localidades distintas da distribuição; disponibilidade de exemplares da espécie tipo. Foram selecionados ao menos dois representantes de cada categoria taxonômica. Foram incluídas duas espécies de *Ruizanthedella* e a espécie de *Oragapostemon*, gêneros tratados como sinônimos de *Ruizantheda* por Michener (2000). A Tabela II apresenta as espécies utilizadas como terminais neste estudo.

A escolha do grupo externo foi baseada na hipótese filogenética para a tribo Halictini, em que o agrupamento formado por Halictina e Sphecodina é o grupo irmão de Caenohalictina. De Halictina foram utilizadas espécies dos gêneros *Halictus* e *Dialictus* representando duas linhagens muito ricas. Aqui se optou por reconhecer *Dialictus* com o status de gênero e não como um subgênero de *Lasioglossum* (de acordo com Moure & Hurd 1987, Silveira *et al.* 2002, entre outros). Gêneros de outro grupo de Halictina (*Mexalictus* e *Patellapis*, segundo a filogenia de Danforth *et al.* 2004) não foram utilizados por indisponibilidade de material.

De Sphecodina algumas espécies de *Sphecodes* foram examinadas, porém não foram utilizadas como terminais por serem cleptoparasitas o que pode dificultar a construção de caracteres e sua codificação. Exemplares da subtribo Thrinchostomina não foi utilizada por se tratar de um grupo raro e ausente na coleção do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (DZUP).

Além de representantes de Halictini duas espécies de Augochlorini, *Paroxystoglossa jocasta* e *Rhinocorynura briseis*, além de uma espécie de Nomiini (*Dieunomia triangulifera*) são também utilizadas como terminais para auxiliar na resolução das relações nos grupos externos.



Tabela I. Gêneros e subgêneros incluídos na subtribo Caenohalictina. Número de espécies de cada táxon entre parênteses na terceira coluna.

Michener (2000)	Danforth <i>et al.</i> (2004)	Este estudo
<b>Grupo Agapostemon</b>	<b>Caenohalictini</b>	<b>Caenohalictina</b>
<i>Agapostemon</i>	<i>Agapostemon</i>	<i>Agapostemon</i> (41)
<i>Agapostemon</i> s.s.		<i>Agapostemon</i> s.s. <sup>1</sup> (27)
		<i>Notagapostemon</i> <sup>1</sup> (14)
<i>Agapostemonoides</i>	<i>Agapostemonoides</i>	<i>Agapostemonoides</i> (2)
<i>Dinagapostemon</i>	<i>Dinagapostemon</i>	<i>Dinagapostemon</i> (9)
<i>Paragapostemon</i>	<i>Paragapostemon</i>	<i>Paragapostemon</i> (1)
<i>Pseudagapostemon</i>	<i>Pseudagapostemon</i>	<i>Pseudagapostemon</i> (26)
<i>Brasilagapostemon</i>		<i>Brasilagapostemon</i> (3)
<i>Neagapostemon</i>		<i>Neagapostemon</i> (7)
<i>Pseudagapostemon</i> s.s.		<i>Pseudagapostemon</i> s.s. (16)
<i>Rhinetula</i>	<i>Rhinetula</i>	<i>Rhinetula</i> (2)
<i>Ruizantheda</i> s.l. <sup>2</sup>	<i>Ruizantheda</i>	[não reconhecido]
		<i>Oragapostemon</i> <sup>3</sup> (1)
		<i>Ruizantheda</i> s.s. <sup>3</sup> (1)
		<i>Ruizanthedella</i> <sup>3</sup> (3)
<b>Caenohalictus</b>	<i>Caenohalictus</i>	"Caenohalictus" (45)
<b>Habralictus</b>	<i>Habralictus</i>	<i>Habralictus</i> (22)
<i>Habralictus</i> s.s.		[não reconhecido]
<i>Zikaniella</i>		[não reconhecido]
<b>Grupo Halictus-Lasioglossum</b>	<b>Halictini</b>	<b>Halictina</b>
[sem nome]	<b>Sphecodini</b>	<b>Sphecodina</b>
[sem nome]	<b>Thrinchostomini</b>	<b>Thrinchostomina</b>

<sup>1</sup> subgêneros segundo Janjic & Packer (2003). Danforth *et al.* (2004) não mencionam os gêneros em sua tabela, mas reconhecem o trabalho precedente.

<sup>2</sup> o autor não reconhece subgêneros.

<sup>3</sup> de acordo com a posição de Cure (1989).

Além das espécies utilizadas como terminais outras espécies foram também examinadas, mas não incluídas na análise filogenética: *A. (Agapostemon) heterurus* Cockerell, 1917, *A. (Agapostemon) intermedius* Roberts, 1972, *A. (Agapostemon) leunculus* Vachal, 1902, *A. (Agapostemon) peninsularis* Roberts, 1972, *A. (Notagapostemon) mourei* Roberts, 1972, cerca de cinco morfo-espécies de *Caenohalictus*, *Habralictus macrospilophorus* Moure, 1941 mais espécies não identificadas de *Habralictus* da Costa Rica e da Colômbia, e *Halictus (Seladonia) lanei* (Moure, 1940) de Halictini; espécies de alguns gêneros de Augochlorini foram também examinadas.

**Tabela II. Listagem dos táxons terminais e suas respectivas abreviaturas.**

<b>Táxons terminais</b>	<b>Abreviaturas nas árvores</b>
<b>NOMIINI</b>	
<i>Dieunomia triangulifera</i> (Vachal, 1897)	<i>Dn. triangulifera</i>
<b>AUGOCHLORINI</b>	
<i>Paroxystoglossa jocasta</i> (Schrottky, 1910)	<i>Pa. jocasta</i>
<i>Rhinocorynura briseis</i> (Smith, 1879)	<i>Ri. briseis</i>
<b>HALICTINI</b>	
<b>Halictina</b>	
<i>Dialictus rostratus</i> (Moure, 1947)	<i>Di. rostratus</i>
<i>Halictus ligatus</i> Say, 1837	<i>Ha. ligatus</i>
<b>Caenohalictina</b>	
<i>Habralictus canaliculatus</i> Moure, 1941	<i>Hb. canaliculatus</i>
<i>Habralictus flavopictus</i> Moure, 1941	<i>Hb. flavopictus</i>
<i>Habralictus (Zikaniella) crassipes</i> (Moure, 1941)	<i>Hb. (Zikaniella) crassipes</i>
<i>Caenohalictus azarae</i> (Cockerell, 1926)	<i>Ca. azarae</i>
<i>Caenohalictus dolator</i> (Vachal, 1903)	<i>Ca. dolator</i>
<i>Caenohalictus mourei</i> Almeida & Laroca, 2005	<i>Ca. mourei</i>
<i>Caenohalictus tessellatus</i> (Moure, 1940)	<i>Ca. tessellatus</i>
<i>Caenohalictus trichiothalmus</i> Cameron, 1903	<i>Ca. trichiothalmus</i>
<i>Caenohalictus</i> sp.1 (Peru)	<i>Ca. sp1. (Peru)</i>
<i>Caenohalictus</i> sp.2 (Costa Rica)	<i>Ca. sp2. (Costa Rica)</i>
<i>Agapostemon (Agapostemon) coloradinus</i> (Vachal, 1903)	<i>Ag. coloradinus</i>
<i>A. (Agapostemon) tyleri</i> Cockerell, 1917	<i>Ag. tyleri</i>
<i>A. (Notagapostemon) chapadensis</i> Cockerell, 1900	<i>No. chapadensis</i>
<i>A. (Notagapostemon) nasutus</i> Smith, 1853	<i>No. nasutus</i>
<i>Dinagapostemon uyacanus</i> Roberts & Brooks, 1987	<i>Di. uyacanus</i>
<i>Dinagapostemon sicheli</i> (Vachal, 1901)	<i>Di. sicheli</i>
<i>Paragapostemon coelestinus</i> (Westwood, 1875)	<i>Pa. coelestinus</i>
<i>Agapostemonoides hurdi</i> Roberts & Brooks, 1987	<i>As. hurdi</i>
<i>Agapostemonoides weyrauchi</i> Gonçalves & Melo, 2006	<i>As. weyrauchi</i>
<i>Rhinetula denticrus</i> Friese, 1922	<i>Rh. denticrus</i>
<i>Rhinetula rufiventris</i> Friese, 1922	<i>Rh. rufiventris</i>
<i>Oragapostemon divaricatus</i> (Vachal, 1904)	<i>Or. divaricatus</i>
<i>Ruizantheda proxima</i> (Spinola, 1851)	<i>Ru. proxima</i>
<i>Ruizanthedella mutabilis</i> (Spinola, 1851)	<i>Re. mutabilis</i>
<i>Ruizanthedella nigrocaerulea</i> (Spinola, 1851)	<i>Re. nigrocaerulea</i>

**Tabela II. Continuação.**

<i>Pseudagapostemon (Pseudagapostemon) arenarius</i> (Schrottky, 1902)	<i>Ps. arenarius</i>
<i>P. (Pseudagapostemon) brasiliensis</i> Cure, 1989	<i>Ps. brasiliensis</i>
<i>P. (Pseudagapostemon) pampeanus</i> (Holmberg, 1886)	<i>Ps. pampeanus</i>
<i>P. (Pseudagapostemon) pissisi</i> (Vachal, 1903)	<i>Ps. pissisi</i>
<i>P. (Neagapostemon) cyanomelas</i> Moure, 1958	<i>Ne. cyanomelas</i>
<i>P. (Neagapostemon) singularis</i> Joergensen, 1912	<i>Ne. singularis</i>
<i>P. (Brasilagapostemon) tessellatus</i> Cure, 1989	<i>Br. tessellatus</i>
<i>P. (Brasilagapostemon) fluminensis</i> Schrottky, 1991	<i>Br. fluminensis</i>

---

Todos os exemplares examinados estão depositados no Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (DZUP), com exceção de uma fêmea de *Dinagapostemon uyacanus* e um macho de *Paragapostemon coelestinus* depositados no Snow Entomological Collection, University of Kansas Natural History Museum (SEKM).

**B. DISSECAÇÕES**

O metassoma dos exemplares machos de todos os terminais (Tabela II) foi dissecado para a visualização dos tergos, esternos e genitália. O protocolo de dissecação foi o seguinte: câmara úmida de um a dois dias; solução de KOH 10% por um dia; tratamento com ácido acético; lavagem com água destilada; lavagem com água destilada e três gotas de glicerina; separação dos escleritos utilizando estiletos; e por fim provisionados em glicerina pura (modificado de Melo 1999).

Fêmeas de *A. (Notagapostemon) chapadensis* e *R. (Ruizanthedella) mutabilis* foram inteiramente dissecadas. O protocolo seguido foi o seguinte: solução de KOH 10% por um dia; clareamento com água oxigenada; etanol 70% para a remoção da água; adição de gotas de glicerina; separação dos escleritos utilizando estiletos; e provisionamento em glicerina pura (modificado de Melo 1999). Apesar de apenas exemplares de dois terminais dissecados devido à indisponibilidade de tempo de estudo, a observação da morfologia interna auxiliou no entendimento das estruturas observadas.

Os espécimes foram examinados em lupa estereoscópica Zeiss modelo Stemi SV 6. As fotografias foram realizadas acoplando câmera digital à ocular da lupa e as ilustrações foram realizadas utilizando câmara clara acoplada ao microscópio Zeiss modelo Standard 20.

### C. TERMINOLOGIA

A terminologia utilizada para a morfologia externa segue Silveira *et al.* (2002). O estudo morfológico para a tribo Augochlorini realizado por Eickwort (1969a), além dos estudos de Camargo *et al.* (1967) e Urban (1967) também foram consultados. Para a genitália e esternos internalizados é utilizada a terminologia de Eickwort (1969a) traduzida e com algumas modificações. Termos modificados ou complementares àqueles desses estudos são os seguintes:

1. os termos *elevação basal do labro*, *processo e quilha distal do labro*, *fossa propodeal* (a fossa propodeal pode se tratar de uma expansão do metapostoto sobre o propódeo, como apontado no estudo Melo 1999: caráter 102, pg 20), *carena lateral propodeal*, *dente propodeal*, e *acrotergito do primeiro tergo do metassoma* foram retirados de Eickwort (1969a);

2. os termos *área oval glabra na face anterior dos flagelômeros* e *tomento* (pilosidade muito densa, curta e plumosa) foram retirados de Cure (1989: 233);

3. *faixa enegrecida na área parocular* equivale ao termo faixa não metálica na margem interna do olho utilizado por Michener (2000: 341);

4. ao invés de *carena pré-ocipital* optou-se por utilizar o termo *carena pós-ocelar*, pois quando presente, a carena referida está situada no vértice muito perto dos ocelos e distante do occipício (como discutido por Silveira 1995);

5. o termo *carena tergal lateral* refere-se à carena presente ao menos no T1 abaixo da carena gradular; a carena lateral nos grupos estudados delimita o tergo em duas porções dorsal e ventral, a transição entre essas porções quando a carena lateral está ausente é contínua e formada por uma porção do tergo que é fortemente recurvada;

6. o termo aqui utilizado, *articulação central do acrotergito do primeiro tergo do metassoma*, é sinônimo do termo placa mediana do pecíolo utilizado por Eickwort (1969a: Fig. 88, pg 370);

7. para descrever a ornamentação ou esculturação do tegumento são utilizados termos retirados de Cure (1989: 234) exceto *ruga* que é utilizado para denotar pregas ou estrias muito irregulares;

8. é utilizado o termo *gonapófise* ao invés de valva peniana (utilizado por Eickwort 1969a) seguindo a interpretação de Smith (1970);

9. *lobos ventral e dorsal do gonóstilo* são utilizados ao invés de processo ventral e dorsal (também utilizados por Michener 2000). Conforme esse autor, estas duas porções correspondem

à divisão do gonóstilo em duas partes ventral e dorsal, alguns grupos possuem o gonóstilo não dividido, ou não apresentam uma das porções, possivelmente a ventral (Michener 2000). Também segundo este autor o lobo ou aba retorcida do gonóstilo corresponde ao lobo ventral do gonóstilo;

10. o termo *apêndices dorsais do gonóstilo* equivale ao termo 'estilo' utilizado por Cure (1989) e refere-se a projeções membranosas delgadas.

#### **D. CONSTRUÇÃO DOS CARACTERES E ESTADOS**

A construção dos caracteres é o particionamento da variação observada de formas em caracteres discretos e seus respectivos estados (Wilkinson 1995). Cada caráter é uma categoria comparável de características e seus estados são hipóteses primárias de agrupamento (Hawkins *et al.* 1997). O estabelecimento da identidade dos caracteres corresponde à primeira hipótese de homologia, que é considerada como sinapomorfia quando se define unidades monofiléticas (homologia táxica) ou como transformações de estruturas (homologia transformacional) (Patterson 1982). Essa primeira hipótese foi denominada como homologia primária por de Pinna (1991), porém Brower & Schawaroch (1996) tratam o estabelecimento das homologias primárias como dois processos, o delineamento dos caracteres (identidade topográfica) e o estabelecimento dos estados dos caracteres. Apesar da construção dos caracteres e de seus estados ser contínua, o significado distinto dos caracteres e de seus estados não deve ser ignorado.

A construção dos caracteres foi realizada respeitando três critérios: a correspondência topográfica, a independência, e a hierarquia dos caracteres e estados (que devem ser comparáveis entre si) (Hawkins *et al.* 1997). Quando necessário optou-se por utilizar a denominada construção contingente (discutida por Forey & Kitching 2000, entre outros) em detrimento da codificação de multi-estados. O primeiro tipo de construção beneficia a formação de grupos mais inclusivos que a construção de multi-estados, a qual tende a formar grupos mais restritos e pouco informativos. Ainda, as construções de caracteres com vários estados muitas vezes violam o critério da hierarquia dos estados, misturando por exemplo, a presença de uma estrutura e suas possíveis colorações.

Apenas dois estudos filogenéticos morfológicos prévios foram realizados dentro do grupo, a análise para as espécies de *Agapostemon* (Janjic & Packer 2003) e para as espécies de *Dinagapostemon* (Roberts & Brooks 1987). Quando caracteres empregados nessas análises

equivalem em parte como aqueles empregados neste estudo, a seguinte abreviatura está assinalada: JP2003 e RB1987 seguido do número do caráter na codificação dos autores acima citados. Muitos dos caracteres, especialmente aqueles aplicados por Janjic & Packer (2003), não foram utilizados neste estudo em parte por serem restritos às espécies, pois são muito variáveis dentro dos gêneros. Ainda é discutida para alguns caracteres a codificação aplicada por Engel (2000) para Augochlorini. Caracteres de nidificação e comportamentais não foram utilizados devido à escassez de dados na literatura. A lista dos caracteres está na seção **CARACTERES E CODIFICAÇÃO**.

### **E. ANÁLISE CLADÍSTICA**

Para inferir a filogenia do grupo através do teste da congruência dos caracteres foi utilizada a análise de parcimônia. A parcimônia é um princípio que admite o menor número de eventos evolutivos na análise dos dados (Felsenstein 2004). O emprego da análise de parcimônia iniciou com o trabalho de Camim & Sokal (1965) e a partir de então vêm ocorrendo avanços na sua operacionalidade e na sua implementação através de programas computacionais (Ferrarezzi & Marques 1994). Embora existam diferentes métodos de parcimônia esse estudo utiliza a parcimônia de Fitch (1971) o qual não impõe qualquer restrição sobre as transformações entre os estados de um caráter.

Foram utilizados dois tipos de pesagem, a que utiliza pesos iguais dos caracteres e a que utiliza pesos implícitos. A própria construção de caracteres já pode ser considerada um tipo de pesagem, o qual estipula peso zero para características não codificadas. A pesagem igual atribui igual valor a todos os caracteres e a pesagem implícita atribui o valor de cada caráter de acordo com o seu grau de homoplasia (Goloboff 1993).

Os programas utilizados para as análises foram: Nona versão 2.0 (Goloboff 1999) para pesagem igual e Peewee 3.0 (Goloboff 1997) para pesagem implícita. Em ambos foi realizada busca heurística sugerida quando o número de terminais excede 20 (Ferrarezzi & Marques 1994). Os comandos utilizados foram hold\*1000 (número de árvores estocadas na memória), mult\*500 (número de replicações), hold/20 (número máximo de árvores a serem estocadas a cada replicação). No programa PeeWee 3.0 foi utilizada a constante de concavidade já estabelecida pelo programa.

A matriz e as árvores resultantes das análises foram confeccionadas no programa Winclada (Nixon 2002). A medida de suporte de ramos de Bremer (Bremer 1994) foi calculada para a árvore de consenso através do programa Nona versão 2.0. Não foi possível calcular o suporte acima de dois passos devido a restrições computacionais.

#### **F. MAPAS DE REGISTROS DE COLETA**

Os registros de coleta foram compilados diretamente de etiquetas de procedência de espécimes depositados no DZUP dos gêneros *Habralictus*, *Ruizantheda* e *Ruizanthedella* bem como de algumas espécies dos demais gêneros. O restante dos registros de coleta foi compilado de trabalhos de descrição e de revisões taxonômicas e complementados examinando o catálogo de Moure & Hurd (1987):

- para o gênero *Agapostemon* foram retirados os registros de distribuição apresentados por Roberts (1972) exceto para as espécies presentes nos Estados Unidos para as quais o autor não apresenta listagem de material examinado. No trabalho são apresentados apenas mapas de registros (Roberts 1972: Figs. 2-7, 18-20, 27 e 30), e infelizmente as coordenadas dos pontos mostrados nos mapas não puderam ser compilados; também cabe ressaltar que os registros publicados por aquele autor são em sua maioria incompletos;

- para as espécies dos três subgêneros de *Pseudagapostemon* e para *Oragapostemon divaricatus* foram coligidos os registros disponibilizados por Cure (1989);

- a revisão de Roberts & Brooks (1987) foi consultada para os gêneros *Dinagapostemon*, *Paragapostemon*, *Agapostemonoides*, *Rhinetula*; para os dois últimos gêneros foi consultado também o trabalho de Gonçalves & Melo (2006);

- do trabalho de Rojas & Toro (2000) foram examinados os registros de *Caenohalictus* presentes no Chile;

- para *Habralictus* foram consultadas as descrições apresentadas por Moure (1941, 1943) e Michener (1979).

Os registros foram processados e os mapas foram gerados utilizando o programa ArcView GIS 3.2.

## CARACTERES E CODIFICAÇÃO

A Tabela III (pags. 37 a 39) apresenta a matriz dos caracteres e seus respectivos estados. Abaixo estão listados os caracteres e estados empregados bem como eventuais discussões sobre suas delimitações e aplicações. Os caracteres estão divididos em caracteres das fêmeas e dos machos e numerados de acordo com a com a sua posição no corpo, da porção anterior para a posterior. Os caracteres aplicáveis aos dois sexos estão representados na listagem dos caracteres das fêmeas e assinalados com o símbolo de asterisco em seguida da sua numeração. No final de cada caráter ou estado estão as referências às figuras. No caso de caracteres inaplicáveis (codificação contingente) é utilizado o símbolo de interrogação.

### A. CARACTERES DAS FÊMEAS

#### 01. Relação da altura e da largura do labro:

- (0) altura cerca de dois terços da largura (Fig. 09);
- (1) altura e largura com tamanho semelhante (Fig. 08).

São medidas a altura e largura máxima do labro. O estado (1) refere-se ao labro das espécies de *Pseudagapostemon* s.l. que tem aspecto quadrangular ou mesmo pentagonal e não retangular como o restante das espécies analisadas. Cure (1989) não menciona este caráter como diagnóstico para o gênero tampouco o utiliza na descrição. Do mesmo modo, nenhum autor que trabalhou com o grupo menciona esse caráter.

#### 02. Elevação basal do labro:

- (0) presente;
- (1) ausente.

Nas espécies de *Habralictus* o labro é pequeno, retangular e levemente convexo, sem apresentar uma distinta elevação como no restante dos grupos conforme o estado (1). Essa condição se assemelha ao labro dos machos de Halictinae de uma maneira geral, que não apresentam a elevação basal tampouco o processo distal.



### **03. Processo distal do labro:**

- (0) com quilha longitudinal produzida medianamente (Fig. 08);
- (1) sem quilha, processo plano (Fig. 09).

O processo distal está presente na maioria das espécies de Halictinae podendo estar ausente em Rophitini (Michener 2000) e nas espécies cleptoparasitas. Do mesmo modo, a quilha também está presente na maioria dos gêneros da subfamília (ausente na tribo Nomioidini). O processo distal em *Rhinotula*, além de não apresentar a quilha, possui o ápice espatulado.

### **04. Mandíbulas:**

- (0) com dente subapical;
- (1) sem dente subapical.

### **05. (JP2003-12) Coloração do clipeo:**

- (0) somente verde metálica;
- (1) verde metálica com ao menos uma banda amarela na base (Gonçalves & Melo 2006: Figs. 4 e 5).

Janjic & Packer (2003) codificaram a coloração do clipeo e da base da mandíbula cujo estado amarelo correspondeu a uma sinapomorfia para *Notagapostemon*. Aqui se optou por utilizar somente a coloração do clipeo, para evitar problemas com a independência dos caracteres. As marcas amarelas na face são comuns nos machos de *Caenohalictina* (caracteres 41 e 42), mas aparecem em fêmeas de *Notagapostemon*, em *Neagapostemon singularis* e em *Habralictus flavopictus*. As marcas amarelas no corpo das duas últimas espécies são muito mais abundantes que aquelas exibidas nas outras espécies dos seus respectivos gêneros, devendo representar estados derivados.

### **06\*. Ângulo epistomal:**

- (0) reto ou obtuso, não projetado sobre o clipeo;
- (1) agudo, formando um lobo projetado sobre o clipeo.

Esse caráter aparece em três gêneros de Caenohalictina, *Agapostemon* s.l., *Pseudagapostemon* s.l. e em *Paragapostemon*. Michener (2000) indicou que espécies robustas de *Caenohalictus* possuem o ângulo epistomal projetado, mas duas espécies aqui examinadas, *C. dolator* e *C. trichiothalmus*, não apresentaram esse estado. Em Augochlorini o lobo projetado sobre o clipeo aparece também três vezes (*Chlerogella* e *Chlerogelloides*, *Megalopta* e *Augochlora*) de acordo com a análise de Engel (2000). O ângulo projetado pode estar associado primariamente a um evento de relativo alongamento da face dessas abelhas.

#### **07. Sutura na região epistomal:**

- (0) com as bordas laterais claramente delimitadas;
- (1) visível somente na porção central do ângulo, porções laterais não visíveis.

#### **08. Área parocular:**

- (0) com coloração semelhante ao restante da face e com pontuação contínua, esses pontos podendo apresentar diâmetro um pouco menor que o restante da face;
- (1) com faixa enegrecida não metálica na margem interna do olho, presente ao menos no terço basal, com diâmetro dos pontos muito menor que no restante da face (Fig. 06).

#### **09. Posição da faixa enegrecida na área parocular:**

- (?) inaplicável;
- (0) presente somente no terço basal;
- (1) presente até acima do recorte ocular (Fig. 06).

O caráter 09 é contingente ao caráter 08. A faixa não metálica foi indicada por Michener (2000: 341) como provável sinapomorfia para o grupo *Agapostemon* no sentido estrito. Esse autor (2000: 304) observa que a faixa enegrecida destes grupos pode se tratar da fóvea facial que está presente nas Andreninae, em alguns Colletinae e em alguns Halictinae basais (nas tribos Rophitini e Nomiini). De um modo geral todas as abelhas estudadas possuem uma região enegrecida em determinada altura da área parocular e alguma modificação na quantidade e diâmetro da pontuação.

Dentro de Halictini, somente no grupo *Agapostemon* ocorre uma faixa enegrecida bem visível, sem pontuação, e ocupando toda a área parocular. Os gêneros *Habralictus*, *Caenohalictus* e aqueles relacionados a *Pseudagapostemon* possuem a faixa presente somente no terço inferior. Segundo Michener (2000) *Homalictus* (Halictina) possui a faixa semelhante a *Caenohalictus* e *Habralictus*. Em diversos gêneros de Augochlorini (de ambas as subtribos) é possível perceber uma distinção entre uma área mais escurecida que o restante da face, sendo que essa região pode estar presente ou ausente dentre as espécies de um mesmo gênero (como no Augochlorini *Augochlorodes*, Gonçalves & Melo, dados não publicados). Porém nos grupos estudados essa região não se assemelha aquela encontrada para Caenohalictina, especialmente por apresentar pontuação abundante.

#### **10\*. (RB1987-02; JP2003-0) Olhos:**

- (0) com pilosidade ausente ou inconspícua;
- (1) pilosidade conspícua, cerdas pelo menos tão longas quanto um diâmetro ocelar.

Existe uma variação no comprimento da pilosidade que não foi codificada por formar grupos pouco inclusivos. Os olhos pilosos estão presentes em grande parte de Caenohalictina exceto em *Habralictus*, *Agapostemon* e nos subgêneros *Neagapostemon* e *Pseudagapostemon* s.s. Os olhos pilosos são também encontrados em *Corynura* (*Callistochlora*) (Augochlorini).

#### **11. Região pós-ocelar I:**

- (0) sem depressões laterais;
- (1) com depressões laterais marcadas em vista frontal.

#### **12\*. (JP2003-23) Região pós-ocelar II:**

- (0) sem carena;
- (1) com carena (Gonçalves & Melo, 2006: Fig. 3).

A presença da carena pós-ocelar é utilizada por Michener (2000) para agrupar *Agapostemon* s.l. e *Agapostemonoides*. Além de ocorrer em outras espécies de Halictini, a carena pós-ocelar surge quatro vezes em Augochlorini (Engel 2000).

**13\*. Gena:**

(0) sem estrias;

(1) com estrias longitudinais bem marcadas de profundidade de cerca de 1/3 do diâmetro do ocelo médio (Roberts 1972: Figs. 21, 22, 28 e 29).

As espécies do grupo *Agapostemon*, no seu sentido estrito, possuem estrias bem marcadas em algumas áreas do mesossoma especialmente no mesepisterno e no propódeo além das estrias da face. Porém esse caráter não foi codificado por corresponder a uma possível dependência dos caracteres.

**14\*. Lóbulo pronotal:**

(0) com carena;

(1) sem carena.

**15\*. (JP2003-3) Porção anterior do mesoscuto:**

(0) sem projeção;

(1) com projeção lamelada.

A projeção lamelada do mesoscuto é utilizada por Janjic & Packer (2003) para caracterizar *Notagapostemon*, mas está presente somente em um grupo restrito do subgênero representado nesta análise por *A. (Notagapostemon) chapadensis*. A projeção ocorre em outras espécies de Caenohalictina além de ocorrer em quatro grupos de Augochlorini (Engel 2000).

**16. Porção ventral do mesepisterno:**

(0) sem reticulação;

(1) com reticulação.

### **17. Comprimento da porção dorsal do metaposnoto relativo ao metanoto:**

- (0) cerca de 1,5x, ou menos, tão longa quanto o metanoto;
- (1) cerca de duas vezes maior que o metanoto, podendo ser tão longo quanto o comprimento do metanoto e do escutelo juntos.

### **18. Ornamentação do metaposnoto:**

- (0) com poucas estrias conspícuas, aspecto polido;
- (1) com micro-estriação evidente, aspecto purulento;
- (2) fortemente carenado, aspecto reticulado.

Neste caráter optou-se por utilizar a construção de multi-estados ao invés da codificação contingente. Entende-se que as diferentes ornamentações do metaposnoto são alternativas e não hierarquizadas. As micro-estriações e o aspecto purulento (também devido à pontuação granular) correspondentes ao estado (1) são encontrados em outras regiões do corpo dos exemplares codificados. Esse padrão de ornamentação não foi codificado em outro caráter para não criar dependência.

### **19. Carena propodeal lateral:**

- (0) restrita às proximidades da articulação com o metassoma;
- (1) prolongada dorsalmente, formando arco semicompleto, completo ou presente na porção limítrofe com o metaposnoto.

Com exceção de *Rhinetula*, os demais gêneros relacionados com *Agapostemon* possuem uma carena prolongada dorsalmente, que atinge o ápice da porção dorsal do propódeo. Em *Paragapostemon* a carena está representada no limite dorsal com o metaposnoto, em *Dinagapostemon* ascende lateralmente até a porção dorsal, e ocupa quase toda a extensão da região posterior em *Agapostemonoides*. Em *Rhinetula*, a curta carena pode ser uma reversão atrelada a uma redução significativa do metaposnoto. Em *Agapostemon* a carena propodeal possui ligação com a carena lateral que acompanha a fossa propodeal.

## **20. Delimitação da porção posterior e lateral do propódeo:**

- (0) somente na porção inferior, nos limites com o metassoma;
- (1) em toda a área dorsal, com marcada diferenciação dos planos do esclerito, formando ângulo quase reto, podendo estar delimitado por carenas.

Além das espécies dos gêneros relacionados a *Agapostemon*, espécies de outros gêneros, como *Pseudagapostemon*, possuem uma distinta diferenciação entre a porção posterior e lateral do propódeo, formando áreas individualizadas. Essa diferenciação entre as duas porções ou planos pode inclusive formar ângulo reto em contraste com o estado (0) onde a transição entre as porções não é fortemente angulada.

## **21\*. Fossa propodeal:**

- (0) sem carenas laterais paralelas em toda a sua extensão;
- (1) com finas carenas em suas laterais.

Como discutido no item **MATERIAL E MÉTODOS** a fossa propodeal pode se tratar de uma expansão do metapostnoto. Melo (1999) apresenta um caráter tratando da extensão dessa porção em relação ao propódeo. No grupo de estudo a fossa se estende até a articulação do propódeo com o metassoma e é distintamente profunda em relação a grupos basais de Halictinae e outras subfamílias de abelhas.

## **22. Esporão interno da tíbia posterior:**

- (0) serreado;
- (1) pectinado.

O esporão serreado está presente em vários gêneros de Augochlorini, porém não sendo uma condição plesiomórfica (segundo a filogenia de Engel 2000), Nomini e em Thrinchostomina (Michener 2000). O esporão serreado está presente também nas espécies cleptoparasitas. O esporão pectinado por sua vez está presente em Nomiodini, parte de Augochlorini e grande parte de Halictini. As modificações desse atributo são muito variáveis dentro da subfamília e ele é pouco aplicável a grandes grupos.

**23. Número de dentes no esporão interno da tíbia posterior:**

- (?) inaplicável;
- (0) quatro a cinco dentes não espatulados;
- (1) três dentes fortemente espatulados.

Este caráter é contingente ao anterior. O número de dentes é contado com exceção da expansão do ápice do esporão que se assemelha em alguns casos ao dentes da sua borda.

**24. Veias distais da asa anterior:**

- (0) tão fortes como as veias proximais;
- (1) fracas que as veias proximais.

**25. (JP2003-1) Ápice da célula marginal:**

- (0) sem apêndice;
- (1) fortemente apendiculado.

**26. (JP2003-54) Área basal dos tergos:**

- (0) sem pilosidade tomentosa;
- (1) com pilosidade tomentosa (Figs. 10 e 11).

**27. Disposição do tomento na área basal dos tergos:**

- (?) inaplicável;
- (0) formando uma estreita faixa contínua no segundo tergo (Fig. 11);
- (1) restrito às porções laterais dos tergos 2-4, formando densos agrupamentos (Fig. 10).

Este caráter é contingente ao caráter 26. A pilosidade tomentosa na área basal dos tergos está presente em *Ruizantheda*, *Ruizanthedella*, *Oragapostemon*, *Pseudagapostemon* s.l. e dentro do grupo *Agapostemon* em *Dinagapostemon* e *Agapostemon* s.l. Em *Ruizantheda* sensu Michener (2000) a faixa de tomento está restrita às porções laterais. Nos demais gêneros, a largura da faixa é variável, podendo em algumas espécies formar uma banda, ou até mesmo estar ausente. Em *Rhinocorynura* (Augochlorini) ocorre a pilosidade tomentosa que está presente no segundo e

terceiro tergos (ausente em T4) formando um agrupamento esparso, sendo que no T3 quase forma uma faixa contínua. A condição exibida nesse gênero não é tratada como equivalente ao estado (1).

**28. Área apical dos tergos:**

- (0) sem pilosidade tomentosa;
- (1) com pilosidade tomentosa (Fig. 11).

A pilosidade é tratada por diversos autores atrelada à posição que ocupa nos tergos. A construção dos caracteres foi realizada desta maneira, não testando a presença de tomento em qualquer porção dos tergos como uma sinapomorfia de um determinado grupo. A distribuição nos grupos sugere que a pilosidade na porção apical dos tergos de *Pseudagapostemon* s.l. e de *Halictus* seja apenas uma convergência.

**29. Manchas ou marcas amarelas nos tergos:**

- (0) ausentes;
- (1) presentes (Gonçalves & Melo 2006: Figs. 01 e 02).

**30. Manchas amarelas nos tergos:**

- (?) inaplicável;
- (0) presentes somente nas laterais;
- (1) formando uma banda contínua.

**31. Carena tergal lateral:**

- (0) restrita ao T1;
- (1) presente no T1 e no T2;
- (2) presente do T1 até o T3.

**32. Carena tergal gradular:**

- (0) inconspícua, ou restrita ao terço apical do T2;
- (1) presente ao menos em T2-3.



Esse caráter foi utilizado por Janjic & Packer (2003) com dois estados, a ausência e a presença da carena do segundo ao quinto tergo, este último codificado para *Rhinotula* e *Paragapostemon*. Roberts & Brooks (1987) codificaram a presença da carena do segundo ao quarto tergo apenas para *Paragapostemon*. Aqui se optou por codificar apenas a carena do segundo e terceiro tergo para incluir espécies de mais gêneros de modo a formar grupos mais inclusivos.

**33. Porção apical do quinto tergo:**

- (0) sem área pseudopigidal;
- (1) com área pseudopigidal.

**34. Quinto tergo:**

- (0) fendido longitudinalmente;
- (1) fundido.

A fenda no quinto esterno (0) presente em Augochlorini é utilizada para demonstrar a monofilia de Augochlorini (Engel 2000). Essa fenda está localizada na área pseudopigidal que está presente somente em Augochlorini e Halictini (caráter 33), e pode ser uma modificação contingente a presença da área pseudopigidal.

**35. Coloração predominante:**

- (0) metálica;
- (1) enegrecida, fosca (como na Fig. 10).

**36\*. Largura do mesoscuto (medida entre as tégulas):**

- (0) com menos de três milímetros;
- (1) com pelo menos três milímetros.

## **B. CARACTERES DOS MACHOS**

### **37. (JP2003-55) Processo distal do labro:**

- (0) curto, cerca de uma vez o comprimento da porção basal do labro;
- (1) muito longo, cerca de duas vezes o comprimento da porção basal do labro.

Os machos usualmente não possuem o processo distal. O processo longo e não quilhado encontrado em *Agapostemon* s.s. (estado 1) ocorre também em machos de *Augochlora* e *Augochloropsis* (Augochlorini; Eickwort 1969a).

### **38. Mandíbula I:**

- (0) sem dente subapical;
- (1) com dente subapical.

### **39. Mandíbula II:**

- (0) sem expansão na borda externa;
- (1) com expansão na borda externa, nas proximidades com a articulação com a área malar.

### **40. Porção mediana do clípeo:**

- (0) sem carena longitudinal;
- (1) com fina carena longitudinal.

### **41. Labro e clípeo:**

- (0) sem manchas amarelas;
- (1) com manchas amarelas.

### **42. Manchas amarelas no clípeo:**

- (?) inaplicável;
- (0) presentes somente na borda, formando uma faixa;
- (1) em todo o clípeo.

Este caráter é contingente ao anterior. O caráter 41 refere-se tanto ao labro como o clipeo, e o 42 somente ao clipeo, pois nas espécies com manchas amarelas na face o labro é inteiramente amarelo e o clipeo pode apresentar apenas uma banda ou pode ser inteiramente amarelo. É comum também ocorrer dois pequenos pontos subapicais (menores que um diâmetro ocelar) com coloração semelhante ao restante da face. Essa variação ocorre principalmente nas espécies de *Pseudagapostemon* s.l. e pode ser útil na reconstrução das relações entre as suas espécies.

#### **43. Porção mediana do clipeo:**

- (0) não deprimida longitudinalmente;
- (1) deprimida longitudinalmente, formando um sulco.

A depressão é bem marcada nos machos de *Habralictus*, mas também pode ser evidenciada em menor grau nas fêmeas. O sulco também está presente em espécies de *Sphecodes*.

#### **44. Suturas subantenas:**

- (0) convergindo na porção interna dos alvéolos;
- (1) paralelas a pouco divergentes nas proximidades dos alvéolos, posicionadas na porção central dos alvéolos (Fig. 07).

O estado (1) ocorre nas espécies de *Habralictus* (incluindo *Zikaniella*), tanto nas fêmeas como nos machos, sendo bem marcada nos machos, onde a sutura é distintamente profunda em relação ao plano da face.

#### **45. (RB1987-02) Flagelômeros antenais:**

- (0) retos;
- (1) fortemente sinuosos, crenulados.

Apomorfia para *Dinagapostemon*. Em *Oragapostemon* e *Ruizantheda*, e em menor grau em *Neagapostemon* os flagelômeros são levemente sinuosos, mas essa sinuosidade não foi codificada neste caráter, em parte por não ser tão acentuada como em *Dinagapostemon*. Essa leve sinuosidade pode estar relacionada com a diferenciação na cobertura de pêlos na antena no grupo, conforme apresentado nos dois próximos caracteres.

**46. Face anterior do flagelo antenal:**

- (0) sem área oval glabra, pilosidade homogênea;
- (1) com área ou áreas ovais glabras.

**47. Número de áreas glabras na face anterior do flagelo antenal:**

- (?) inaplicável;
- (0) uma;
- (1) duas.

**48. Comprimento da antena relativo ao comprimento da antena da fêmea:**

- (0) distintamente maior;
- (1) igual ou subigual.

**49. (JP2003-60) Escapo:**

- (0) com manchas amarelas;
- (1) sem manchas amarelas.

**50. Porção posterior do propódeo:**

- (0) com dentes laterais;
- (1) sem dentes.

**51. Basitarso e segundo tarsômero:**

- (0) não fusionados;
- (1) fusionados.

O grau de fusão varia muito dentro da tribo, mas não foi possível codificar essa variação em estados discretos.

**52. Coxa da perna posterior:**

- (0) sem manchas amarelas;
- (1) com manchas amarelas.

**53. Trocânter da perna posterior:**

- (0) sem espinho;
- (1) com espinho (Roberts & Brooks 1987: Fig. 15 D).

**54. Fêmur da perna posterior:**

- (0) sem dentes;
- (1) com dentes.

**55. (RB1987-05) Número de dentes no fêmur da perna posterior:**

- (?) inaplicável;
- (0) um dente (Roberts & Brooks 1987: Fig. 15 E);
- (1) dois dentes (Roberts & Brooks 1987: Figs. 15 A, B, C, D; 16 A, E).

**56. Basitarso da perna posterior:**

- (0) sem projeção anterior;
- (1) com projeção anterior nas proximidades da junção com o segundo tarsômero.

**57. Coloração predominante na tíbia e artículos distais da perna posterior:**

- (0) amarela;
- (1) negra.

**58. Borda anterior externa do basitarso da perna posterior do macho:**

- (0) sem sulco longitudinal;
- (1) com sulco longitudinal.

**59. Comprimento do basitarso da perna posterior:**

- (0) longo, mais da metade do comprimento da tíbia;
- (1) curto, de um terço à metade do comprimento da tíbia.

As pernas posteriores dos machos do grupo *Agapostemon* possuem uma ampla gama de modificações, especialmente em *Dinagapostemon* e *Paragapostemon*. Roberts & Brooks (1987) ilustram e comentam essas modificações.

**60. Tíbia da perna posterior:**

- (0) sem placa basitibial;
- (1) com placa basitibial.

**61. Placa basitibial:**

- (?) inaplicável;
- (0) desenvolvida ao menos na borda posterior;
- (1) somente um espinho distal.

A placa basitibial está ausente no grupo externo (exceto em *Nomia*) e no clado *Agapostemon*. A placa é bem desenvolvida em *Oragapostemon*, *Pseudagapostemon*, em algumas espécies de *Habralictus* (incluindo *Zikaniella* e excluindo *H. canaliculatus*) enquanto em *Ruizanthedella*, *Ruizantheda*, *Caenohalictus*, *H. canaliculatus* aparece somente como um espinho na borda. Optou-se por este tipo de construção para testar a homologia da presença de placa basitibial.

**62. Formato do metassoma:**

- (0) não peciolado;
- (1) peciolado.

**63. Tergos:**

- (0) sem manchas amarelas;
- (1) com manchas amarelas.

**64. Articulação mediana do acrotergito do primeiro tergo metassomal:**

- (0) não elevada;
- (1) elevada e projetada para frente.

**65. Sexto tergo:**

- (0) sem placa pigidial;
- (1) com placa pigidial.

A placa está presente nas tribos Halictini, Nomiini e Nomoidini e a sua ausência constitui uma sinapomorfia para a tribo Augochlorini (conforme Alexander & Michener 1995). Os caracteres 66 a 68 são contingentes a este caráter.

**66. Delimitação da placa pigidial:**

- (?) inaplicável;
- (0) somente posteriormente, em forma de uma carena;
- (1) carena ascendendo-se médio-lateralmente no tergo.

Em *Dialictus* e em *Halictus* só está presente posteriormente como uma carena transversal. Em *Sphcodes* possui forma quase semicircular com suas laterais coincidindo com as laterais da porção esclerotizada do tergo. Já em *Caenohalictina* a carena possui bordas laterais paralelas.

**67. Formato da placa pigidial:**

- (?) inaplicável;
- (0) simples, sem recorte apical (Cure 1989: Fig. 9 M, N);
- (1) com recorte apical.

**68. Formato do recorte da placa pigidial:**

- (?) inaplicável;
- (0) bilobado (Cure 1989: Fig. 9 A, B, E, G, H, I, J, L);
- (1) bífido (Cure 1989: Fig. 13 B, C).

O recorte bífido (1) está presente em *Oragapostemon* e *Ruizantheda* s.s. Além do recorte da placa pigidial o sexto tergo ainda possui uma forte invaginação em forma de meia lua na sua borda posterior em vista ventral.

**69. Borda apical e subapical do sétimo tergo:**

- (0) sem porções esclerotinizadas;
- (1) com porções esclerotinizadas.

**70. Grádulos nos E1-E6:**

- (0) presentes em um esterno pelo menos;
- (1) totalmente ausentes.

**71. Porção transversal do grádulos do E2-E3:**

- (?) inaplicável (grádulos ausentes);
- (0) longa, menos da metade da porção longitudinal;
- (1) curta, metade ou maior que a porção longitudinal.

**72. Margem basal do E3:**

- (0) sem forte recorte;
- (1) com forte recorte aproximando-se da porção transversal do grádulo e da borda posterior.

**73. Região mediana da borda posterior do E4:**

- (0) sem tufo central de cerdas;
- (1) com pequeno tufo de cerdas eretas e curtas.

**74. Posição do tufo de cerdas eretas e curtas do E4:**

- (?) inaplicável;
- (0) em toda a área (Cure 1989: Fig. 04 d, f);
- (1) submarginal (Cure 1989: Fig. 04 a-c);
- (2) restrito à porção central (Cure 1989: Fig. 13 e, d).



**75. Borda posterior do E4:**

- (0) reta;
- (1) emarginada incluindo a porção membranosa.

**76. Borda posterior do E5:**

- (0) sem recorte;
- (1) com recorte mediano.

**77. Porção subapical do E6:**

- (0) sem tufo de cerdas;
- (1) com dois tufo circulares de finas cerdas.

Apesar de só codificado para uma espécie de *Habralictus*, exemplares do gênero examinados provenientes da Costa Rica e da Colômbia possuem essa área.

**78. Ponto de fusão entre E7 e E8:**

- (0) no ápice do apódema do E7 (Figs. 18-20);
- (1) afastado do ápice do apódema (Figs. 21-23).

**79. Posição da borda do E8 com relação ao E7:**

- (?) inaplicável;
- (0) entre o centro do apódema e o ápice do E7;
- (1) no centro do apódema do E7.

Esse caráter foi utilizado por Engel (2000: caráter 52), porém o estado atribuído a *Caenohalictus* corresponde ao estado (0) da presente filogenia. Contudo essa condição não foi evidenciada em nenhuma das espécies deste gênero examinadas aqui. Em Nomiodini e em grande parte de Augochlorini (conforme a codificação de Engel 2000) a fusão entre os esternos é no apódema de E7.

**80. Borda lateral do E8:**

- (0) reta ou sinuosa;
- (1) com forte recorte circular.

**81. Borda apical do E8:**

- (0) não recortado;
- (1) recortado (Fig. 22).

**82. Recorte do ápice do E8:**

- (?) inaplicável;
- (0) simples;
- (1) fortemente bifido ou bilobado.

Esse caráter foi retirado de Rojas & Toro (2000) para ilustrar um grupo de espécies de *Caenohalictus* denominado complexo *C. dolator*.

**83. Formato do E8:**

- (0) triangular a quadrangular;
- (1) hexagonal (Roberts & Brooks 1987: Fig 18 B-I).

**84. Largura da base do E8:**

- (0) muitas vezes o comprimento, esterno longilíneo (Figs, 18-19);
- (1) semelhante ao comprimento, esterno com aspecto quadrangular (Figs. 20-23).

**85. Gonobase:**

- (0) curta, menos de um terço do comprimento da genitália como um todo;
- (1) bem desenvolvida, de um terço à metade do comprimento da genitália (Fig. 25).

**86. Ponte gonobasal ventral:**

- (0) presente (Figs. 24 e 25);
- (1) ausente, porções laterais da gonobase muito separadas (Figs. 12, 14, 16, 26 e 27).

**87. (RB1987-26) Gonocoxito:**

(0) sem estriação;

(1) com estrias longitudinais ao menos nas porções laterais (Roberts & Brooks 1987: Figs. 19 e 10; Gonçalves & Melo 2006: Figs. 12 e 15).

**88. Porção dorso-lateral do gonocoxito:**

(0) sem depressão;

(1) com depressão basal (Figs 14, 16 e 17).

**89. Posição da depressão basal do gonocoxito:**

(?) inaplicável;

(0) predominantemente lateral (Fig. 14);

(1) dorsal (Fig. 16 e 17).

**90. Face dorsal dos gonocoxitos:**

(0) sem projeção;

(1) com projeção digitiforme, semelhante à gonapófise (Fig. 25).

**91. Gonóstilo:**

(0) sem lobo ventral;

(1) com lobo ventral.

Aqui é assumida a posição de Michener (2000), na qual o gonóstilo possui os lobos ventral e dorsal, e o lobo ventral pode ser retorcido (como no grupo *Agapostemon*) ou não (no caso de *Nomia*) como descrito no próximo caráter.

**92. Lobo ventral do gonóstilo:**

(?) inaplicável;

(0) voltado para cima;

(1) retorcido.

### **93. Lobo retorcido do gonóstilo:**

- (?) inaplicável;
- (0) largo (mais da metade da largura do gonocoxito) e voltado para baixo;
- (1) muito fino, voltado para o centro da genitália;
- (2) espatulada, com cerdas abundantes em quase toda a sua extensão, voltado para o centro.

Michener (2000: 339) indica que a genitália do macho de alguns Halictini possui um lobo ou aba retorcida de origem provavelmente gonostilar que corresponde à porção ventral do gonóstilo (que corresponde ao processo ventral do gonóstilo utilizado por Eickwort 1969a). Para o gênero *Halictus*, Michener (2000) menciona que quando o lobo está presente ele é dirigido para cima e não retorcido. Para *Lasioglossum* s.l. o autor admite que o lobo está presente, possui muitos pêlos e é usualmente retorcido. Os três caracteres foram aqui construídos seguindo a hipótese de Michener.

### **94. Região entre os lobos do gonóstilo:**

- (0) sem projeção membranosa;
- (1) com pequena projeção membranosa.

Uma projeção membranosa está presente em *Oragapostemon* e em *Ruizantheda* s.s., como observado por Cure (1989: Fig. 13 A), e em *Caenohalictus mourei*. Nesta última espécie a projeção é globosa enquanto nos outros dois táxons a projeção é afilada.

### **95. Porção dorsal do lobo dorsal do gonóstilo:**

- (0) sem projeção;
- (1) com projeções membranasas, finas e levemente recurvadas (Roberts & Brooks 1987: Figs. 19 e 20; Cure 1989: Fig. 11 D).

### **96. Porção apical do lobo dorsal do gonóstilo:**

- (0) sem cerdas longas;
- (1) com cerdas longas, grossas e não ramificadas. (Roberts 1972: Figs. 178-214).

**97. Formato do lobo dorsal do gonóstilo:**

- (0) globoso (Fig. 24);
- (1) não globoso, formando uma concha (Figs. 14, 16, 26 e 27).

**98. Lobo dorsal não-globoso do gonóstilo:**

- (?) inaplicável;
- (0) com porção dorsal não expandida, semelhante à porção ventral;
- (1) com porção dorsal expandida, plana (Figs. 14, 16 e 27).

O formato do gonóstilo varia muito dentro dos grupos, por exemplo no gênero *Agapostemon* como apontado por Janjic & Packer (2003). Dentro do grupo *Agapostemon*, o gonóstilo é fortemente globoso em *Agapostemonoides* e *Rhinetula*, possui o lobo posterior espatulado em *Dinagapostemon* e *Paragapostemon*, e no gênero *Agapostemon* forma dois lóbulos com tamanho semelhante.

**99. Face posterior e basal do gonóstilo:**

- (0) sem pilosidade;
- (1) com pilosidade desenvolvida (Cure 1989: Fig. 11 D).

**100. Contorno do gonóstilo e do gonocoxito:**

- (0) diferenciado, não contínuo;
- (1) contínuo.

Tabela III. Matriz dos estados dos caracteres.

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Dn. triangulifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Pa. jocasta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Ri. briseis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	0	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Di. rostratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Ha. ligatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	?	0	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	
<i>Hb. canaliculatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	
<i>Hb. flavopictus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	
<i>Hb. (Zikaniella) crassipes</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	
<i>Ca. azarae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	0	?			
<i>Ca. dolator</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	?			
<i>Ca. mourei</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	?			
<i>Ca. tessellatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	2	1	1	1	1	0	0	0	?			
<i>Ca. trichiothalmus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	0	?			
<i>Ca. sp.1 (Peru)</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	?			
<i>Ca. sp.2 (Costa Rica)</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	0	?			
<i>Ag. coloradinus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1		
<i>Ag. tyleri</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1		
<i>No. chapadensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0		
<i>No. nasutus</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Di. uyacanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	?	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0		
<i>Di. sicheli</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	?	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0		
<i>Pa. coelestinus</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0		
<i>As. hurdi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0		
<i>As. weyrauchi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	?	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0		
<i>Rh. denticrus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0		
<i>Rh. rufiventris</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0		
<i>Or. divaricatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	1	0	?	0	0		
<i>Ru. proxima</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	1	0	?	0	0		
<i>Re. mutabilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Re. nigrocaerulea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Ps. arenarius</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Ps. brasiliensis</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Ps. pampeanus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Ps. pissisi</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Ne. cyanomelas</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Ne. singularis</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	?	0	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Br. tessellatus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	?	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Br. fluminensis</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	?	2	1	1	1	0	0	0	?	0	0		

Tabela III. Cont.

3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	7	7	7	7	7
8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	
0 <i>Dn. triangulifera</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?
0 <i>Pa. jocasta</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Ri. briseis</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	0	0	?	0	0	?	
0 <i>Di. rostratus</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	?	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Ha. ligatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	?	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Hb. canaliculatus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	?	0	1	?	0	0	?	
0 <i>Hb. flavopictus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	0	1	?	0	0	?
0 <i>Hb. (Zikaniella) crassipes</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	?	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	0	1	?	0	0	?
0 <i>Ca. azarae</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	?	
0 <i>Ca. dolator</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	?	
0 <i>Ca. mourei</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	?	0	0	?
0 <i>Ca. tessellatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	?	
0 <i>Ca. trichiothalmus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	?	0	0	?
0 <i>Ca. sp.1 (Peru)</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	?	
0 <i>Ca. sp.2 (Costa Rica)</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	?	
0 <i>Ag. coloradinus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Ag. tyleri</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>No. chapadensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>No. nasutus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Di. uyacanus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	0	0	1	1	1	0	?	0	0	0	1	0	?	
0 <i>Di. sicheli</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	0	0	1	1	1	0	?	0	0	0	1	0	?	
0 <i>Pa. coelestinus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	?	0	0	1	1	1	0	?	0	0	?	1	0	?	
0 <i>As. hurdi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>As. weyrauchi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Rh. denticrus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Rh. rufiventris</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	
0 <i>Or. divaricatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2
0 <i>Ru. proxima</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2
1 <i>Re. mutabilis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0
1 <i>Re. nigrocaerulea</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0
0 <i>Ps. arenarius</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0
0 <i>Ps. brasiliensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0
0 <i>Ps. pampeanus</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0
0 <i>Ps. pissisi</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0
0 <i>Ne. cyanomelas</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	?
0 <i>Ne. singularis</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	?
0 <i>Br. tessellatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1
1 <i>Br. fluminensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1

Tabela III. Cont.

7	7	7	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	10
5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	0	0	
0	0	<i>Dn. triangulifera</i>	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	<i>Pa. jocasta</i>	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	<i>Ri. briseis</i>	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	<i>Di. rostratus</i>	0	0	?	0	0	?	0	0	0	1	0	0	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	<i>Ha. ligatus</i>	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	
0	0	<i>Hb. canaliculatus</i>	0	0	?	0	0	?	0	1	1	0	0	0	?	1	1	0	?	0	0	0	1	0	0	
0	0	<i>Hb. flavopictus</i>	1	0	?	0	0	?	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	
0	0	<i>Hb. (Zikaniella) crassipes</i>	0	0	?	0	0	?	0	1	1	1	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	1	0	0	
0	0	<i>Ca. azarae</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	?	0	1	0	?	0	1	0	1	0	0	
0	1	<i>Ca. dolator</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	?	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>Ca. mourei</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	?	0	1	0	?	1	0	0	1	0	0	
0	0	<i>Ca. tessellatus</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	0	1	0	?	0	1	0	1	0	0	
0	0	<i>Ca. trichiothalmus</i>	0	1	1	1	0	?	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
0	1	<i>Ca. sp.1 (Peru)</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	?	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>Ca. sp.2 (Costa Rica)</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	?	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>Ag. coloradinus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>Ag. tyleri</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>No. chapadensis</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>No. nasutus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>Di. uyacanus</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	
0	0	<i>Di. sicheli</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	
0	0	<i>Pa. coelestinus</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	
0	0	<i>As. hurdi</i>	0	1	1	0	0	?	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	
0	0	<i>As. weyrauchi</i>	0	1	1	0	0	?	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	
0	0	<i>Rh. denticrus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	
0	0	<i>Rh. rufiventris</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	
0	0	<i>Or. divaricatus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	1	1	0	
0	0	<i>Ru. proxima</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	1	1	0	
1	0	<i>Re. mutabilis</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	
1	0	<i>Re. nigrocaerulea</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	
0	0	<i>Ps. arenarius</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	
0	0	<i>Ps. brasiliensis</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	
0	0	<i>Ps. pampeanus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	
0	0	<i>Ps. pissisi</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	
0	0	<i>Ne. cyanomelas</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	
0	0	<i>Ne. singularis</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	
0	0	<i>Br. tessellatus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	
0	0	<i>Br. fluminensis</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	



## RESULTADOS

A análise com pesos iguais dos caracteres resultou em duas árvores igualmente parcimoniosas com 196 passos cada (Figuras 02 e 03). A Figura 04 representa o consenso estrito destas árvores (199 passos), com otimização não-ambígua dos caracteres, e apresenta o suporte de Bremer. Esta topologia e otimização são utilizadas na discussão dos grupos. A análise utilizando pesagem implícita dos caracteres resultou em apenas um cladograma (ajuste total de 733,5) que apresentou a mesma topologia do cladograma representado na Figura 03. Esse cladograma é apresentado na Figura 05 com otimização acelerada. A estrutura dos clados principais permaneceu estável nas diferentes topologias, com diferenças apenas envolvendo as espécies de "*Caenohalictus*".

Todas as árvores indicam a monofilia de *Caenohalictina*, com seis ou sete caracteres suportando essa hipótese. As relações dentre os gêneros da subtribo apontam para uma posição basal de *Habralictus* (com o subgênero *Habralictus* s.s. parafilético em relação a *Zikaniella*) e para a parafilia de *Caenohalictus* em relação a duas linhagens irmãs, que são denominadas neste trabalho como clado *Agapostemon* e clado *Pseudagapostemon*.

O gênero *Caenohalictus* é parafilético nas duas análises com a sua espécie-tipo figurando como grupo irmão dos clados *Agapostemon* + *Pseudagapostemon*. Em um dos cladogramas o restante das espécies analisadas forma um grupo monofilético, e na outra hipótese as espécies do gênero correspondem a diferentes linhagens e uma politomia envolve grande parte delas.

O clado *Agapostemon* é composto pelo gênero *Agapostemon* e seus dois subgêneros, por *Agapostemonoides*, *Rhinetula*, *Paragapostemon* e *Dinagapostemon*. O clado *Pseudagapostemon* é formado pelos gêneros *Pseudagapostemon* (e seus três subgêneros), *Ruizantheda*, *Ruizanthedella* e *Oragapostemon*. Nos dois clados todos os gêneros e subgêneros mostraram-se monofiléticos.

Quanto ao grupo externo, a monofilia de *Augochlorini* foi confirmada, utilizando os caracteres tradicionalmente empregados. *Halictini* também se mostrou monofilética, com dois caracteres suportando a sua monofilia. Somente a otimização acelerada aponta para a relação de grupo-irmão entre estas tribos. Já a subtribo *Halictina* surge como parafilética em todas as hipóteses de relacionamento com um caráter, manchas amarelas no labro e clípeo, suportando *Halictus* + *Caenohalictina*.

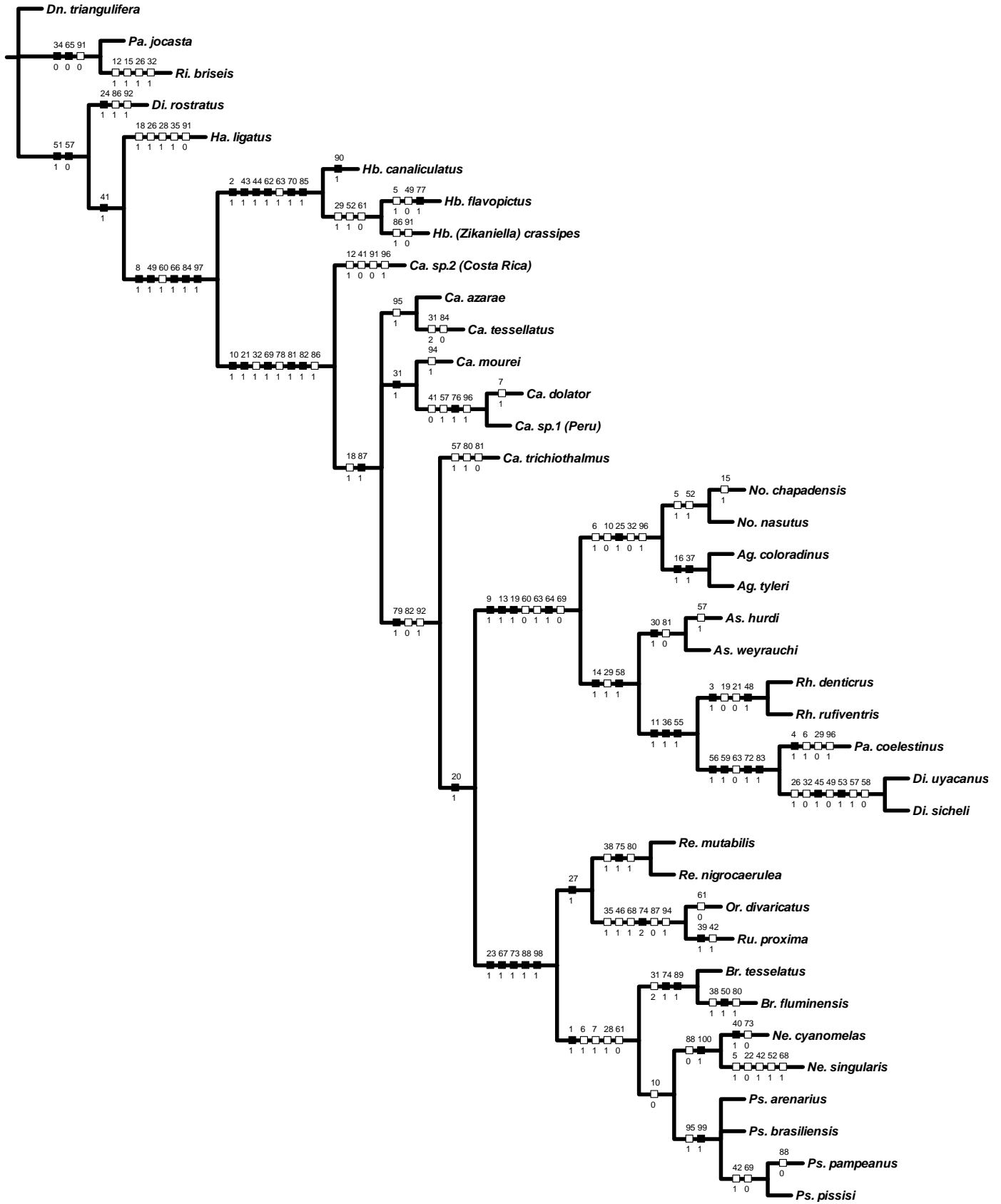


Figura 02. Uma das duas árvores igualmente parcimoniosas. Pesagem igual dos caracteres, otimização não ambígua (196 passos; Ci = 53; Ri = 82).

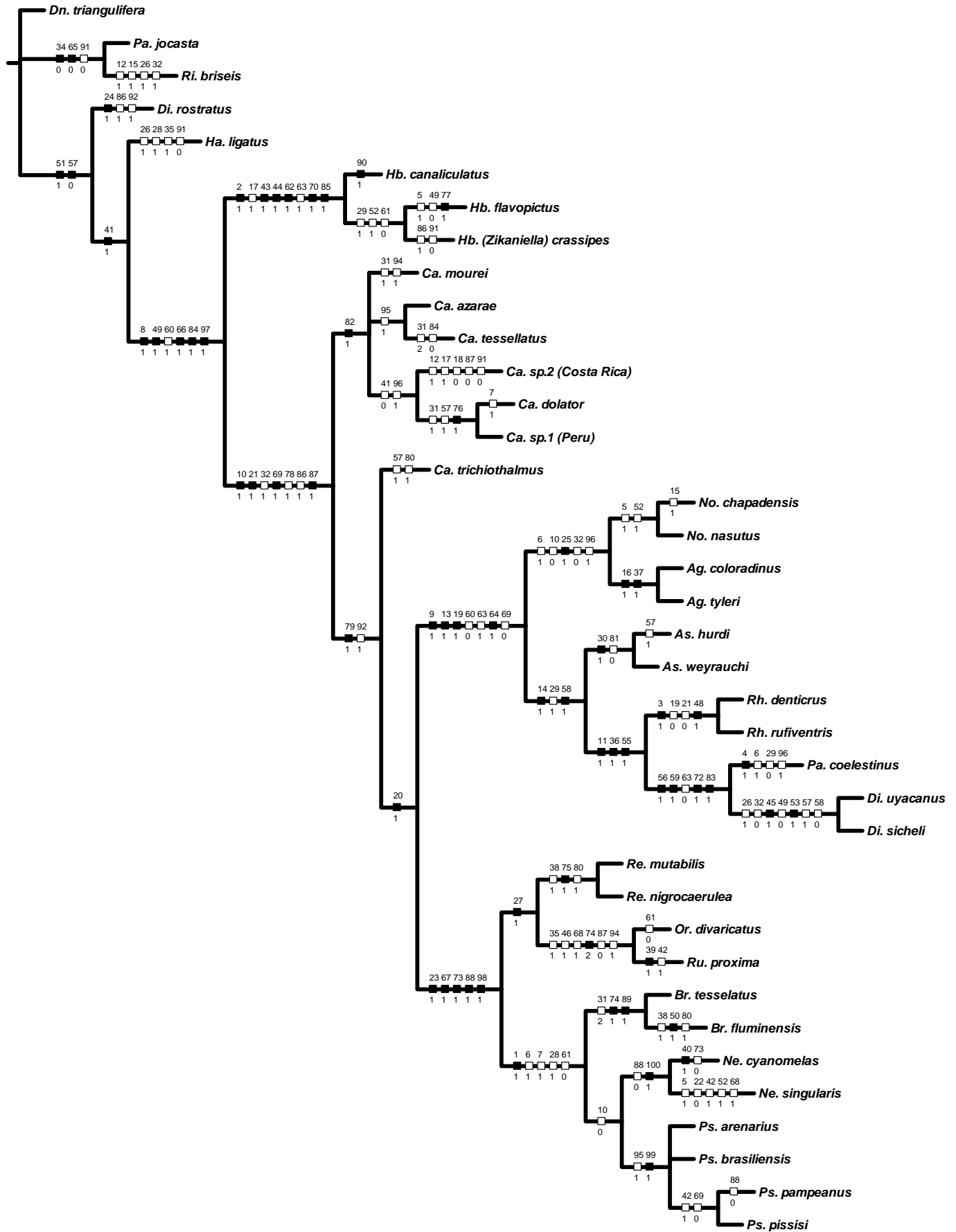


Figura 03. Uma das duas árvores igualmente parcimoniosas. Pesagem igual dos caracteres, otimização não ambígua (196 passos; Ci = 53; Ri = 82).

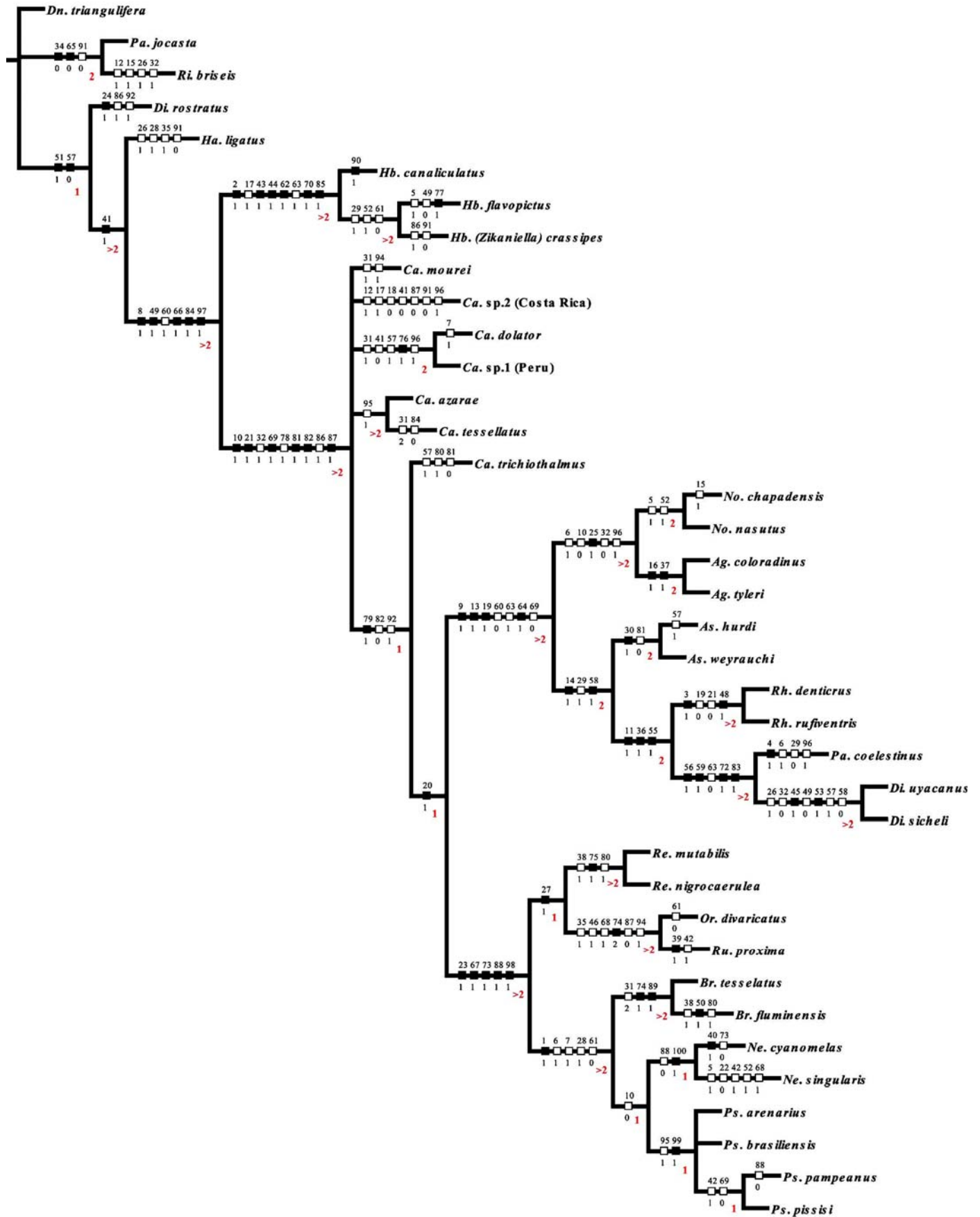


Figura 04. Consenso estrito das duas árvores obtidas com pesagem igual dos caracteres, otimização não ambígua. (199 passos; Ci = 52; Ri = 82; números em vermelho indicam o suporte de Bremer).

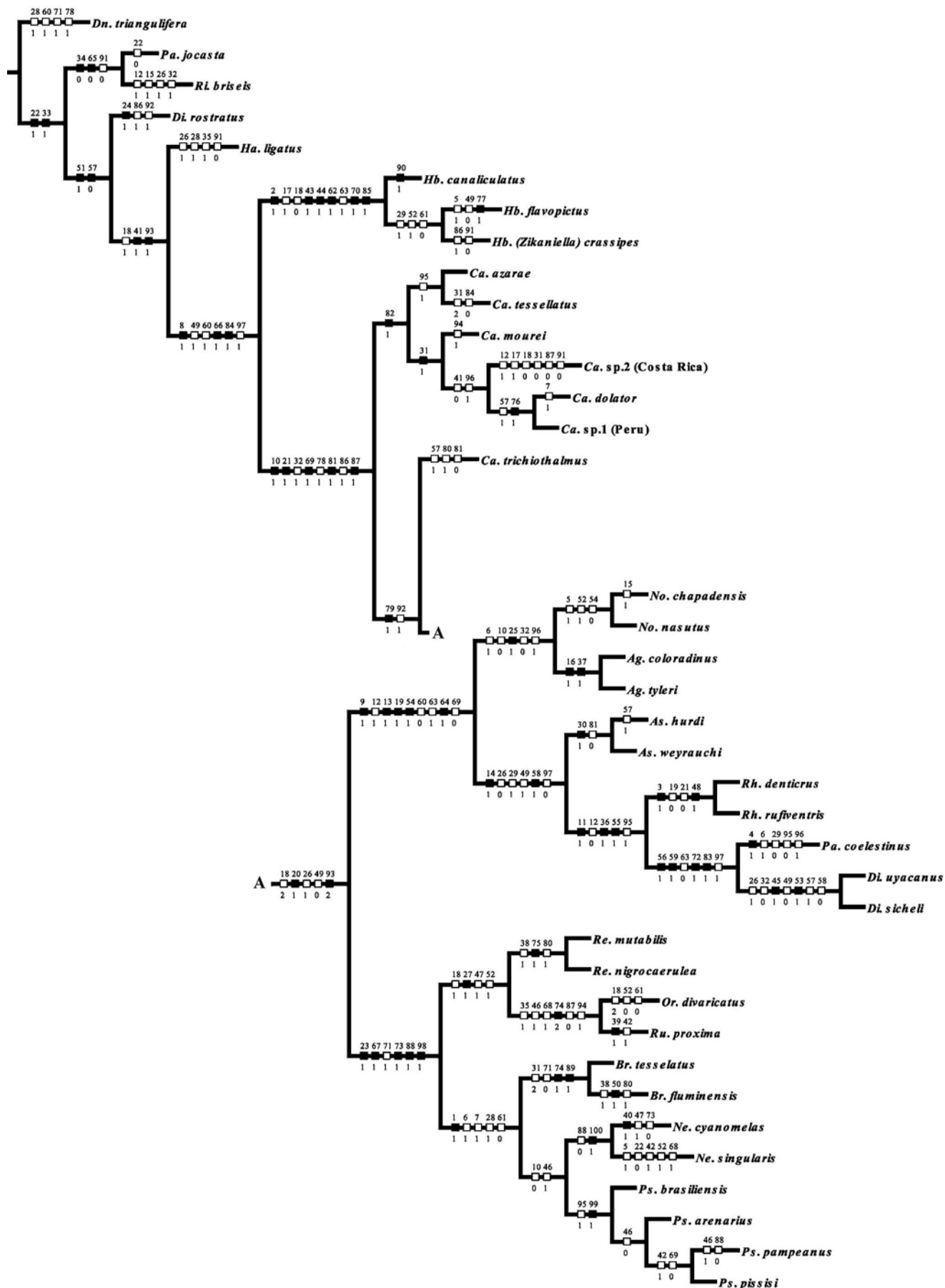


Figura 05. Cladograma obtido através da análise com pesagem implícita dos caracteres, otimização acelerada. (ajuste total = 733,5).

## DISCUSSÃO

### A. GRUPO EXTERNO

Nas análises filogenéticas de Alexander & Michener (1995) a tribo Halictini é parafilética em relação a Augochlorini. Pesenko (1999) reconhece a tribo como monofilética e indica como sinapomorfia o sétimo esterno com uma carena transversa formando um falso ápice. Porém, interpreta-se que esta carena represente a placa pigidial, cuja ausência é tratada, por outros autores, como sendo uma apomorfia para Augochlorini. As outras tribos de Halictinae possuem a placa pigidial, o que favorece o segundo cenário. A monofilia de Halictini foi também demonstrada com caracteres moleculares (Danforth *et al.* 2004), porém o suporte e a estabilidade do clado foi menor que aqueles obtidos para outros agrupamentos dentro da subfamília.

O objetivo geral deste trabalho não foi avaliar a monofilia de Halictini e poucos terminais representativos foram utilizados. Mesmo assim foram construídos caracteres que pudessem demonstrá-la. Em todos os cladogramas dois caracteres suportam a monofilia de Halictini: basitarso e primeiro tarsômero fusionados (51-1); e tarsômeros da perna posterior amarelos (57-0).

A fusão do basitarso com o segundo tarsômero parece ser um bom indicador da monofilia do grupo. Michener (2000) já havia chamado atenção para a fusão mesmo em grupos como *Dialictus* nos quais os artículos parecem ser não fusionados. A fusão pode ocorrer em quase toda a borda do basitarso e do segundo tarsômero, como no clado *Agapostemon*, ou somente em uma pequena porção da borda anterior dos artículos. Já a coloração da perna posterior pode ser muito variável e pode ser otimizada de outra maneira caso outros terminais de Augochlorini e de Halictini sejam incluídos em uma análise.

Dentro da tribo, Halictina mostrou-se parafilética em relação a Caenohalictina, com as manchas amarelas no labro e cípeo do macho (41-1) sustentando o clado *Halictus* + Caenohalictina. Porém essas maculações podem ocorrer em machos de espécies basais de *Lasioglossum* s.s. (McGinley 1986) contradizendo esta hipótese. Novamente, o pequeno número de terminais de Halictina utilizados pode ter interferido nestes resultados.

A posição de *Sphcodes* e gêneros cleptoparasitas relacionados dentro de Halictini não é muito clara, apesar da hipótese de grupo irmão de Halictina (Danforth *et al.* 2004). Análises cladísticas preliminares incluindo uma espécie do gênero indicaram uma relação de grupo irmão com o clado Augochlorini + Halictini. Cabe salientar que a fusão do basitarso com o segundo

tarsômero é encontrada em *Sphecodes* o que sugere a inclusão do grupo em Halictini. Michener (2000) suspeita que *Sphecodina* seja uma linhagem muito antiga devido à menor redução de E7 e E8 em relação a outros Halictini; outro indicador seria a riqueza e a alta gama de hospedeiros, incluindo espécies de outras subfamílias de abelhas. Por outro lado a menor redução dos esternos pode indicar uma relação mais próxima com Caenohalictina.

Apesar de não terem sido examinadas espécies de Thrinchostomina (grupo-irmão do restante dos Halictini segundo Danforth *et al.* 2004) é relevante indicar algumas características diagnósticas levantadas por Michener (2000): corpo não metálico; clípeo fortemente produzido para baixo; ângulo epistomal projetado sobre o clípeo; esporão interno da tíbia posterior serreado; porção dorsal do gonóstilo ampla e 'elaborada'; e porção ventral do gonóstilo ereta ou retorcida.

## **B. CAENOHALICTINA**

Estudos morfológicos precedentes não haviam encontrado uma característica apomórfica para Caenohalictina. Neste estudo seis sinapomorfias estão sustentando a monofilia do grupo interno, conforme a otimização não-ambígua:

1. área parocular com faixa enegrecida ao menos na porção basal (08-1);
2. escape do macho sem marcas amarelas (49-1);
3. placa basitibial presente (60-1);
4. carena da placa pigidial com lados quase paralelos (66-1);
5. oitavo esterno tão largo quanto alto (84-1);
6. gonóstilo em forma de concha (97-1).

A faixa enegrecida ao longo da área parocular já foi citada por Michener (2000) para delimitar o grupo *Agapostemon* no sentido estrito (clados *Agapostemon* e *Pseudagapostemon*). Neste estudo foi codificada a faixa presente nas espécies de *Habralictus* e de "*Caenohalictus*" mas que está restrita ao terço inferior. A faixa enegrecida presente em Caenohalictina difere das áreas enegrecidas presentes na parocular inferior de algumas espécies de Augochlorini. Nestas últimas, as áreas são pontuadas (mesmo que com diâmetro e abundância menores) e não possuem uma transição abrupta com o restante da superfície da face, que é pontuada e metálica.

Outra sinapomorfia relevante para o grupo é a placa pigidial do macho. Em Caenohalictina a placa tem formato de 'U', apresentando lados semiparalelos a paralelos. Em

Halictina a placa possui formato de meia-lua, e não delimitada lateralmente. Neste último caso parece se tratar de apenas uma carena que se modificou, em *Caenohalictina*, em uma placa diferenciada e elevada em relação à superfície do tergo.

O oitavo esterno reduzido é encontrado em todas as espécies examinadas exceto em *Caenohalictus tessellatus*. Essa redução foi encontrada também em espécies do cleptoparasita *Sphcodes*. Em *Lasioglossum* s.s. o oitavo esterno possui os apódemas curtos (McGinley 1986), porém seu formato é muito distinto do esterno de *Caenohalictina*. A semelhança dessas condições deve ser uma convergência entre os três grupos.

O lobo dorsal do gonóstilo é muito semelhante na maioria dos gêneros de *Caenohalictina*, nos quais suas laterais internas são expandidas. Ainda o lobo pode ser côncavo internamente, formando uma concha, e muitas vezes desenvolve-se em lóbulos. O lobo dorsal globoso aparece nos gêneros *Agapostemonoides* e *Rhinetula* configurando uma reversão, visto que se assemelha com a condição encontrada no grupo *Lasioglossum* e em *Halictus*.

As demais sinapomorfias de *Caenohalictina*, escapo sem marcas amarelas e presença de placa basitibial, possuem maior variação dentro do grupo.

### **C. *HABRALICTUS***

Na hipótese apresentada por Danforth *et al.* (2004) *Habralictus* aparece como grupo-irmão de *Caenohalictus*. A possível relação entre estes gêneros já foi levantada por Moure (1941) ao descrever *Habralictus*. Nessa linha, Engel (2000) chega a tratar os dois gêneros como uma subtribo denominada de *Caenohalictina* em contraposição aos demais gêneros inseridos em *Agapostemonina* (ambas inseridas em *Caenohalictini*). As evidências encontradas neste estudo não favorecem essa hipótese, *Habralictus* aparece como grupo irmão do restante dos gêneros que formam um grupo fortemente sustentado.

*Habralictus* reúne abelhas muito pequenas que se assemelham com espécies de *Lasioglossum*. São diferenciadas principalmente pelas abundantes marcas amarelas, que foram assinaladas como diagnósticas na descrição do gênero (Moure 1941). Outra característica notável do gênero é o metassoma peciolado, especialmente nos machos. Existem muitas espécies não descritas, especialmente do noroeste da América do Sul e da América Central.



O gênero em seu sentido lato é suportado por oito sinapomorfias:

1. labro sem elevação basal (02-1);
2. metapostnoto duas vezes o comprimento do metanoto (17-1)
3. porção mediana do clípeo do macho com sulco mediano (43-1);
4. suturas sub-antenas paralelas, caráter evidenciado principalmente no macho (44-1);
5. metassoma peciolado (62-1);
6. manchas amarelas nos tergos presentes (63-1);
7. grádulos nos esternos ausentes (70-1);
8. gonobase bem desenvolvida (85-1);

Além das duas espécies de *Habralictus* s.s. que foram utilizadas como terminais, outras foram também examinadas (**MATERIAL E MÉTODOS**), mas nenhum caráter que sustente o subgênero foi encontrado. As relações encontradas sugerem que o subgênero é parafilético em relação a *H. (Zikaniella)*, isto é, *Habralictus crassipes* não é grupo-irmão das demais espécies em nenhuma das análises. A distinção entre os subgêneros era baseada na diferenciação da cabeça e do metassoma do macho de *H. crassipes*. Porém a dissecação da terminalia e a associação com a fêmea revelam que se trata simplesmente de uma espécie derivada de algum grupo de *Habralictus* s.s., portanto a divisão de subgêneros (adotada por Michener 2000) não é recomendável. A prevalência do nome *Habralictus* sobre *Zikaniella* (que foi descrita antes de *Habralictus* no trabalho de Moure 1941) se deve à posição de Michener (2000) de primeiro revisor.

#### **D. "CAENOHALICTUS"**

"*Caenohalictus*" é o gênero mais especioso da subtribo e suas espécies possuem dois padrões de ornamentação muito distintos. Algumas espécies são pequenas e assemelham-se a espécies de *Dialictus* e *Habralictus*, e outras são robustas e possuem pontuação granular, parecendo superficialmente com as espécies de *Ruizanthedella* e *Ruizantheda proxima*.

Quando examinadas as cápsulas genitais das espécies é evidenciada uma ampla variação do formato das estruturas, especialmente dos lobos do gonóstilo. Um exemplo dessa variação está em uma espécie paranaense não descrita e não incluída na análise, que apresenta o lobo dorsal do gonóstilo globoso como nos gêneros *Agapostemonoides* e *Rhinetula*.

A monofilia do gênero não foi demonstrada e duas hipóteses distintas são apresentadas. Uma hipótese indica que "*Caenohalictus*" é formado por quatro linhagens, com uma espécie da Costa Rica basal dentro do grupo, *C. trichiothalmus* é o grupo irmão dos clados *Agapostemon* + *Pseudagapostemon*, e o restante das espécies estudadas forma dois grupos envolvidos em uma politomia (Fig. 02). Este cenário é favorecido pelas diferenças da espécie da Costa Rica. Esta espécie não possui estrias no gonocoxito, não possui o lobo ventral do gonóstilo, e exibe um padrão de ornamentação diferente das demais espécies do gênero.

Na outra hipótese as espécies examinadas de "*Caenohalictus*", exceto a espécie-tipo, formam um grupo monofilético (Fig. 03). Essa topologia foi a mesma encontrada na análise empregando a pesagem implícita dos caracteres. O caráter que sustenta a monofilia do grupo é o formato do oitavo esterno. Neste caso as características supramencionadas da espécie da Costa Rica seriam reduções. A posição de *Caenohalictus trichiothalmus* como grupo-irmão dos clados *Agapostemon* e *Pseudagapostemon* é favorecida por caracteres da genitália e dos esternos internalizados.

Devido à alta riqueza e a baixa amostragem de terminais representantes do gênero não foi possível estabelecer com clareza quais as linhagens que formam esse agrupamento artificial. Rojas & Toro (2000) estudando as espécies chilenas do gênero reconhecem quatro complexos de espécies. Porém esses complexos foram delimitados somente com base no comprimento da cabeça e não foram embasados em uma análise filogenética.

#### **E. RELAÇÕES ENTRE OS GRANDES CLADOS DE CAENOHALICTINA**

Como em parte discutido para *Habralictus*, as hipóteses de que *Caenohalictina sensu* Engel (2000) forme um grupo natural e de que *Habralictus* + "*Caenohalictus*" seja o grupo irmão do clado *Pseudagapostemon* (Danforth *et al.* 2004) não foram corroboradas. De acordo com os resultados aqui obtidos, as características que agrupariam esses dois gêneros são todas plesiomorfias. Além disso, foi encontrada uma relação de grupo irmão do clado *Pseudagapostemon* com o clado *Agapostemon*.

Portanto, a hipótese do presente estudo é que as espécies de "*Caenohalictus*" constituem linhagens irmãs dos clados *Agapostemon* e *Pseudagapostemon*. Um total de oito sinapomorfias foi encontrado sustentando esse agrupamento:

1. presença de pêlos nos olhos (10-1);
2. fossa propodeal com carenas divergentes apicalmente (21-1);
3. carena gradular presente (32-1);
4. borda apical do sétimo tergo com porções esclerotinizadas (69-1);
5. borda apical do oitavo esterno com recorte (81-1);
6. ápice do E8 bífido ou bilobado (82-1);
7. ponte gonobasal ventral ausente (86-1);
8. gonocoxito com estrias (87-1).

As sinapomorfias referentes à genitália, ausência da ponte gonobasal e gonocoxito estriado são bons indicadores da monofilia desse grupo. Já outras sinapomorfias como as carenas da fossa propodeal podem estar otimizadas nesse ramo devido à parafilia do gênero "*Caenohalictus*". Uma maior resolução das relações dentro de *Caenohalictus* deve indicar um menor número de sinapomorfias sustentando esse clado.

A otimização não ambígua revelou apenas um caráter sustentando os clados *Agapostemon* e *Pseudagapostemon*, área dorsal do propódeo bem delimitada (20-1). Essa sinapomorfia se refere à clara distinção da porção dorsal do propódeo com a sua porção lateral e com o metaposnoto. Da mesma maneira, o suporte de Bremer para esse ramo foi de apenas um passo. Já na otimização acelerada (árvore com pesagem implícita, Fig. 05) cinco sinapomorfias sustentam o grupo:

1. metaposnoto fortemente carenado (18-2);
2. área dorsal do propódeo bem delimitada (20-1);
3. área basal dos tergos com pilosidade tomentosa (26-1);
4. escapo do macho com manchas amarelas (49-0);
5. lobo retorcido do gonóstilo espatulado e com muitas cerdas longas (93-2).

O metaposnoto não é carenado em *Ruizantheda* e *Ruizanthedella*. A pilosidade tomentosa e o escapo com marcas amarelas possuem a mesma codificação dentro do grupo, presentes em todos os táxons exceto em *Agapostemonoides*, *Rhinetula* e *Paragapostemon*. Cabe lembrar que a coloração do escapo foi também utilizada para a estabelecer a monofilia de *Caenohalictina*. Por

fim o lobo retorcido espatulado e com muitas cerdas é uma condição muito peculiar e aparece como um bom indicador da monofilia do grupo.

#### **F. CLADO *AGAPOSTEMON***

A faixa enegrecida na margem interna dos olhos suporta o grupo além de outras oito características. Dentre elas cabe ressaltar as estrias longitudinais bem marcadas na gena, que também estão presentes em áreas do mesossoma; a carena propodeal formando arco completo ou presente na porção superior do propódeo; e a ausência da placa basitibial dos machos.

As relações entre os gêneros deste clado favorecem a hipótese de Janjic & Packer (2003) de que *Agapostemonoides* não seja o grupo-irmão de *Agapostemon*, em detrimento da hipótese de Michener (2000), que trata *Agapostemonoides* como subgênero de *Agapostemon*. Essa posição é suportada pela carena pós-ocelar presente nos dois táxons.

Neste estudo, *Agapostemonoides* figura como grupo irmão dos demais gêneros do clado com base em três sinapomorfias: ausência de carena no lobo pronotal (14-1); presença de manchas amarelas nos tergos (29-1); e borda anterior externa do basitarso da perna posterior do macho com sulco longitudinal (58-1). As manchas amarelas nos tergos estão presentes somente em *Rhinotula* e *Agapostemonoides*, mas as outras duas sinapomorfias estão presentes nos quatro gêneros e são boas indicadoras da monofilia deste grupo.

*Rhinotula* é um gênero muito diferenciado especialmente pela marcada redução no metapostnoto. O gênero possui manchas amarelas nos tergos e lobo dorsal do gonóstilo globoso como *Agapostemonoides*, porém outros caracteres suportam sua relação de grupo-irmão com *Paragapostemon* e *Dinagapostemon*. Este agrupamento é suportado por três caracteres: região pós-ocelar com depressões bem marcadas (11-1); tamanho corporal (36-1); e dois dentes no fêmur da perna posterior do macho (55-1).

A relação entre *Paragapostemon* e *Dinagapostemon* já foi reconstruída na filogenia apresentada por Roberts & Brooks (1987). Os dois gêneros apresentam marcadas modificações nas pernas posteriores dos machos e compartilham o formato peculiar do oitavo esterno. A semelhança entre os gêneros fez com que *Dinagapostemon* fosse reconhecido como um subgênero de *Paragapostemon* por Moure & Hurd (1982, 1987). Porém cabe ressaltar que apesar dessa semelhança os dois gêneros são muito diferenciados (com quatro e sete autapomorfias, Figura 04).

As cinco sinapomorfias encontradas na otimização não-ambígua para *Paragapostemon* + *Dinagapostemon* foram:

1. basitarso com projeção anterior (56-1);
2. basitarso curto (59-1);
3. tergos sem manchas amarelas (63-0);
4. margem basal do E3 com forte recorte (72-1);
5. E8 com formato hexagonal (83-1).

*Agapostemon* foi reconhecido como monofilético na filogenia das espécies do gênero realizada por Janjic & Packer (2003). Estes autores reconhecem dois subgêneros com base nos seus resultados, porém muitos dos caracteres utilizados (e empregados para a identificação dos subgêneros) não se aplicam a todas as espécies. A busca de caracteres que sustentem os subgêneros é muito difícil devido à alta riqueza e diversidade de formas dentro do gênero.

O resultado encontrado no presente estudo é concordante com Janjic & Packer (2003), visto que os caracteres aqui utilizados foram baseados diretamente nos seus resultados. Porém o exame dos caracteres, da codificação e da filogenia de *Agapostemon* revela que alguns grupos de espécies dentro do gênero são mais bem delimitados e mais significativos no entendimento da evolução do gênero que os subgêneros propriamente ditos.

#### **G. CLADO *PSEUDAGAPOSTEMON***

Moure (1964) ao descrever *Ruizantheda* s.l. já reconheceu a afinidade desse grupo com *Pseudagapostemon*, mencionando a estrutura do esporão da tíbia posterior da fêmea. Cure (1989) e Michener (2000) também chamaram atenção para as afinidades dos dois grupos. Na presente análise cladística, o clado *Pseudagapostemon* é suportado por cinco sinapomorfias:

1. três dentes espatulados no esporão interno da tíbia posterior da fêmea (23-1);
2. placa pigidial do macho com recorte mediano (67-1);
3. grádulos do segundo e terceiro esternos curtos (73-1);
4. porções dorsolaterais do gonocoxito com depressões (88-1);
5. gonóstilo expandido na sua face interna formando uma espátula (98-1).

A topologia dentro do clado foi diferente daquela encontrada por Danforth *et al.* (2004) e da hipótese levantada por Cure (1989) de que *Ruizantheda* s.l. seria parafilético em relação a *Pseudagapostemon*. Na filogenia molecular (Danforth *et al.* 2004) *Ruizanthedella* surge como grupo irmão de *Ruizantheda* s.s. mais *Pseudagapostemon* s.l. Nenhum caráter morfológico que fornecesse indício desse agrupamento foi aqui encontrado.

A relação encontrada foi *Ruizanthedella*, *Ruizantheda* e *Oragapostemon* formando um clado. Somente um caráter, tomento restrito às laterais dos tergos (29-1), suporta esse agrupamento. Isto favorece em parte a posição de Michener (2000), que trata *Ruizantheda* em um sentido amplo incluindo as espécies de *Ruizanthedella* e *Oragapostemon*. Já a relação de grupo irmão de *Oragapostemon* e *Ruizantheda* é mais robusta, suportada por seis sinapomorfias.

*Oragapostemon divaricatus* assemelha-se com *Pseudagapostemon* s.l. especialmente devido à ornamentação corporal, formada por pontuação profunda e abundantes carenas. Essa condição não é encontrada em *Ruizantheda proxima*. Outras características de ornamentação e até mesmo de estrutura, como o ângulo epistomal projetado no macho de *Ruizantheda*, diferenciam os dois táxons. Baseado nessa diferenças, por *Ruizanthedella* guardar muitas características como reticulação e carena no propódeo semelhantes a *Caenohalictus*, e pelo baixo suporte do ramo que agrupa os três táxons, parece adequado tratá-los como gêneros separados. As marcadas diferenças são equivalentes àquelas utilizadas para distinguir outros gêneros do grupo, por exemplo, *Dinagapostemon* e *Paragapostemon* (Roberts & Brooks 1987).

Quanto ao gênero *Pseudagapostemon*, não existiam dúvidas sobre a sua monofilia. Na diagnose do gênero, Cure (1989) chamou atenção para a faixa delgada de tomento na porção basal do segundo tergo. Porém Michener (2000) menciona a ausência de tomento basal nos comentários de *Pseudagapostemon*. Aqui, foi evidenciada a presença da faixa de tomento no segundo tergo e testou-se a possibilidade desta faixa ser homóloga às áreas de tomento dos gêneros relacionados a *Ruizantheda*. O formato do labro e as suturas do ângulo epistomal mal definidas não foram anteriormente atribuídos como diagnósticas do gênero. As sinapomorfias do gênero são as seguintes:

1. labro quadrangular ou pentagonal (01-1);
2. ângulo epistomal formando lobo projetado sobre o cípeo (06-1);
3. suturas laterais da região do ângulo epistomal mal definidas (07-1);
4. tomento na área basal dos tergos formando uma banda contínua (28-1);

5. placa basitibial desenvolvida na sua borda interna (61-0).

Os três subgêneros figuram como monofiléticos nas análises, contrariando a opinião de Michener (2000) de que *Neagapostemon* pudesse ser 'uma amostragem artificial de espécies peculiares' de *Pseudagapostemon* s.s. Porém, as espécies desse subgênero são realmente muito diferenciadas entre si em comparação com as espécies de *Pseudagapostemon* s.s. Os caracteres que sustentam *Neagapostemon* são: a ausência da depressão basal do gonocoxito (88-0) e o gonóstilo e gonocoxito com contorno lateral contínuo (100-1).

As relações entre seus subgêneros estão em desacordo com a proposição de Cure (1989) de que *Pseudagapostemon* s.s. e *Brasilagapostemon* seriam grupo-irmãos. Essa proposição baseia-se principalmente na diferenciação da genitália de *Neagapostemon*. A única característica que sustenta *Pseudagapostemon* s.s. como grupo irmão de *Neagapostemon* foi a ausência de pilosidade nos olhos (10-0). Poucas sinapomorfias foram encontradas para *Pseudagapostemon* e seus subgêneros, o que aponta para a manutenção do status dos táxons e para a necessidade de análises mais representativas.

## H. CONSIDERAÇÕES BIOGEOGRÁFICAS

Caenohalictina possui distribuição primariamente Neotropical (Figura 32) com 12 espécies derivadas de *Agapostemon* s.l. (apenas uma de *Notagapostemon*) presentes em parte da região Neártica e com cinco espécies do clado *Pseudagapostemon* presentes na região Andina (regiões e subregiões de acordo com Morrone 2001). Com exceção de um registro de *Pseudagapostemon ochromerus* para o Pará, as demais espécies da subtribo não ocorrem em extensas áreas da sub-região Amazônica, o que impossibilita comparações com trabalhos biogeográficos focalizados na região Neotropical (p ex. Camargo & Pedro 2003).

Segundo a interpretação de Danforth *et al.* (2004), a presença da subtribo na região é resultante de um evento de dispersão a partir da África, já que os autores postulam um ancestral Africano para Halictini. Segundo a datação apresentada nesse trabalho a origem da subtribo ocorreu durante o Eoceno, de 55 a 35 milhões de anos. O grupo irmão de Caenohalictina (Danforth *et al.* 2004) é composto por Sphecodina e Halictina, duas linhagens irmãs com ampla distribuição geográfica.

Dentro do grupo a ampla distribuição de *Habralictus* e a falta de resolução de *Caenohalictus* dificultam o entendimento dos eventos de diferenciação geográfica dos principais clados. Já os clados *Agapostemon* e *Pseudagapostemon* apresentam diversificação associada a duas regiões distintas e hoje muito distantes geograficamente, a América Central para o clado *Agapostemon* e o sul da América do Sul para o clado *Pseudagapostemon*.

O clado *Pseudagapostemon* está distribuído no sul da América do Sul, nas regiões Andina e Neotropical (Figs. 33-36). Apenas o subgênero *Pseudagapostemon* ocorre no centro da América do Sul na sua porção leste. Uma das linhagens do clado é composta por dois gêneros exclusivamente Andinos *Ruizantheda* e *Ruizanthedella* e por *Oragapostemon* que está presente na sub-região Paranaense. É intrigante essa relação visto a distância entre as duas áreas e a falta de registros nas áreas intermediárias.

Os subgêneros de *Pseudagapostemon* exibem uma distribuição também peculiar. *Brasilagapostemon* está na mesma sub-região de *Oragapostemon* e *Neagapostemon* está restrito à porção central e norte da Argentina com uma espécie no sul do Brasil (Figs. 33-36). Já *Pseudagapostemon* s.s. possui uma ampla distribuição em relação ao demais grupos que compreende em grande parte a distribuição do restante dos táxons do clado, estando presente desde o Chile (*Pseudagapostemon pissisi*) até a Amazônia (Fig. 36). A ocupação das duas regiões, nas duas linhagens do clado, não deve estar atrelada ao evento de separação das regiões Andina e Neotropical que ocorreu antes da diversificação do grupo.

A maior riqueza do clado *Agapostemon* está concentrada na América Central. Os eventos que causaram a diversificação do grupo devem também estar associados com essa região, e segundo a datação apresentada por Danforth *et al.* (2004) está relacionada com o Oligoceno. A hipótese levantada por Janjic & Packer (2003) para a distribuição do gênero *Agapostemon* (Figuras 37 e 38) admite uma origem do grupo na América Central continental com subseqüentes colonizações nas Américas do Sul e do Norte e no Caribe.

Os representantes da outra linhagem do clado *Agapostemon* também possuem uma íntima relação com a América Central. *Agapostemonoides* e *Rhinetula* possuem o mesmo padrão de distribuição geográfica (Figura 39), cada um com uma espécie presente na porção sul da América Central e outra no Peru e na Bolívia. Esse padrão pode estar relacionado com o soerguimento dos Andes no Equador como discutido por Gonçalves & Melo (2006). Por fim, os outros dois gêneros estão presentes no sul do México, no caso de *Paragapostemon* e em grande parte da América



Central no caso de *Dinagapostemon*. Este último possui filogenia para as espécies (Roberts & Brooks 1987), e as basais, *D. orestes* e *D. mentor*, estão presentes na Costa Rica e Panamá (Fig. 40).

Estudos biogeográficos com outros grupos de abelhas e com outros organismos podem auxiliar o entendimento do padrão apresentado pelos clados *Agapostemon* e *Pseudagapostemon*. Também avanços na sistemática de *Habralictus* de *Caenohalictus* e do grupo externo, através de uma filogenia para os gêneros de Halictina, são necessários para um estudo biogeográfico mais completo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alexander, B. A. & C. D. Michener. 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **The University of Kansas Science Bulletin** **55**: 377-424.
- Barth, F. G. 1991. **Insects and flowers: the biology of a partnership**. Princeton University Press. 408p.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics** **10**: 295-304.
- Brower, A. V. Z. & V. Schawaroch. 1996. Three steps of homology assessment. **Cladistics** **12**: 265-272.
- Camargo, J. M. F. & S. R. M. Pedro. 2003. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) – bionomia e biogeografia. **Revista Brasileira de Entomologia** **47**: 311–372.
- Camargo, J. M. F., W. E. Kerr & C. R. Lopes. 1967. Morfologia externa de *Melipona* (*Melipona*) *marginata* Lepeletier (Hymenoptera, Apoidea). **Papéis Avulsos de Zoologia** **20**: 229-258.
- Camim, J. H. & R. R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. **Evolution** **19**: 311-326.
- Cure, J. R. 1989. Revisão de *Pseudagapostemon* Schrottky e descrição de *Oragapostemon*, gen. n. (Hymenoptera, Halictidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **33**: 229-335.
- Danforth, B. N. 1999. Phylogeny of the bee genus *Lasioglossum* (Hymenoptera: Halictidae) based on mitochondrial COI sequence data. **Systematic Entomology** **24**: 377-393.
- Danforth, B. N. 2002. The evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. **Proceedings of the National Academy Science** **99**: 286-290.

- Danforth, B. N. & G. C. Eickwort. 1997. The evolution of social behavior in the Augochlorini sweat bees (Hymenoptera: Halictidae) based on a phylogenetic analysis of the genera. In: J. C. Choe & B. J. Crespi (eds). **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge University Press. 270-292p.
- Danforth, B. N.; H. Sauquet & L. Packer. 1999. Phylogeny of the bee genus *Halictus* (Hymenoptera: Halictidae) based on parsimony and likelihood analyses of nuclear EF-1a sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **13**: 605-618.
- Danforth, B. N., S. G. Brady, S. D. Sipes & A. Pearson. 2004. Single-copy nuclear genes recover cretaceous-age divergences in bees. **Systematic Biology** **53**: 309-326.
- Danforth, B. N., J. Fang & S. Sipes. 2006a. Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **39**: 358-372.
- Danforth, B. N., S. Sipes, J. Fang & S. G. Brady. 2006b. The history of early bee diversification on five genes plus morphology. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **103**: 15118-15123.
- de Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics** **7**: 367-394.
- Eickwort, G. C. 1969a. A comparative morphological study and generic revision of the augochlorine bees (Hymenoptera: Halictidae). **The University of Kansas Science Bulletin** **48**: 325-524.
- Eickwort, G. C. 1969b. Tribal positions of western hemisphere green sweat bees, with comments on their nest architecture (Hymenoptera: Halictidae). **Annals of the Entomological Society of America** **62**: 652-660.

- Engel, M. S. 2000. Classification of the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History 250**: 1-90.
- Felsenstein, J. 2004. **Inferring phylogenies**. Sinauer Associates. 580p.
- Ferrarezzi, H. & A. C. Marques. 1994. Análise cladística numérica e recursos computacionais. *In*: Amorim, D. S. **Elementos básicos de sistemática filogenética**. São Paulo, Sociedade Brasileira de Entomologia. 163-186 p.
- Fitch, W. N. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. **Systematic Zoology 20**: 406-416.
- Forey P. L. & I. J. Kitching. 2000. Experiments in coding multistate characters. *In*: R. Scotland & T. Pennington (eds). **Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis**. Systematics Association Special Volume Series 58. 54–80 p.
- Friese, H. (1922) Eine neue Bienengattung aus Südamerika: *Rhinetula* (Apidae). **Zoologischer Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. Jena 45**: 581–586.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics 9**: 83-91.
- Goloboff, P. A. 1997. **PEE-WEE ver. 3.0**. Published by the author, Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P. 1999. **NONA (NO NAME) ver. 2.0**. Published by the author, Tucumán, Argentina.
- Gonçalves, R. B. & G. A. R. Melo. 2006. Notes on the Neotropical bee genera *Agapostemonoides* Roberts & Brooks and *Rhinetula* Friese, with description of a new species of *Agapostemonoides* (Hymenoptera, Apidae, Halictinae). **Zootaxa 1136**: 39-48.

- Hawkins, J. A., C. E. Hughes & R. W. Scotland. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics** **13**: 275-283.
- Janjic, J. & L. Packer. 2003. Phylogeny of the bee genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). **Systematic Entomology** **28**: 101-123.
- McGinley, R. J. 1986. Studies of Halictinae (Apoidea: Halictinae), I: Revision of New World *Lasioglossum* Curtis. **Smithsonian Contributions to Zoology** **429**: 1-294.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the Crabronid wasps. **Scientific Papers of the Natural History Museum, The University of Kansas** **14**: 1-55.
- Melo, G. A. R. & R. B. Gonçalves. 2005. Higher-level bee classifications. **Revista Brasileira de Zoologia** **22**: 153-159.
- Michener, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** **82**: 151-326.
- Michener, C. D. 1954. Bees of Panama. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **104**: 1-175.
- Michener, C. D. 1979. New and little-known halictine bees from Colombia (Hymenoptera: Halictidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **52**: 180-208.
- Michener, C. D. 2000. **The Bees of the World**. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 913p.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. **Manuales & Tesis SEA** **3**: 148p.

- Moure, J. S. 1941. Apoidea Neotropica - III. **Arquivos do Museu Paranaense 1**: 41-99.
- Moure, J. S. 1943. Notas sobre abelhas da coleção Zikán (Hym. Apoidea). **Revista de Entomologia 14**: 447-483.
- Moure, J.S. 1964. Two new genera of halictine bees from the Araucanian subregion of South America. **Journal of the Kansas Entomological Society 37**: 265-275.
- Moure, J. S. & P. D. Hurd. 1982. On two new groups of Neotropical halictine bees. **Dusenya 13**: 46.
- Moure, J. S. & P. D. Hurd. 1987. **An Annotated Catalog of the Halictid Bees of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Halictidae)**. Smithsonian Press, Washington, DC. 405p.
- Nixon, K. C. 2002. **Winclada ver. 1.00.08**. Programa de computador distribuído pelo autor, Ithaca, NY, EUA.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In: K. A. Joysey & A. E. Friday (eds). **Problems of Phylogenetic Reconstruction**. The Systematics Association Special Volume 21. pp. 21-74.
- Pesenko, Y. A. 1999. Phylogeny and classification of the family Halictidae revised (Hymenoptera: Apoidea). **Journal of the Kansas Entomological Society 72**: 104-123.
- Prendini, L. 2001. Species or supraspecific taxa as terminas in cladistic analysis? Groundplans versus exemplars revisited. **Systematic Biology 50**: 209-300.
- Roberts, R. B. 1972. Revision of the bee genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). **The University of Kansas Science Bulletin 49**: 437-590.

- Roberts, R. B. & Brooks, R. W. 1987. Agapostemonine bees of Mesoamerica (Hymenoptera: Halictidae). **The University of Kansas Science Bulletin** **53**: 357–392.
- Roig-Alsina, A. & C. D. Michener. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin** **55**: 123-173.
- Rojas A., F. 2001. Nueva especie de *Ruizantheda* Moure (Apoidea: Halictidae: Halictini) de Chile. **Revista Chilena de Entomología** **28**: 33-38.
- Rojas A., F. & H. Toro. 2000. Revisión de las especies de *Caenohalicus* (Halictidae - Apoidea) presentes en Chile. **Boletín del Museu Nacional de Historia Natural** **49**: 163-214.
- Schrottky, C. 1913. La distribución geográfica de los himenópteros argentinos. **Anales de la Sociedad Científica Argentina** **75**: 180-286.
- Silveira, F. A. 1995. Phylogenetic relationships and classification of Exomalopsis with a new tribe Teratognathini (Hymenoptera, Apoidea). **The University of Kansas Science Bulletin** **55**: 425-454.
- Silveira, F. A., G. A. R. Melo & E. A. B. Almeida. 2002. **Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação**. Belo Horizonte, F. A. Silveira. 253p.
- Smith, E. L. 1970. Evolutionary morphology of the external insect genitalia. 2. Hymenoptera. **Annals of the Entomological Society of America** **63**: 1-27.
- Urban, D. 1967. As espécies do gênero *Thygater* Holmberg, 1884 (Hymenoptera, Apoidea). **Boletim da Universidade Federal do Paraná, Zoologia, II** **12**: 177-309.
- Vachal, J. 1903. Étude sur les *Halictus* d'Amérique (Hym.). **Miscellanea Entomologica** **11**: 89-104, 121-136.

Vachal, J. 1904. Étude sur les *Halictus* d'Amérique (Hym.). **Miscellanea Entomologica** **12**: 9-24, 113-128, 137-144.

Vachal, J. 1911. Étude sur les *Halictus* d'Amérique (Hym.). **Miscellanea Entomologica** **19**: 9-24, 41-56, 107-112.

Wilkinson, M. 1995. A comparasion of two methods of character construction. **Cladistics** **11**: 297-308.



## Apêndice I.

### FIGURAS 06-40

Figuras 06-11. (06) Área parocular de *A. (Agapostemon) semimelleus*, fêmea. (07) Face de *Habralictus flavopictus*, macho. (08) Labro de *P. (Neagapostemon) cyanomelas*, fêmea. (09) Labro de *Rhinetula rufiventris*, fêmea. (10) Metassoma de *Oragapostemon divaricatus*, fêmea. (11) Metassoma de *P. (Brasilagapostemon) tessellatus*, fêmea. Figuras 06 e 07, 08 e 09, 10 e 11 na mesma escala; escalas das figuras 06, 07, 10 e 11 = 0,5 mm; figuras 08 e 09 = 1 mm..... 65

Figuras 12-17. Genitálias dos machos. (12) *H. (Zikaniella) crassipes*, vista ventral. (13) mesmo, vista dorsal. (14) *Ruizanthedella nigrocaerulea*, vista ventral. (15) mesmo, gonapófise em vista ventral. (16) *P. (Brasilagapostemon) fluminensis*, vista ventral. (17) mesmo, vista dorsal. Escala = 0,5 mm. Figuras 12 a 15 na mesma escala, figuras 16 e 17 na mesma escala.....66

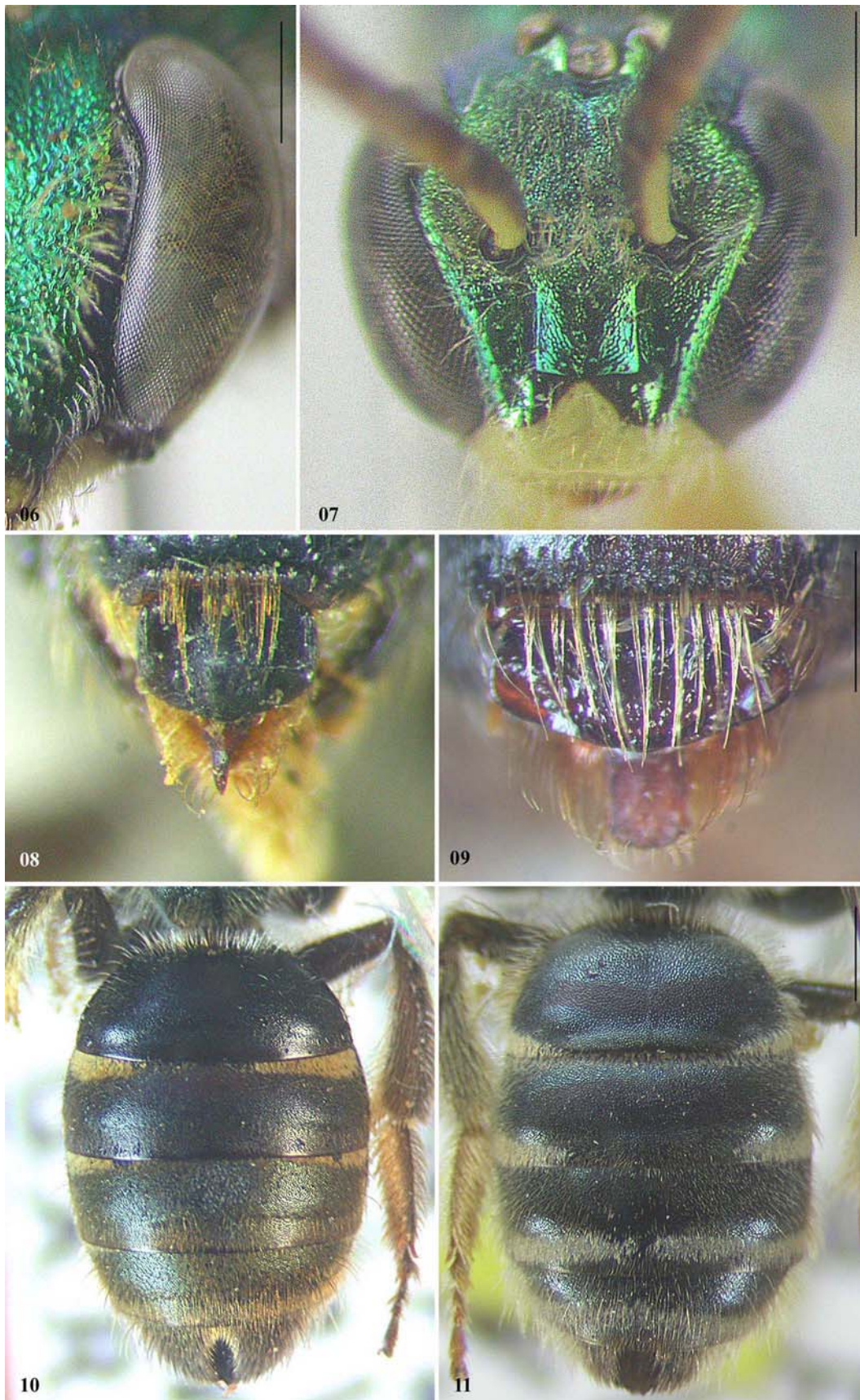
Figuras 18-23. Esternos 7 e 8. (18) *Rhinocorynura briseis*. (19) *Dialictus rostratus*. (20) *H. (Zikaniella) crassipes*. (21) *Caenohalictus mourei*. (22) *Caenohalictus trichiothalmus*. (23) *P. (Pseudagapostemon) pampeanus*. Escalas = 0,5 mm. Figuras 18 a 22 na mesma escala..... 67

Figuras 24-27. Genitália vista ventral. (24) *Dialictus rostratus*. (25) *Habralictus canaliculatus*. (26) *Caenohalictus mourei*. (27) *P. (Pseudagapostemon) pampeanus*. Escalas = 0,5 mm. Figuras 24 a 26 na mesma escala..... 68

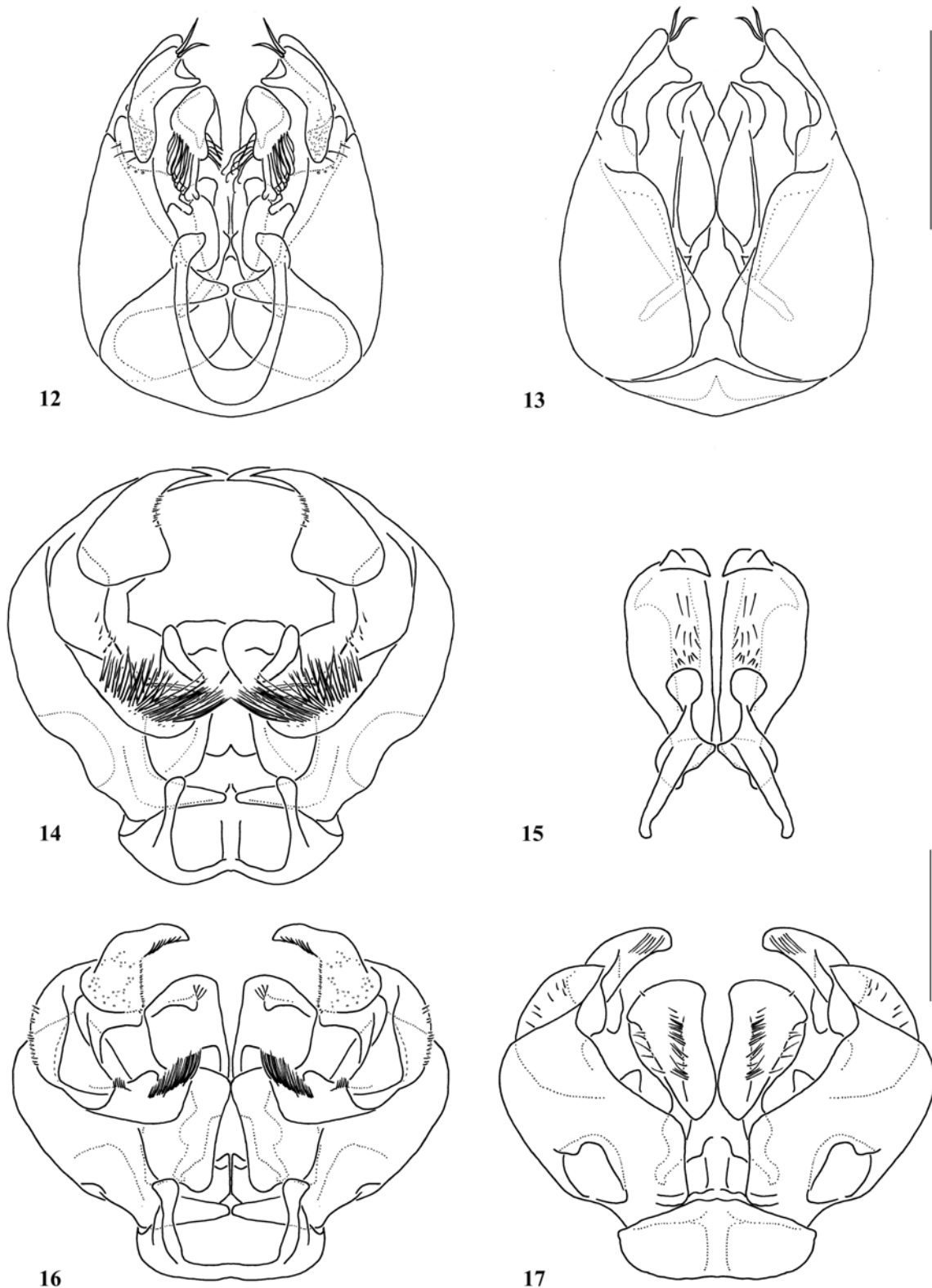
Figuras 28-31. Genitália vista lateral. (28) *Dialictus rostratus*. (29) *Habralictus canaliculatus*. (30) *Caenohalictus mourei*. (31) *P. (Pseudagapostemon) pampeanus*. Escalas = 0,5 mm. Figuras 28 a 30 na mesma escala.....69

Figuras 32-36. Mapas de registros de coleta I. (32) Caenohalictina. Registros de *Agapostemon* s.l. para os Estados Unidos não compilados. (33) *Oragapostemon*, *Ruizantheda* e *Ruizanthedella*. (34) *P. (Brasilagapostemon)*. (35) *P. (Neagapostemon)*. (36) *P. (Pseudagapostemon)*. ..... 70

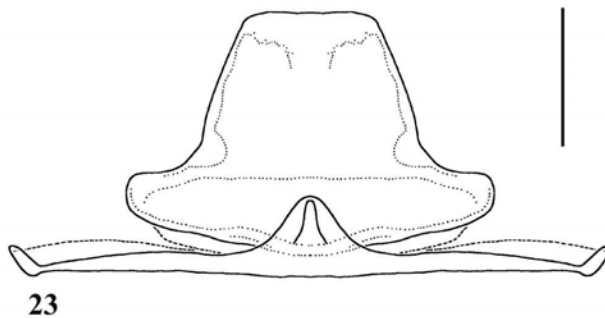
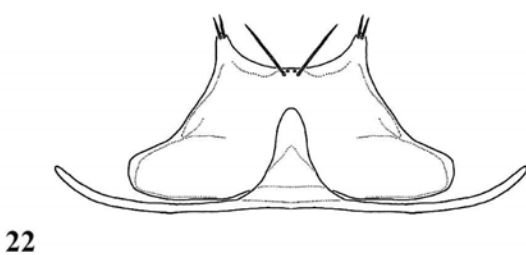
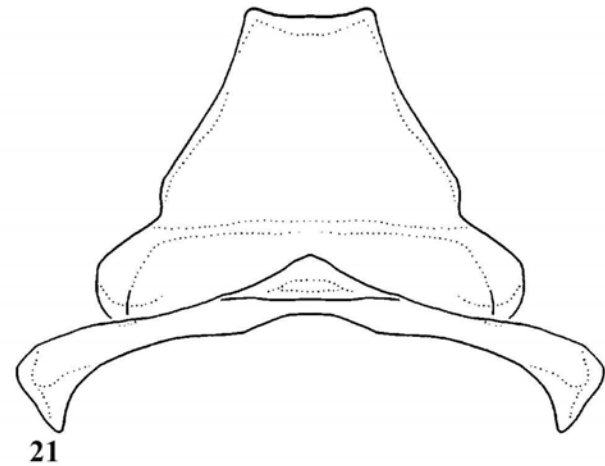
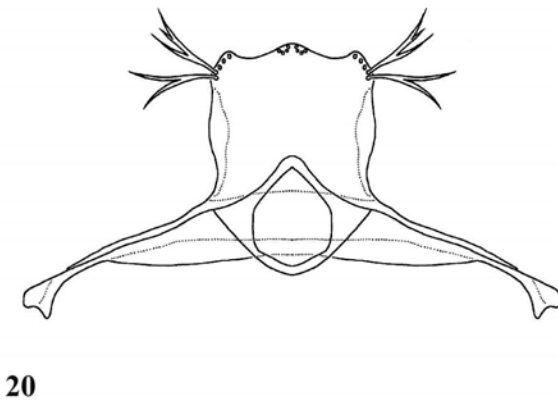
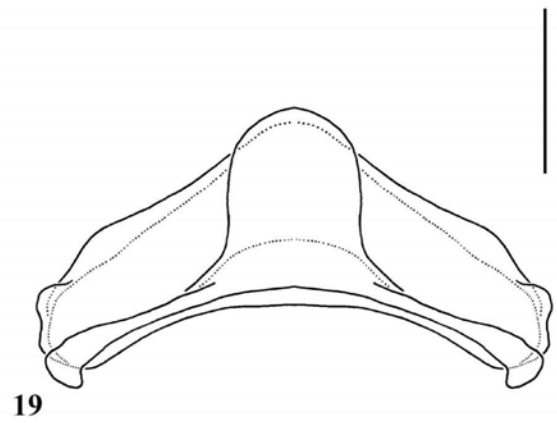
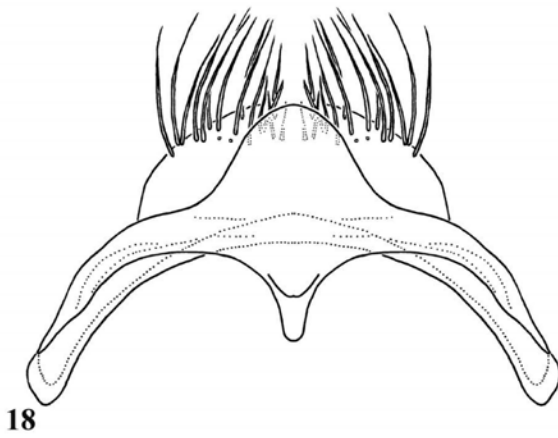
Figuras 37-40. Mapas de registros de coleta II. (37) *A. (Agapostemon)*. Registros dos Estados Unidos não compilados. (38) *A. (Notagapostemon)*. (39) *Agapostemonoides* e *Rhinetula*. (40) *Dinagapostemon* e *Paragapostemon*. Seta indicando os registros das duas espécies basais de *Dinagapostemon*, *D. orestes* (registro da Costa Rica) e *D. mentor* (registro do Panamá) ..... 71



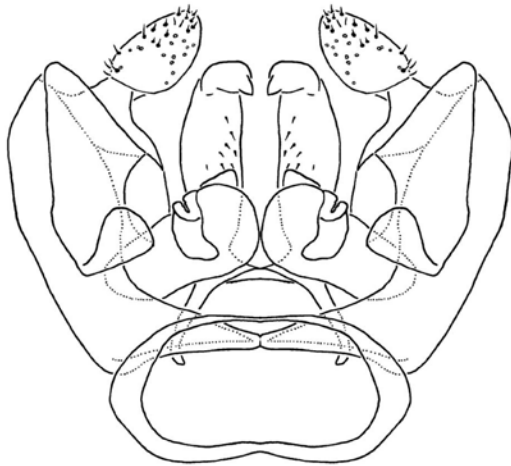
Figuras 06-11. (06) área parocular de *A. (Agapostemon) semimelleus*, fêmea. (07) Face de *Habralictus flavopictus*, macho. (08) Labro de *P. (Neagapostemon) cyanomelas*, fêmea. (09) Labro de *Rhinotula rufiventris*, fêmea. (10) Metassoma de *Oragapostemon divaricatus*, fêmea. (11) Metassoma de *P. (Brasilagapostemon) tessellatus*, fêmea. Figuras 06 e 07, 08 e 09, 10 e 11 na mesma escala; escalas das figuras 06, 07, 10 e 11 = 0,5 mm; figuras 08 e 09 = 1 mm.



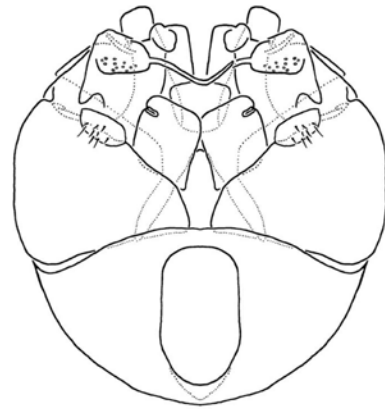
Figuras 12-17. Genitálias dos machos. (12) *H. (Zikaniella) crassipes*, vista ventral. (13) mesmo, vista dorsal. (14) *Ruizanthedella nigrocaerulea*, vista ventral. (15) mesmo, gonapófise em vista ventral. (16) *P. (Brasilagapostemon) fluminensis*, vista ventral. (17) mesmo, vista dorsal. Escala = 0,5 mm. Figuras 12 a 15 na mesma escala, figuras 16 e 17 na mesma escala.



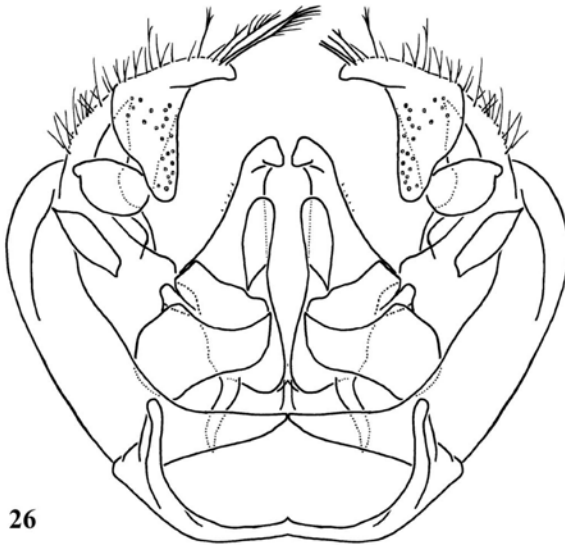
Figuras 18-23. Esternos 7 e 8. (18) *Rhinocorynura briseis*. (19) *Dialictus rostratus*. (20) *H. (Zikaniella) crassipes*. (21) *Caenohalictus mourei*. (22) *Caenohalictus trichiothalmus*. (23) *P. (Pseudagapostemon) pampeanus*. Escalas = 0,5mm. Figuras 18 a 22 na mesma escala.



24



25

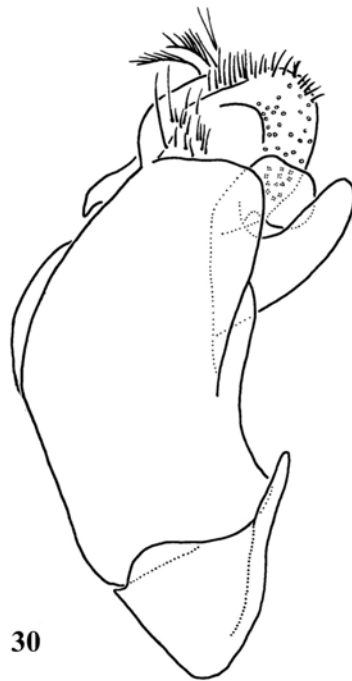
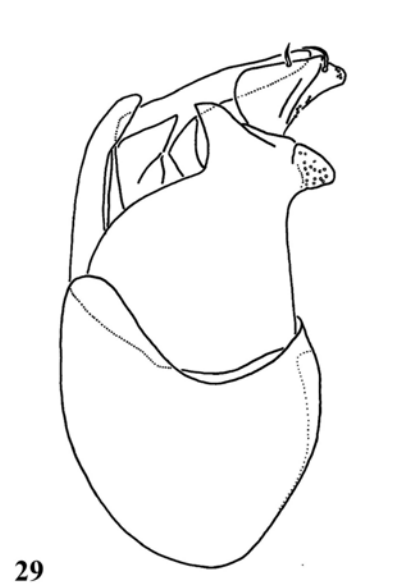


26



27

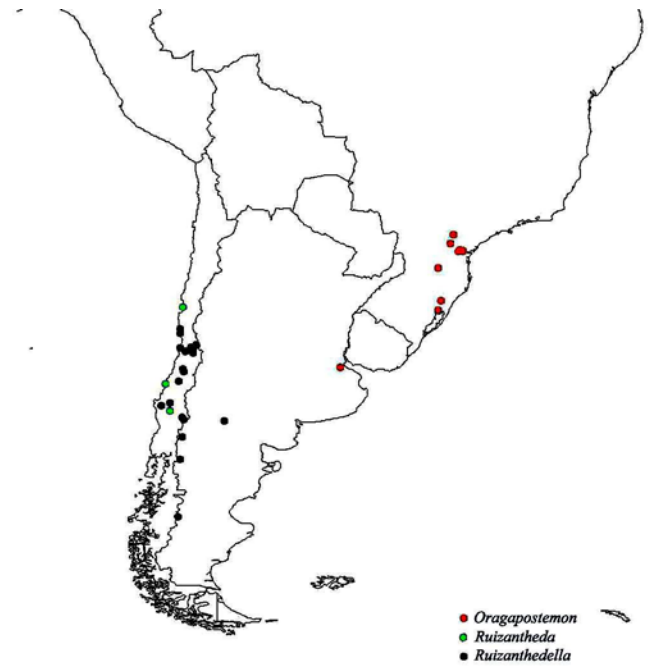
Figuras 24-27. Genitália vista ventral. (24) *Dialictus rostratus*. (25) *Habralictus canaliculatus*. (26) *Caenohalictus mourei*. (27) *P. (Pseudagapostemon) pampeanus*. Escalas = 0,5 mm. Figuras 24 a 26 na mesma escala.



Figuras 28-31. Genitália vista lateral. (28) *Dialictus rostratus*. (29) *Habralictus canaliculatus*. (30) *Caenohalictus mourei*. (31) *P. (Pseudagapostemon) pampeanus*. Escalas = 0,5mm. Figuras 28 a 30 na mesma escala.



32



33



34

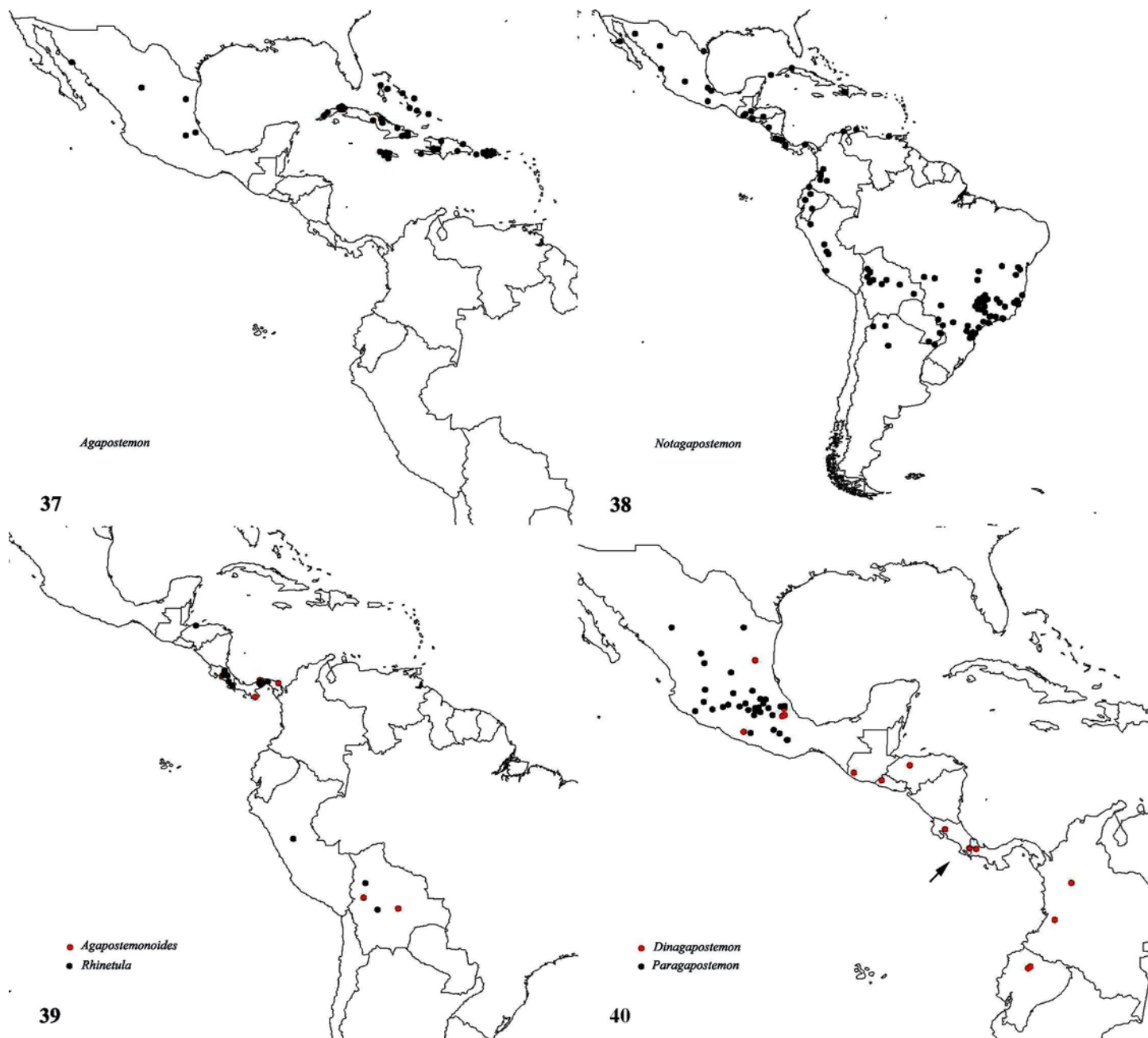


35



36

Figuras 32-36. Mapas de registros de coleta I. (32) *Caenohalictina*. Registros de *Agapostemon* s.l. para os Estados Unidos não compilados. (33) *Oragapostemon*, *Ruizantheda* e *Ruizanthedella*. (34) *P. (Brasilagapostemon)*. (35) *P. (Neagapostemon)*. (36) *P. (Pseudagapostemon)*.



Figuras 37-38. Mapas de registros de coleta II. (37) A. (*Agapostemon*). Registros dos Estados Unidos não compilados. (38) A. (*Notagapostemon*). (39) *Agapostemonoides* e *Rhinetula*. (40) *Dinagapostemon* e *Paragapostemon*. Seta indicando os registros das duas espécies basais de *Dinagapostemon*, *D. orestes* (registro da Costa Rica) e *D. mentor* (registro do Panamá).



## Apêndice II.

### CHAVES DE IDENTIFICAÇÃO DOS GÊNEROS E SUBGÊNEROS DE CAENOHALICTINA.

A seguir são apresentadas chaves de identificação para as fêmeas e machos de *Caenohalictina*. Duas chaves precedentes podem ser utilizadas, mas ambas possuem limitações. A chave de Michener (2000) foi confeccionada para identificar todos os gêneros de Halictini e os grupos de *Caenohalictina* estão dispersos na chave. Já a chave de Roberts & Brooks (1987) foi construída para os gêneros presentes na América Central, faltando os táxons do clado *Pseudagapostemon*. As chaves aqui apresentadas não se fundamentam diretamente nas chaves citadas, as características aqui empregadas baseiam-se primariamente nos caracteres empregados na análise cladística.

Infelizmente "*Caenohalictus*" ainda é tratado como uma unidade apesar da hipótese de parafilia. Isto se deve pela ausência de uma análise mais aprofundada e da descrição dos possíveis novos táxons. Dois outros trabalhos foram consultados para a elaboração da chave, Janjic & Packer (2003) que fornecem uma chave para os subgêneros de *Agapostemon* s.l. e Cure (1989) que apresenta chave para os subgêneros de *Pseudagapostemon* s.l. A terminologia adotada nas chaves está de acordo com a discutida no item MATERIAL E MÉTODOS.

#### A. CHAVE PARA AS FÊMEAS

1. Área parocular com longa faixa enegrecida e não pontuada estendendo-se da base do olho até acima do recorte ocular; gena com estrias longitudinais bem marcadas; carena lateral propodeal *geralmente* formando arco completo ou presente no ápice do propódeo, próximo ao metaposnoto; *se* carena lateral propodeal ausente, processo distal do clipeo achatado, sem formar quilha..... 2
- . Área parocular com faixa enegrecida restrita ao seu terço basal; gena sem estrias longitudinais profundas; carena lateral do propódeo presente somente na base do esclerito 7
  
2. Olhos com pilosidade inconspícua; lóbulo pronotal carenado ..... [*Agapostemon*] 3
- . Olhos com pilosidade conspícua; lóbulo pronotal sem carena ..... 4

3. Porção apical do mesoscuto sem projeção lamelada; clípeo inteiramente verde metálico, sem faixa de coloração amarela; área supraclipeal não rugosa; lóbulo pronotal sem marcas amarelas .....**Agapostemon s.s.**
- . Porção apical do mesoscuto *podendo apresentar* projeção lamelada; clípeo verde metálico *geralmente* com distinta faixa apical amarela; área supraclipeal *podendo ser* rugosa; lóbulo pronotal *podendo apresentar* marcas amarelas ..... **A. (Notagapostemon)**
4. Região pós-ocelar, em vista frontal, sem depressões laterais; carena pós-ocelar presente; abelhas pequenas, mesoscuto com menos de três milímetros de largura .**Agapostemonoides**
- . Região pós-ocelar, em vista frontal, com depressões laterais bem marcadas; carena pós-ocelar ausente; abelhas maiores, mesoscuto com mais de três milímetros de largura .....**5**
6. Processo distal do labro plano e espatulado, sem quilha central; carena lateral propodeal restrita às proximidades da articulação com o metassoma; metaposnoto reduzido, comprimento semelhante ao do metanoto .....**Rhinotula**
- . Processo distal do labro acuminado e com quilha central; carena lateral propodeal formando arco semicompleto ou presente no limite dorsal com o metaposnoto; metaposnoto ao menos uma vez e meio mais longo que o metanoto .....**6**
6. Mandíbula com dente subapical; ângulo epistomal reto a obtuso, não projetado sobre o clípeo; sem carena no limite dorsal do propódeo e o metaposnoto; área basal do tergos com pilosidade tomentosa; carena tergal gradular ausente .....**Dinagapostemon**
- . Mandíbula sem dente subapical; ângulo epistomal agudo, projetado sobre o clípeo; carena no limite dorsal do propódeo com o metaposnoto presente; tergos sem pilosidade tomentosa; carena tergal gradular conspícua.....**Paragapostemon**
7. Labro sem elevação basal; metaposnoto cerca de duas vezes mais longo que o metanoto; suturas subantenas paralelas .....**Habralictus**
- . Labro com elevação basal; metaposnoto menos de duas vezes mais longo que o metanoto; suturas subantenas convergentes nas proximidades dos alvéolos antenas.....**8**

8. Pilosidade tomentosa nos tergos ausente..... "*Caenohalictus*"  
 -. Pilosidade tomentosa nos tergos presente .....9
9. Labro quadrangular, comprimento e largura semelhantes; nos tergos, faixa de tomento apical formando uma banda.....[*Pseudagapostemon*] 10  
 -. Labro retangular, largura ao menos três vezes o comprimento; nos tergos, faixa de tomento apical restrita às laterais .....12
10. Olhos com pilosidade evidente; carena tergal lateral presente do primeiro ao terceiro tergos .....*Pseudagapostemon (Brasilagapostemon)*  
 -. Olhos sem pêlos; carena tergal lateral restrita ao primeiro tergo.....11
11. Porção mediana do clípeo plana; porção posterior do propódeo com pontuação grossa, pontos com cerca de metade de um diâmetro ocelar .....*Pseudagapostemon s.s.*  
 -. Porção longitudinal mediana do clípeo proeminente; porção posterior do propódeo com pontuação fina, pontos com menos que um diâmetro ocelar  
 .....*Pseudagapostemon (Neagapostemon)*
12. Coloração verde azulada com metassoma azul ou vermelho metálico; fossa propodeal com carenas laterais fortemente divergentes anteriormente..... *Ruizanthedella*  
 -. Coloração corporal enegrecida, metassoma negro ou azul escuro; carenas da fossa propodeal com laterais paralelas .....13
13. Metaposnoto e propódeo carenados; metassoma enegrecido .....*Oragapostemon*  
 -. Metaposnoto e propódeo finamente reticulados, sem apresentar carenas; metassoma azul escuro.....*Ruizantheda*

## B. CHAVE PARA OS MACHOS

1. Área parocular com longa faixa enegrecida e não pontuada estendendo-se da base do olho até acima do recorte ocular; estrias longitudinais bem marcadas na gena; tíbia da perna posterior com dente na margem interna .....2
- Faixa enegrecida restrita ao terço basal da área parocular, gena sem estrias profundas; carena lateral do propódeo presente somente na base do esclerito; tíbia da perna posterior sem dente na margem interna .....7
  
2. Olhos com pilosidade inconspícua; carena no lóbulo pronotal presente; borda anterior externa do basitarso da perna posterior com sulco longitudinal ..... [*Agapostemon*] 3
- Olhos com pilosidade conspícua; carena no lóbulo pronotal ausente; borda anterior externa do basitarso da perna posterior sem sulco longitudinal .....4
  
3. Processo distal do labro muito longo, mais que duas vezes o comprimento da porção basal do labro; mesoscuto sem projeção lamelada; coxa da perna posterior sem manchas amarelas ..... *Agapostemon s.s.*
- Processo distal do labro curto, cerca de uma vez o comprimento da porção basal do labro; mesoscuto *podendo apresentar* projeção lamelada; coxa da perna posterior com manchas amarelas ..... *Agapostemon (Notagapostemon)*
  
4. Carena pós-ocelar presente; fêmur da perna posterior com um dente; abelhas de tamanho pequeno, mesoscuto com menos de três milímetros de largura ..... *Agapostemonoides*
- Carena pós-ocelar ausente; fêmur da perna posterior com dois dentes; abelhas maiores, largura do mesoscuto maior que três milímetros .....5
  
5. Antena curta; metaposnoto curto, semelhante ao metanoto; basitarso da perna posterior sem projeção anterior e basitarso com metade do comprimento da tíbia; tergos com manchas amarelas ..... *Rhinetula*
- Antena longa; metaposnoto ao menos uma vez e meia mais longo que o metanoto; basitarso da perna posterior com projeção anterior nas proximidades com o segundo

- tarsômero e basitarso cerca de um terço do comprimento da tíbia; tergos sem manchas amarelas .....6
6. Escapo amarelo; flagelômeros sinuosos, crenulados; trocânter da perna posterior com espinho; tíbia e artículos distais da perna posterior negros .....*Dinagapostemon*  
 -. Escapo verde metálico, sem marca amarela; flagelômeros retos; trocânter da perna posterior sem espinho; tíbia e tarsômeros da perna posterior amarelos .....*Paragapostemon*
7. Labro sem elevação basal, suturas subantenais paralelas, tergos com marcas amarelas; esternos sem grádulos.....*Habralictus*  
 -. Labro com elevação basal, suturas subantenais convergentes; tergos sem marcas amarelas; esternos com grádulos .....8
8. Escapo sem manchas amarelas; placa pigidial sem recorte mediano..... "*Caenohalictus*"  
 -. Escapo com manchas amarelas; placa pigidial *podendo apresentar* recorte mediano .....9
9. Labro quadrangular, altura e largura com comprimento semelhante; ângulo epistomal projetado sobre o clípeo.....[*Pseudagapostemon*] 10  
 -. Labro retangular, mais largo que alto; ângulo epistomal não projetado sobre o clípeo .12
10. Olhos com pilosidade conspícua; quarto esterno com fileira de cerdas curtas e grossas na porção submarginal.....*Pseudagapostemon (Brasilagapostemon)*  
 -. Olhos com pilosidade inconspícua; quarto esterno com fileira de cerdas ausentes *ou* presentes na sua porção marginal .....11
11. Clípeo sem carena mediana; corpo com coloração metálica.....*Pseudagapostemon s.s.*  
 -. Clípeo com distinta carena longitudinal mediana; coloração metálica *ou não, muitas vezes* enegrecida .....*Pseudagapostemon (Neagapostemon)*
12. Mandíbula sem dente subapical; placa pigidial com fraco recorte .....*Ruizanthedella*  
 -. Mandíbula com dente subapical; placa pigidial fortemente bífida .....13

- 13.** Mandíbula sem expansão basal na sua margem externa; cípeo com manchas amarelas restritas à borda distal; metaposnoto carenado; coxas sem manchas amarelas; placa basitibial desenvolvida na sua borda posterior.....*Oragapostemon*
- . Mandíbula com expansão basal; manchas amarelas cobrindo quase todo o cípeo; metaposnoto não carenado; coxas com manchas amarelas; placa basitibial restrita a apenas um pequeno espinho distal .....*Ruizantheda*