

Cíntia Eleonora Lopes Justino

Análise Filogenética de Scotanini (Hymenoptera, Vespoidea, Tiphidae, Thynninae)

São José do Rio Preto, SP

2013

Cíntia Eleonora Lopes Justino

Análise Filogenética de Scotanini (Hymenoptera, Vespoidea, Tiphidae, Thynninae)

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em 15/03/2013, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, área de concentração - Sistemática e Evolução, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus São José do Rio Preto.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

São José do Rio Preto

2013

Justino, Cíntia Eleonora Lopes.

Análise filogenética de Scotanini (Hymenoptera, Vespoidea, Tiphidae, Thynninae) / Cíntia Eleonora Lopes Justino - São José do Rio Preto: [s.n.], 2013.

56 f. : 55il. ; 30 cm

Orientador: Fernando Barbosa Noll

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Filogenia. 2. Evolução (Biologia) 3. Vespa. I. Noll, Fernando Barbosa. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU - 575.86

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
Campus de São José do Rio Preto - UNESP

Cíntia Eleonora Lopes Justino

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DE SCOTAENINI (HYMENOPTERA, VESPOIDEA, TIPHIIDAE,
THYNNINAE)**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em 15/03/2013, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, área de concentração - Sistemática e Evolução, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus São José do Rio Preto.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

BANCA EXAMINADORA:

Professor Doutor Fernando Barbosa Noll
Instituto de Biociências, Letras e ciências Exatas/ Unesp São José do Rio Preto, SP.
Orientador

Professor Doutor Eduardo Andrade Botelho de Almeida
Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.

Professor Doutor Marcel Gustavo Hermes
Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

São José do Rio Preto, 15 de Março de 2013.

À MINHA MÃE: TEREZA APARECIDA LOPES JUSTINO,
PELA FORMA DE ENTENDIMENTO SIMPLES
A RESPEITO DA BIOLOGIA DOS QUATRO FILHOS, DEDICO.

Agradecimentos

Agradeço ao Professor Fernando Noll por me apresentar à Retidão em seu sentido mais amplo.

À minha Mãe, Pai e Irmãos e à Tia Sueli pela presença nos domingos escassos dos últimos anos.

Aos meus amigos de longa data Carolina B. Souza, Juliana Matias, Carla Desagiacomo, Rafael Cardoso e Simony L. Coró pela presença constante e aconchego, sobretudo nos momentos de não entendimento e de “descabimento”.

À Juliana Ferreira pela companhia e companheirismo em casa.

Aos amigos do Laboratório pelos cafés e risadas, em especial às “meninas do lab.”: Gracieli Araújo, Marjorie Silva, Naila Canevazzi e Naysa Crespo que certamente tornaram-se fonte de inspiração e companhia nos dias agradáveis e naqueles nem tanto assim.

Ao meu namorado e amigo Guilherme de Oliveira por seu entusiasmo pela Biologia e por reconhecer a beleza do que é Natural.

Agradecimento à Capes pelo apoio financeiro.

Um renque de árvores lá longe...

Um renque de árvores lá longe, lá para a encosta.
Mas o que é um renque de árvores? Há árvores apenas.
Renque e o plural árvores não são coisas, são nomes.

Tristes das almas humanas, que põem tudo em ordem,
Que traçam linhas de coisa a coisa,
Que põem letreiros com nomes nas árvores absolutamente reais,
E desenharam paralelos de latitude e longitude
Sobre a própria terra inocente e mais verde e florida do que isso!

Alberto Caeiro

RESUMO

Tiphiidae é umas das famílias de Vespoidea (Hymenoptera) que compõem Aculeata: vespas com ovipositor modificado em aparelho de ferrão. Compreende um grupo cosmopolita e diverso de vespas parasitoides de larvas de Coleoptera e que atualmente é composta por sete subfamílias, dentre elas Thynninae. Thynninae ocorre na América do Sul e Australásia e caracteriza-se pelo dimorfismo sexual acentuado, sendo que os machos são alados e as fêmeas todas ápteras. É a subfamília com maior representatividade no que diz respeito ao número de gêneros e espécies. Atualmente admite-se que Thynninae seja composta por quatro tribos: Thynnini, Rhagigasterini, Elaphropterini e Scotaenini. Scotaenini é composta por sete gêneros: *Scotaena*, *Pseudelaphroprera*, *Parelaphroptera*, *Anodontyra*, *Rostrynnus*, *Glottynnus* e *Ornepetes*. Muitas mudanças têm havido na classificação de Thynninae e depois da proposição de Scotaenini não foram realizados testes que confirmem essa afirmação. Tendo em vista esse cenário o objetivo deste trabalho foi testar o monofiletismo dos Scotaenini e suas relações intragenéricas. Foram analisados 38 táxons terminais e 88 caracteres foram descritos. A partir das análises realizadas não foi possível recuperar o monofiletismo de Scotaenini. As topologias obtidas a partir de pesagem implícita e com suporte dos ramos dados a partir da re-amostragem simétrica mostraram que Rhagigasterini e Elaphropterini, usados como grupos externos, formam grupos monofiléticos. Poucas relações intragenéricas de Scotaenini puderam ser recuperadas, não havendo sinapomorfias que justifiquem o agrupamento dos sete gêneros em uma tribo.

Palavras chaves: *Tiphiidae*, *análise filogenética*, *morfologia*

ABSTRACT

Tiphiidae is a family of Vespoidea (Hymenoptera) within Aculeata: wasps with ovipositor modified in stinger apparatus. It is a diverse and cosmopolitan group of Coleoptera's parasitoids and currently seven subfamily are placed in the family. Thynninae occur in the South of America and Australasia and it is characterized by strong sexual dimorphism. Thynninae females are wingless and males are winged. It is the most representative subfamily in number of species and genera. Today it is admitted that Thynninae is composed by four tribes: Thynnini, Rhagigasterini, Elaphropterini and Scotanini. Scotanini have seven genera: *Scotaena*, *Pseudelaphroptera*, *Parelaphroptera*, *Anodontyra*, *Rostrynnus*, *Glottynnus* and *Ornepetes*. There have been many changes in the Thynninae's classification and after the proposition of Scotanini there are not other works that can confirm the latter. In view of this scenario the goal of this work was to test the monophyly of Scotanini, as well the intrageneric relationship. 38 terminal taxa were analysed and 88 characters were described. From the phylogenetic analyses conducted it was not possible to recover the monophyly of the Scotanini. The topologies found with implied weighting and support branches given by resampling show that Elaphropterini and Rhagigasterini, used like external groups, are monophyletic groups. For genera of "Scotanini" few relationships could be retrieved, without synapomorphies that can place the seven genera in a tribe.

Keywords: phylogenetic analysis, *Tiphiidae*, morphology

Lista de Figuras

Figura 1 - Filogenia simplificada proposta por Brothers (1999).....	2
Figura 2 - Filogenia Vespoidea utilizando dados moleculares e caracteres morfológicos ordenado.....	3
Figura 3. Relações filogenéticas para as subfamílias de Tiphidae.....	4
Figura 4 - Anthoboscinae.....	4
Figura 5 – Brachicistidinae.....	5
Figura 6 – Diamminae.....	5
.Figura 7 - Metochynae.....	6
Figura 8: Myzininae.....	6
Figura 9: Tiphinae.....	7
Figura 10 - Thynninae.....	7
Figura 11 - Filogenia de Thynninae da América do Sul.....	9
Figura 12 - Detalhe da cabeça.....	16
Figura 13 - Detalhe da cabeça.....	17
Figura 14 - Occipício.....	17
Figura 15 – Cabeça em vista lateral.....	18
Figura 16 – Cabeça.....	18
Figura 17 – Cabeça.....	18
Figura 18 –Cabeça.....	19
Figura 19 - Detalhe do clípeo.....	19
Figura 20 – Clípeo.....	20
Figura 21 – Clípeo.....	21
Figura 22 – Clípeo.....	21
Figura 23 – Clípeo.....	22
Figura 24 – Clípeo.....	22

Figura 25 – Clípeo.	23
Figura 26 – Clípeo.....	23
Figura 27 – Mandíbulas.....	24
Figura 28 – Cabeça	24
Figura 29 – Pronoto.....	25
Figura 30 - Mesepisteno.....	26
Figura 31 - Tíbia.	27
Figura 32 - Junção fêmur-tibial.	27
Figura 33 – Epipígio.....	28
Figura 34 – Epipígio.....	28
Figura 35 – Hipopígio.....	29
Figura 36 – Hipopígio.....	29
Figura 37 – Hipopígio.....	30
Figura 38 - Hipopígio... ..	31
Figura 39 – Hipopígio.....	32
Figura 40 – Hipoígio.....	32
Figura 41 – Hipopígio.....	33
Figura 42. Asas.....	33
Figura 43 – Asas.....	34
Figura 44 - Volsela.....	35
Figura 45 – Edeago.....	35
Figura 46 - Cladograma para “Scotaenini”. Topologia obtida atribuindo peso igual a todos os caracteres.	41
Figura 47 - Cladograma para “Scotaenini” empregando pesagem implícita dos caracteres. K=4.	42
Figura 48 - Cladograma para “Scotaenini” empregando pesagem implícita dos caracteres. K=3.	43

Figura 49 - Comparação entre topologias obtidas a partir da pesagem implícita.....	44
Figura 50 - Comparação entre a pesagem implícita (A) e re-amostragem simétrica (B). K=4.	45
Figura 51 - Comparação entre a pesagem implícita (A) e re-amostragem simétrica (B). K=3.	46
Figura 52 – Topologia obtida para análise com pesagem, K =3.	47
Figura 53 - Relações filogenéticas encontradas para os gêneros de Elaphropterini de Rhagigasterini.	50
Figura 54 - Relações filogenéticas encontradas para os gêneros (<i>Scotaena polistoides</i> + (<i>Scotaena pubuscens</i> + <i>Scotaena vetusta</i>)).	51
Figura 55 - Relações filogenéticas encontradas para os gêneros (<i>Scotaena genisei</i> + (<i>Scotaena duckei</i> + ((<i>Scoatena fastuosa</i> + <i>Scotaena flavovariegata</i>) + (<i>Scotaena</i> sp.1 + ((<i>Scotaena</i> sp.2 + (<i>Ornepetes</i> sp. + <i>Ornepetes</i> sp.2)))))).	51

SUMÁRIO

1. Introdução e objetivos.....	1
2. Material Métodos.....	10
2. 1. Obtenção dos espécimes e escolha dos táxons terminais.....	10
2. 2. Estudo Morfológico.....	11
2.3. Análise Filogenética.....	13
3. Resultados e Discussão.....	15
3.1 Caracterização morfológica.....	15
3.2 Análise Filogenética.....	40
4. Considerações finais.....	51
5. Referências Bibliográficas.....	52

1. Introdução e objetivo

Hymenoptera é comumente caracterizada por um complexo de simplesiomorfias e numerosas autapomorfias que a distingue morfologicamente de outros ordens de Holometabola (WEST-EBERHARD et al., 1995). É membro do clado Endopterygota de insetos e estudos morfológicos têm posicionado a ordem como grupo irmão de Mecopteridea (Mecoptera, Diptera, Siphonaptera, Trichoptera, Lepidoptera, e talvez Strepsiptera) (ROSS, 1965; KNIGSMANN, 1976; ROHDENDORF & RASNITSYN, 1980; HENNIG, 1981; KRISTENSEN 1991, 1999; apud SHARKEY, 2007). No entanto, dados moleculares de Sarvard e colaboradores (2006) baseados na análise de sequências 18S de genes nucleares de insetos holometábolos e o trabalho de Kukalová-Peck & Lawrence (2004), baseados em estudos da morfologia da asa posterior, especialmente características da articulação, mostram que Hymenoptera provavelmente seja grupo-irmão dos demais Holometábola, o que foi recentemente confirmado no trabalho de Wiegmann e colaboradores (2009), em que análises realizadas a partir de genes nucleares posicionam Hymenoptera como grupo-irmão dos outros Holometábola. Os indivíduos dessa ordem caracterizam-se pela presença de um complexo lábio-maxilar único, esporão apical na tíbia posterior especializado para limpeza da antena, presença do pré-femur, veia anal da asa posterior não alcançando a margem, asa posterior ligada à anterior através de uma série de ganchos, formando os hâmulos, primeiro tergito abdominal fusionado com o metapostnoto, espiráculos abdominais circundados por cutícula esclerotizada, presença de articulação basal e músculos associados ao ovipositor, haplodiploidia, presença de estruturas no metanoto onde as asas posteriores se apoiam quando em repouso, dentre outros (WEST-EBERHARD et al., 1995; PAULUS, 1979 apud SHARKEY, 2007; SHARKEY, 2007).

A ordem é tradicionalmente dividida nas subordens Symphyta e Apocrita, embora a primeira delas, “Symphyta”, que compreende superfamílias basais de Hymenoptera sem constrição abdominal, seja parafilética. Já Apocrita apresenta constrição abdominal, resultado da fusão do primeiro segmento abdominal ao tórax, formando o propódeo (GRIMALDI & ENGEL, 2005). A maioria dos Apocrita é parasitoide e compreende o agrupamento parafilético “Parasitica”, enquanto as vespas com ovipositor modificado em aparelho de ferrão formam o clado Aculeata (MASON et al., 2006). Os Aculeata são divididos em três superfamílias: Chrysidoidea, Vespoidea e Apoidea (BROTHERS, 1999).

Vespoidea é composta por dez famílias, dentre elas Tiphidae (BROTHERS, 1999), um grupo cosmopolita e diverso de vespas parasitoides (PATE, 1947) de larvas de Coleoptera. Tiphidae tem aproximadamente 2000 espécies classificadas em cerca de 120

gêneros (KIMSEY, 1991, 2004; GRIMALDI & ENGEL, 2005). Fósseis dessa família são incomuns, mas algumas espécies têm sido datadas do Cretáceo Inferior no Brasil (DARLING & SHARKEY, 1990 apud GRIMALDI & ENGEL, 2005) e Oligoceno e Mioceno, na Ásia (RASNITSYN, 1986; ZHANG et al., 1994). Os membros da maioria das subfamílias parasitam larvas de Scarabaeidae no solo ou em buracos na madeira e, menos comumente na madeira em decomposição (KROMBEIN, 1982). A hipótese filogenética proposta por Brothers (1975) e confirmada em Brothers (1999) (Figura 1) posiciona Mutillidae como grupo irmão de Sapygidae + Tiphidae. Rasnitsyn (1985) propõe que Tiphidae seja grupo irmão de Mutillidae, baseado na sobreposição das lamelas mesopleurais sobre a região mediana das coxas médias e o metasterno elevado entre as coxas médias e posteriores (KIMSEY, 1991a). Ronquist et al. (1999), em revisão do trabalho de Rasnitsyn (1985), posiciona Tiphidae como grupo irmão de Scoliidae, no entanto, a relação de Scoliidae e Tiphidae não é clara, sendo considerados grupos muito distantes por Brothers (1975). A classificação das subfamílias de Tiphidae tem mudado consideravelmente ao longo dos anos (BROTHERS, 1999) e a discussão mais detalhada a respeito das subfamílias pode ser observada em Pate (1947), ressaltando que Tiphidae e Myzinidae eram frequentemente consideradas subfamílias de Scoliidae, enquanto *Brachycistis* Fox (Brachycistidinae) pertencia a Mutillidae (PATE, 1947). Recentemente análises moleculares para verificar o monofiletismo de Vespoidea, demonstraram também que Tiphidae não seria monofilética. Os resultados da análise molecular foram combinados com caracteres morfológicos de Brothers, (1975, 1999), Brothers & Carpenter, (1993) e, como pode ser visto na Figura 2, Brachicistinae + Tiphinae estão distantemente relacionadas de Methochinae + (Antoboscinae + Diamminae + (Myzininae + Thynninae)) (PILGRIM et al., 2008).

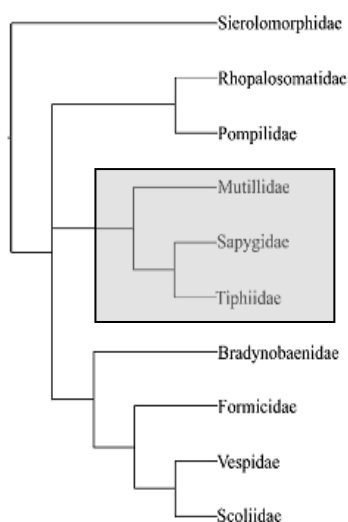


Figura 1 – Hipótese filogenética para Vespoidea (modificada de Brothers, 1999). Tiphidae

posiciona-se como grupo irmão de Sapygidae.

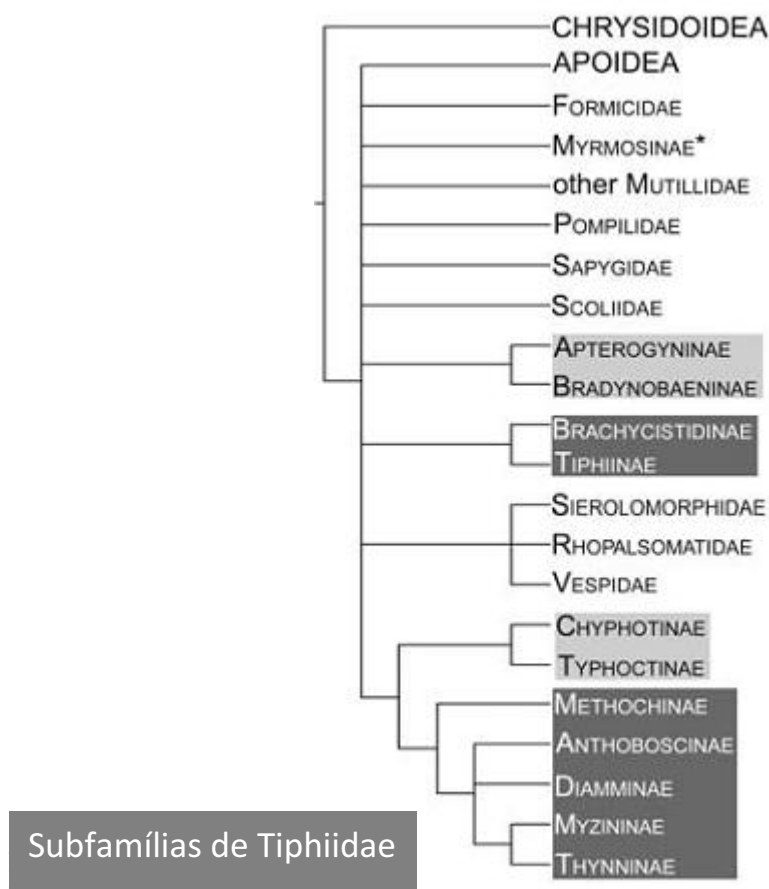


Figura 2 – Hipótese filogenética para Vespoidea utilizando dados moleculares e caracteres morfológicos ordenados, destacando o parafiletismo de Tiphidae (modificado de Pilgrim et al., 2008).

Pate (1947) foi o primeiro a classificar Tiphidae em oito subfamílias, incluindo: Methochinae, Myrmosinae, Brachycistidinae, Bradynobaeninae, Anthoboscinae, Thynninae, Tiphinae e Myzininae. Posteriormente, Bradynobaeninae foi elevado à Bradynobaenidae e Myrmosinae à Mutillidae (KIMSEY, 1991a). Brothers (1975) reconheceu seis subfamílias: Anthoboscinae, Thynninae, Tiphinae, Brachycistidinae, Myzininae e Methochinae. Atualmente, Tiphidae é composta por sete subfamílias, tendo sido incluída Diamminae, anteriormente uma tribo de Thynninae, por Kimsey (1991a). Kimsey (1991a) considera que Thynninae seja grupo irmão de Myzininae (Figura 3), pela presença do último esternito metassomal em formato unciforme nos machos. Anthoboscinae posiciona-se como a subfamília mais basal de Tiphidae (Figura 3) com a lamela mesopleural, sinapomorfia de Tiphidae, secundariamente reduzida formando dois lobos.

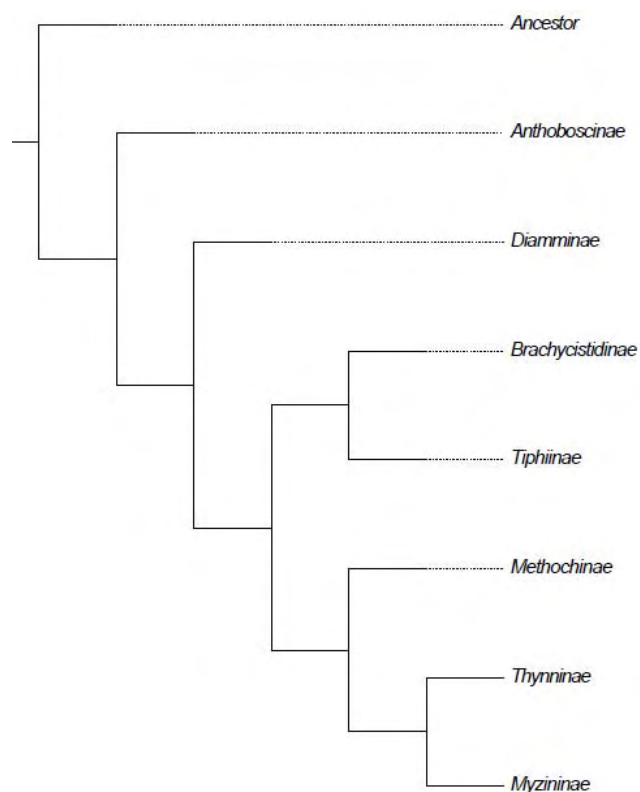


Figura 3. Relações filogenéticas entre as subfamílias de Tiphidae (Kimsey, 1991a).

Anthoboscinae é um grupo pequeno com apenas seis gêneros descritos no mundo todo e sem nenhum registro de sua biologia. Ambos os sexos são alados, em geral de tamanho pequeno a médio e coloração totalmente preta, preta e vermelha e em alguns casos com manchas amareladas (PATE, 1947). Possui espécies descritas na Austrália, Etiópia, América do Sul (PATE, 1947) e Norte da América do Norte (KIMSEY, 1991a) (Figura 4).

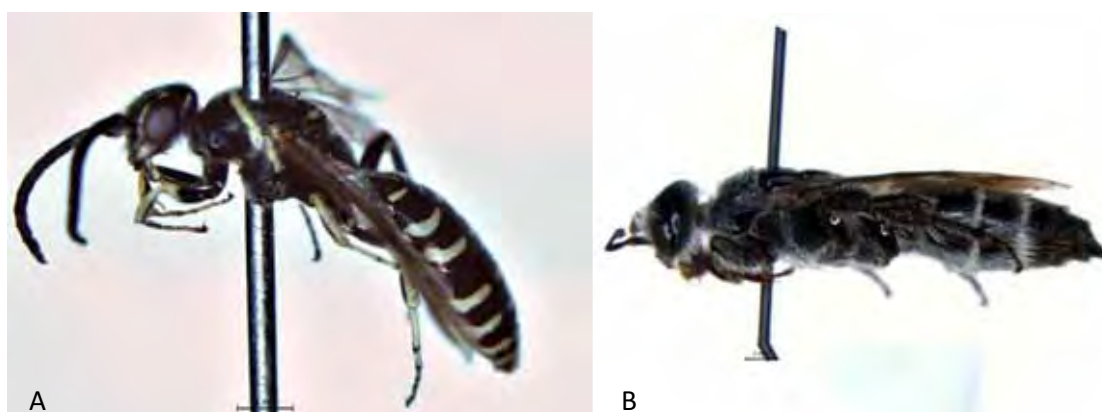


Figura 4 - Anthoboscinae. A: *Anthobosca arnoldi* Turner, macho em vista lateral. B: *A. argenteosincta*, fêmea em vista lateral.

Brachycistidinae está limitada a regiões áridas do norte dos Estados Unidos. Seus representantes possuem acentuado dimorfismo sexual, com as fêmeas ápteras e os machos alados. São vespas marrons pálidas, com ocelos grandes e tem representantes noturnos (PATE, 1947) (Figura 5).

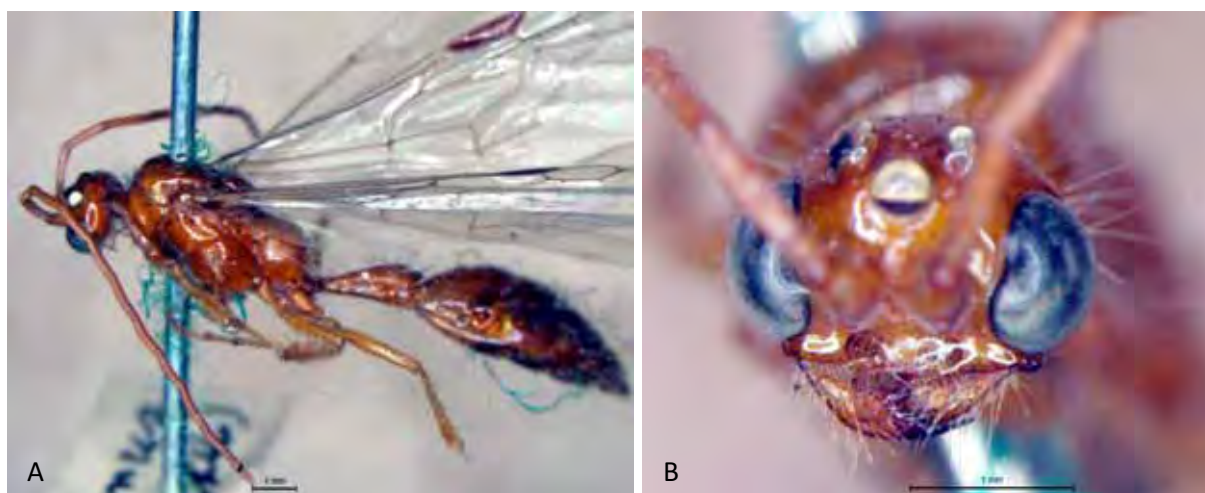


Figura 5 - Brachycistidinae. A: *Brachycistis idiotes* Cockrell, macho em vista lateral. B: Detalhe da cabeça do macho em vista frontal, destacando o ocelo grande.

Diamminae é uma subfamília australiana, cujas fêmeas são ápteras e de coloração metálica, azul ou roxa e como exceção às outras subfamílias, que atacam larvas de Coleoptera, são parasitoides de Grillotalpidae (Orthoptera) (KIMSEY, 1991a) (Figura 6).

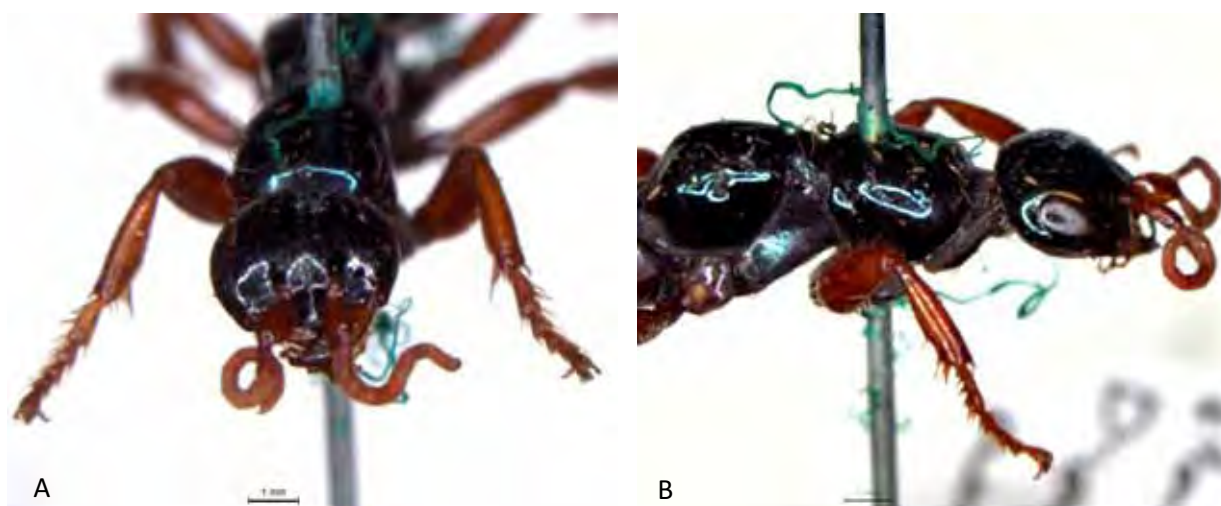


Figura 6 - Diamminae. A: *Diamma bicolor* Westwood, fêmea em vista frontal. B: Fêmea em vista lateral.

Metochynae é representada por dois gêneros, também com acentuado dimorfismo sexual, sendo que as fêmeas têm aparência formicoide (Figura 7 - B). Ocorre na região Neártica, Neotrópica, Paleártica, Etiópica e Oriental (PATE, 1947) (Figura 7).

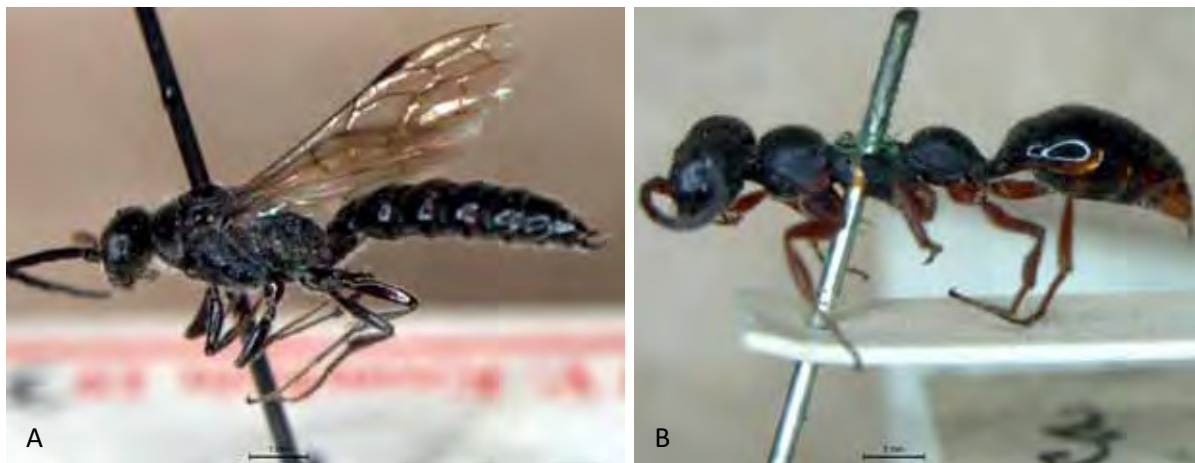


Figura 7 - Metochynae. A. *Methoca brausi* André, macho em vista lateral. B: *Methoca brausi*, fêmea em vista lateral.

Myzininae é um grupo cosmopolita e numeroso. Em alguns casos as fêmeas são ápteras ou braquípteras. As espécies variam em tamanho e geralmente são diurnas, com coloração preta, preta e vermelha ou com manchas amarelas (PATE, 1947) (Figura 8).

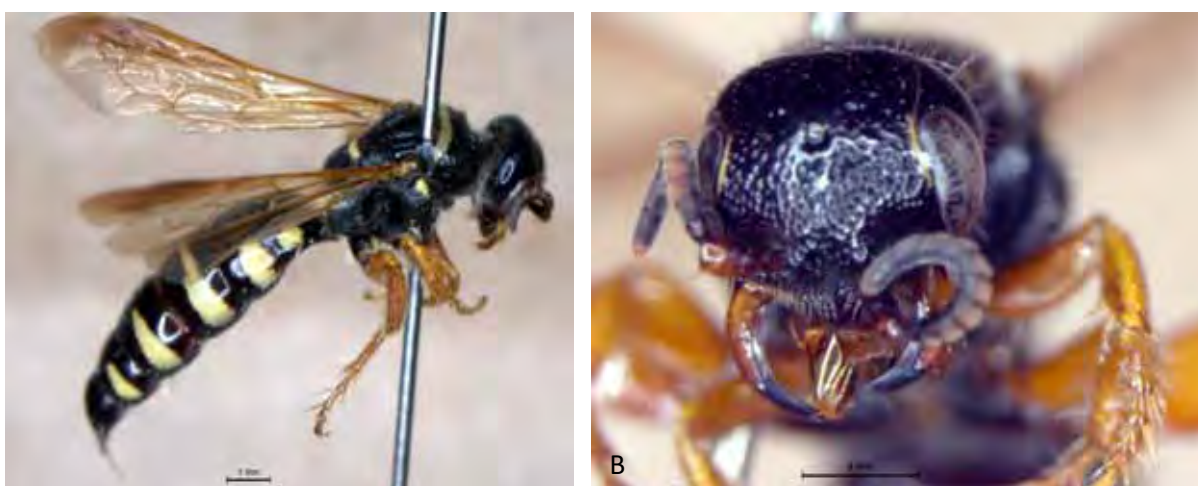


Figura 8: Myzininae. A. *Myzinum bonaerensis*, fêmea em vista lateral. B: *Myzinum bonaerensis*, fêmea, detalhe da cabeça em vista frontal.

Tiphiinae possui nove gêneros, representados no mundo todo exceto na Austrália (PATE, 1947). Apresentam dimorfismo sexual pouco acentuado: as fêmeas são mais robustas que os machos e com a antena curva (Figura 9 - B) e coloração preta, preta e vermelha e preta com manchas amarelas (KIMSEY, 1991a, PATE, 1947) (Figura 9).

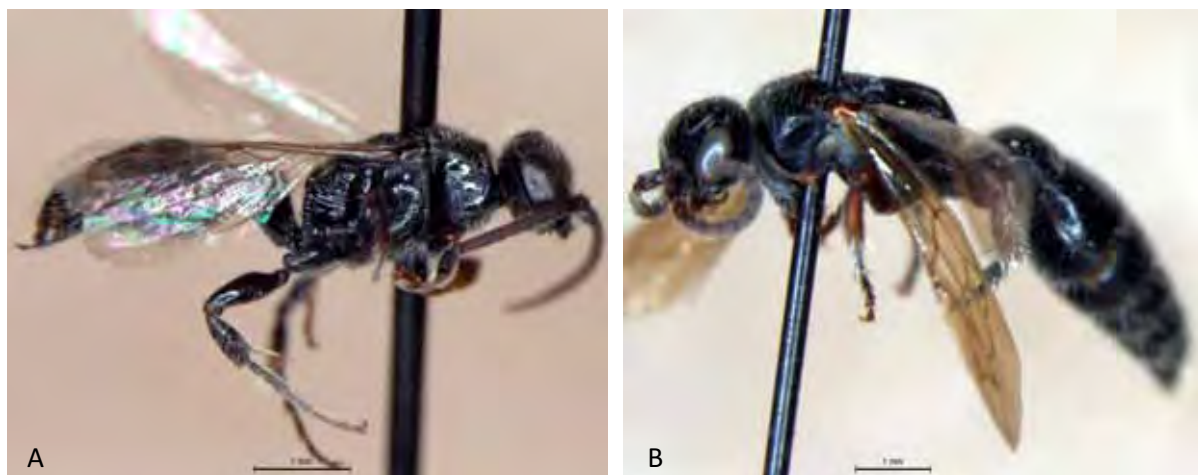


Figura 9: Tiphinae. A: *Tiphia testaceipalpis* Cameron, macho em vista lateral. B: *Tiphia agilis* Smith, fêmea em vista lateral.

Em Thynninae os machos são todos alados. A asa anterior apresenta três células submarginais, na asa posterior a veia costal está presente e surge antes do fim da célula submediana. As antenas partem de uma projeção no alto da cabeça, ou a margem superior dos soquetes antenais é elevada. O hipopígio tem formas diversas e em alguns casos é unciforme. As fêmeas são ápteras (PATE, 1947) têm aparência formicoide (Figura 10 - B e C) e são subterrâneas (GRIFITHS et al., 2011) (Figura 10).

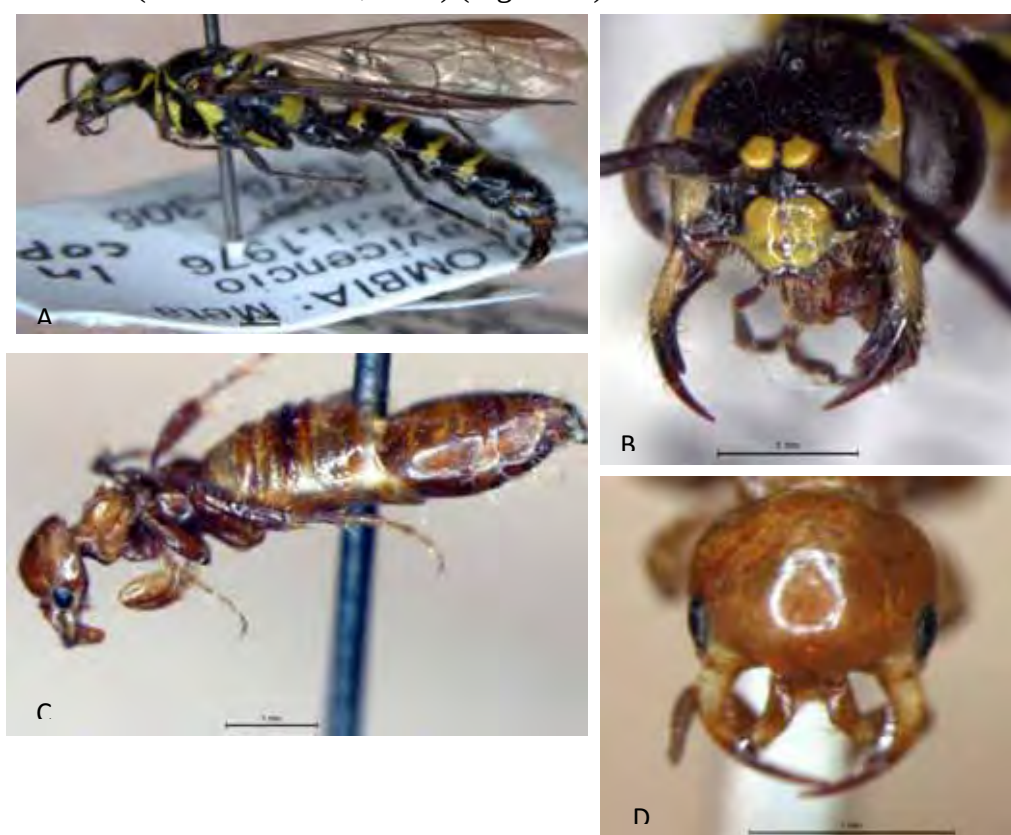


Figura 10 - Thynninae. *Scotaena fastuosa* (Smith). A: Macho em vista lateral B: Macho. Detalhe da cabeça em vista frontal C: Fêmea, em vista lateral. D: Fêmea. Detalhe da cabeça em vista frontal.

Thynninae ocorre na América do Sul e Australásia e é a subfamília com maior representatividade no que diz respeito à diversidade de gêneros e espécies, sendo 64 gêneros e número desconhecido de espécies (KIMSEY, 1992). Não há trabalhos que mostrem o número atual de espécies da subfamília, estima-se que no Neotrópico ocorram 137 espécies (HANSON & GAULD, 2006). Tem apresentado muitas mudanças em sua taxonomia e em muitos casos os trabalhos foram feitos isoladamente, resultando na produção de nomes variados para as espécies mais comumente coletadas e, conseqüentemente, problemas na taxonomia do grupo (KIMSEY, 2004a). Em chave ilustrada para os gêneros de machos de Thynninae (KIMSEY, 2004) foi apresentada uma lista com a atualização dos gêneros da subfamília e as respectivas mudanças na classificação. Thynninae passou de três tribos formalizadas por Turner (1910): Thynnini, Diamminni e Rhagigasterini, para quatro: Rhagigasterini, Thynnini, Elaphropterini e Scotaenini, sendo as duas últimas propostas por Kimsey (1992) e Diammini elevada ao status de subfamília. Considera-se que dos 64 gêneros da subfamília 22 sejam sulamericanos (HANSON & GAULD, 2006), sendo distribuídos em três tribos.

Na América do Sul o único gênero representante de Rhagigasterini é *Aelurus* Klug (KIMSEY, 1991), todos os representantes de Elaphropterini (KIMSEY, 1992), com 14 gêneros: *Ammodromus* Guérin Méneville, *Argenthygnus* Genise, *Atopothygnus* Kimsey, *Brethygnus* Genise, *Chrysothygnus* Turner, *Dolichothygnus* Turner, *Elaphroptera* Guérin, *Eucytithygnus* Turner, *Merithygnus* Kimsey, *Spilothygnus* Ashmead, *Telephoromyia* Guérin Méneville, *Upa* Kimsey, *Zeena* Kimsey (o gênero *Amblysoma* Westwood é desconhecido e a espécie tipo aparentemente foi perdida) e os sete gêneros que compõem Scotaenini.

Scotaenini foi proposta por Kimsey (1992) (Figura 11) e, segundo a autora, ocorre exclusivamente na América do Sul. Kimsey (1992) reuniu oito gêneros na tribo: *Scotaena* Klug, *Glottynoides* Kimsey, *Rostrygnus* Genise, *Parelaphroptera* Turner, *Anodontyra* Westwood, *Glottynus* Kimsey, *Ornepetes* Guérin Méneville e *Pseudelaphroptera* Ashmead. *Glottynoides* foi descrito por Genise e Kimsey (1991), monotípico para a espécie *Glottynoides genisei* Kimsey, com distribuição para o noroeste da Argentina. Os autores discutem que a aparência do gênero é muito próxima de *Anodontyra* Westwood, embora com modificações distintivas da glossa. Para as fêmeas, a cabeça e o tergo apical abdominal também são características diagnósticas, mas indicaram um forte relacionamento com *Scotaena* e *Rostrygnus* devido às características da genitália do macho (GENISE & KIMSEY, 1991). Kimsey (2004), no entanto, sinonimizou *Glottynoides* e *Scotaena*, já que segundo a autora as modificações entre esses dois gêneros ocorrem ao nível de espécie e, portanto *Glottynoides*

foi considerado sinônimo júnior de *Scotaena*, passando então a *Scotaena genisei* (Kimsey) (KIMSEY, 2004). Depois da proposição de Kimsey (1992) para as tribos de Thynninae, não há catálogos atualizados que demonstrem o número de espécies de cada gênero e consequentemente da tribo (FERNÁNDEZ, 2002). Hanson & Gauld (2006) apresentam uma tabela com o número de gêneros e distribuição das espécies para Scotanini. Nessa tabela o gênero *Anodontyra* é apresentado com distribuição para o Noroeste da Argentina, com sete espécies, *Glottynus*, também com distribuição no noroeste da Argentina com apenas uma espécie, *Ornepetes*, leste do Chile e oeste da Argentina, com duas espécies, *Parelaphroptera* com a mesma distribuição de *Ornepetes* e quatro espécies, *Rostrynnus*, presente no sul do Brasil e Argentina com uma espécie e *Scotaena* distribuído no Brasil, Peru, Argentina e Chile e com 16 espécies. Todavia, na maioria dos casos não há referência taxonômica para os dados apresentados, o que dificulta a confirmação do número de espécies, sobretudo levando em consideração os casos de sinonimização e mudanças taxonômicas ocorridas nos últimos anos.

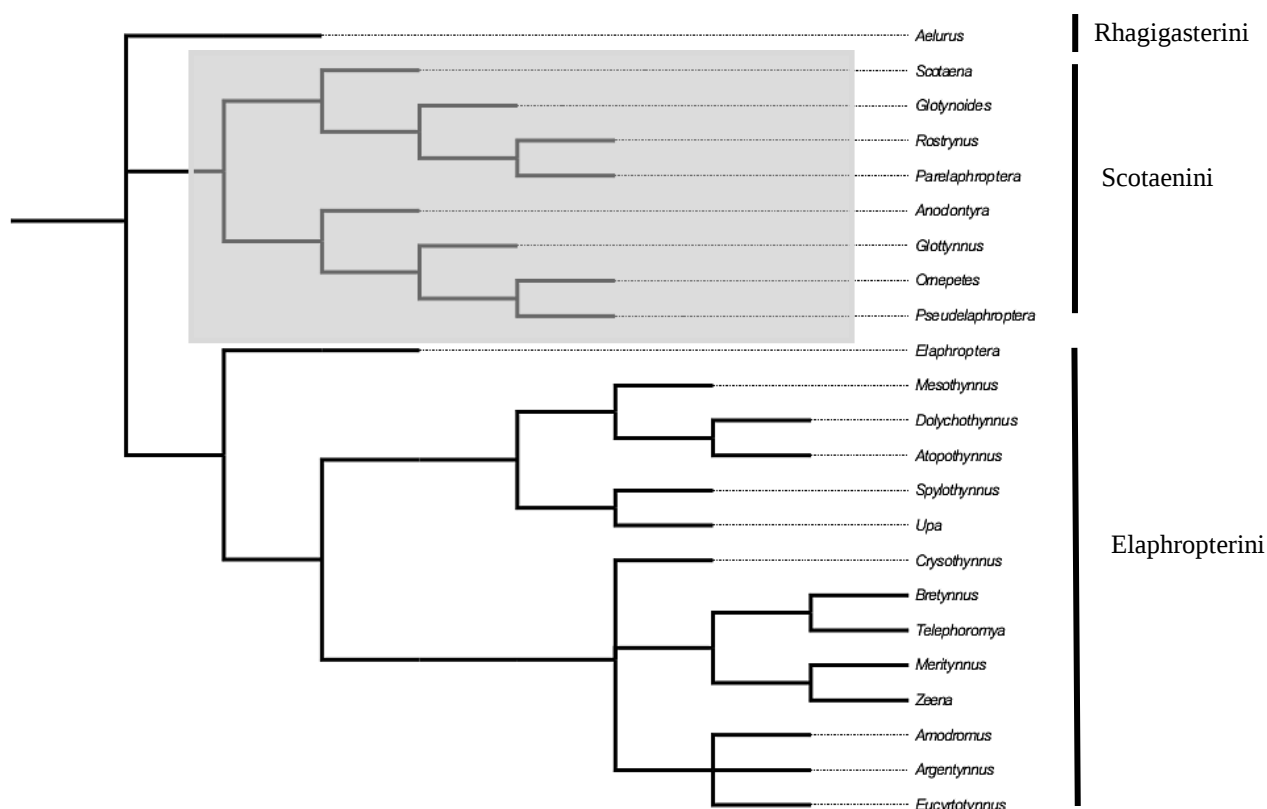


Figura11 – Hipótese filogenética de Thynninae da América do Sul (modificado de Kimsey, 1992). Topologia de árvore apresentada com a proposição das tribos sulamericanas de Thynninae. Área acinzentada mostra as relações filogenéticas para os gêneros da tribo estudada.

Como observado na literatura a sistemática de Tiphiidae apresenta incertezas a respeito das relações internas dessa família, que inclusive tem sido questionada quanto ao seu

monofiletismo. Tendo em vista, portanto, esse cenário de muitas modificações ao longo dos anos na classificação dos grupos pertencentes à Tiphidae e, especialmente em Thynninae, a ausência de trabalhos atualizados que utilizem métodos filogenéticos para a proposição dos grupos acaba por tornar-se um impedimento para a resolução das relações de parentesco no grupo estudado. Para que as relações evolutivas de Thynninae pudessem começar a ser entendidas, o objetivo deste trabalho foi testar o monofiletismo e as relações intragenéricas de uma de suas tribos: Scotanini. A partir das análises realizadas nesse trabalho, espera-se que a monofilia ou não da tribo estudada possa oferecer embasamento para a proposição de novos grupos ou confirmação dos agrupamentos já propostos baseados em caracteres morfológicos filogenéticos.

As análises filogenéticas de Tiphidae publicadas até o presente careciam de uma proposta cladística bem fundamentada, de modo que os resultados obtidos podem ser claramente questionáveis. Portanto, uma proposta cladística bem embasada e com análises bem fundamentadas contribuirá para organizar e ampliar o conhecimento taxonômico do grupo em questão.

2. Material e Métodos

2. 1. Obtenção dos espécimes e escolha dos táxons terminais

Os dados obtidos nesse trabalho basearam-se em material exclusivamente depositado em coleções e solicitado por empréstimo a diversos museus nacionais e internacionais, onde poderia haver material depositado. Não há catálogos disponíveis na literatura que referenciam as espécies de cada gênero de modo que foram requeridas às instituições todas as espécies disponíveis representantes de cada gênero escolhidos como táxons terminais. Assim, a escolha dos táxons terminais levou em consideração além da disponibilidade de material depositado em museu o trabalho de Kimsey (1992) em que foi feita a proposição da tribo. Como discutido anteriormente o número de espécies para cada gênero é bastante discutível, como por exemplo, para *Ornepetes* que segundo Hanson & Gauld (2006) possui apenas duas espécies: *Ornepetes semisincta* André e *Ornepetes albonotata* Turner. Nesse trabalho foram utilizados outras duas morfoespécies denominadas *Ornepetes* sp. e *Ornepetes* sp.1.

Ao todo foram examinados 51 espécimes, depositados nas coleções dos museus e seus respectivos curadores listados abaixo, bem como a lista de espécimes estudados que é apresentada em seguida.

MZSP Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil - Dr. Carlos Roberto Brandão;

NHM Natural History Museum, Inglaterra - Dr. Gavin Broad;

ZMUC Zoological Museum, University of Copenhagen Universitetsparken, Dinamarca - Dr. Lars Bjørn Vilhelmsen;

BMC Bohart Museum of Entomology, Estados Unidos - Dra. Lim Kimsey

AMNH American Museum of Natural History, Estados Unidos - Dr. James Carpenter.

2. 2. Estudo Morfológico

A análise morfológica dos espécimes foi feita com base na observação direta das características dos indivíduos do sexo masculino, já que além da dificuldade de identificação das fêmeas, devido ao grande dimorfismo sexual, esse material devidamente identificado é bastante escasso nas coleções. Nos casos onde não foi possível observar com precisão determinada estrutura, tal estado do caráter foi codificado com “?” e nos casos em que o caráter não era aplicável foi codificado como “ - ” na matriz de caracteres. Alguns caracteres de genitália ou de difícil acesso em material fixado foram obtidos na literatura, no trabalho de Kimsey (1992). A terminologia morfológica para a venação das asas foi retirada de Triplehorn (2011). Não foi possível obter em nenhuma das instituições consultadas representantes do gênero monotípico *Glottynus* Genise e os dados presentes na literatura não foram suficientes para análise filogenética, sendo que esse gênero não foi incluído nas análises. Os caracteres utilizados por Kimsey (1992) e que foram inseridos na matriz desse trabalho foram reanalisados, e em alguns casos a polarização foi diferente daquela proposta anteriormente, exceto para genitália e estruturas adjacentes que não puderam ser observadas. Os grupos externos adotados nesse trabalho foram representantes de Diamminae, Ragighasterini e Elaphropterini (lista de caracteres analisadas).

A observação, levantamento e fotografia dos caracteres foram feitos com auxílio de estereomicroscópio Leica MZ 16 acoplado à câmera digital Leica DFC 295. A captura das imagens foi realizada através do software Leica Application Suite (LAS) Version 3.8 e a confecção e montagem das mesmas através do software Auto Montage Pro Version 5.03.0061. Nos casos em que houve necessidade, as fotografias obtidas receberam ainda tratamento no PhotoScape ®, utilizando os ajustes de sombreamento e contraste. Para o destaque dos caracteres e vetorização das imagens foi utilizado o Adobe Illustrator ®.

Lista de espécimes examinadas.

Scotaena sp1: **Brasil**, Fazenda Itaquê. Nova Europa, São Paulo State. (MZUSP). 1.

- Scoatena* sp2: **Brasil**, Fazenda Floresta. Mun. Três Lagoas, Mato Grosso do Sul State. (MZUSP). 1.
- Scotena duckei* (Smith): **Brasil**, Caridade, Ceará State. (NHM). 1. – paralectótipo.
- Scotaena fastuosa* (Smith): **Colombia**, Meta Villavicencio. (NHM). 1.
- Scotaena polistoides* Turner: **Bolivia**, Chulumani, La Paz, 1700m. (NHM). 1.
- Scotaena pubuscens* (Klug): **Uruguai**, Canasco. (NHM). 1.
- Scotaena vetusta* Turner: **Brasil**, Barbacema, Minas Gerais State. (NHM). 1 – paralectótipo.
- Scotaena flavovariegata* (Smith): **Brasil**, Nova Teutonia, Santa Catarina State. (NHM). 1.
- Scotaena genisei* (Kimsey): **Argentina**, Carlos Paz, Capilla Del Monte, Cordoba state. (BMZ). 2.
- Rostrynnus tarsatus* (Klug): **Brasil**, Porto Cabral Rio Paraná, São Paulo State (MZUSP); **Brasil**, Pelotas, Rio Grande do Sul state (NHM). 2.
- Parelaphroptera* sp: **Argentina**, Punta Balasto, Catamarca State. (NHM). 4.
- Parelaphroptera* sp1: **Argentina**, North of Lago Aluminé, Neuquém state. (NHM). 4.
- Parelaphroptera flavomaculata* André: **Chile**, Concepcion state. (MZUSP). 1. **Argentina**: Campo San Ramon, Right bank of River Limay, about 25 Km NE Bariloche. Punto Rico Chico. (NHM). 2.
- Parelaphroptera haarupi* Turner: **Argentina**, Chacras de Coria, Mendoza state. (ZMUC). 1.
- Parelaphroptera rollei* Turner: **Bolivia**, Laz Paz. (ZMUC). 2.
- Pseudelaphroptera chilensis* Saussure: **Chile**, Santiago state. (NHM). 1.
- Pseudelaphroptera clarazina* Saussure: **Argentina**, Patagônia. (NHM). 1.
- Pseudelaphroptera quadrizonata* (Spinola): **Chile**, El Bolson, Rio Negro state. (NHM). 1.
- Pseudelaphroptera transandina* Turner: **Argentina**, Patagônia. (NHM). 1.
- Anodontyra tricolor* Westwood: **Chile**, Concepcion state. (NHM). 1.
- Anodontyra haarupi* Turner: **Argentina**: Mendoza state. (NHM). 1.
- Ornepetes* sp = *Scotaena* sp.: **Brasil**: Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar. Núcleo de Picinguaba, Alt. 396m. 23°18'6"S. 44°48'25.2"W, São Paulo state. **Brasil**: Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar. Núcleo de Picinguaba, Alt. 396m. 23°18'21.6"S 44°48' 25.2" W, São Paulo state. (MZUSP) 2.
- Ornepetes albonotata* Andre: **Chile**, Concepcion state. (NHM). 1.
- Ornepetes semisincta* Turner: **Chile**. (NHM). 1.
- Aelurus gauy* Spinola: **Argentina**, Território Rio Negro. (NHM). 1
- Aelurus nasutus* Klug: **Brasil**, Ribeirão Grande Parque. Estadual Intervales, Base Barra Grande e trilha da Anta 23° 17' 56.4"S 44° 47' 49,2" W, São Paulo State. (MZUSP). 1.

- Aelurus grandis* Kimsey: **Brasil**, Ubatuba Parque Estadual da Serra do Mar. Núcleo de Picinguaba Alt. 603m 23° 17' 56.4"S 44° 47' 49.2"W, São Paulo state. (MZUSP). 1.
- Aelurus albofascius* Kimsey: **Brasil**, Ubatuba Parque Estadual da Serra do Mar. Núcleo. Picinguaba. Alt. 203m 23° 19' 8.4"S 44° 49' 4.8"W, São Paulo state. (MZUSP). 1.
- Aelurus iridipenis* Smith: **Colômbia**, La Macarena, Meta State. (NHM). 1.
- Aelurus nigrofasciatus* (Smith): **Chile**, Parque Nacional Puyehua, Anticura, 350m. Osorno State. 3. **Chile**, Serra Valdivia, Rincon de la Piedra, 180 m. Valdivia state. (ZMCU). 1.
- Elaphroptera atra* Guérin-Ménéville: **Chile**. (NHM). 1.
- Elaphroptera dorada* Genise & Kimsey: **Bolívia**, Chulumani, La Paz.. (NHM). 1.
- Elaphroptera erytrura* Spinola: **Chile**, Santiago. (NHM). 1.
- Elaphroptera fuscata* Genise & Kimsey: **Bolívia**, Chulumani, La Paz. (NHM). 1 – paratipo.
- Elaphroptera hylapenis* Spinola: **Chile**, Santiago. (NHM) 1. **Argentina**: Lago Mendez, El Sagrado Puerto, 600m. Chubut. (ZMUC). 1. **Chile**: Parque Nacional Puyehue Antieria, 300m, Osorno state. 2. **Argentina**: Lago laçar, Neuquén state, 640m. (ZMUC). 1.
- Zeena jheringe* Turner: **Brasil**: Campus do Jordão, São Paulo state. (MZUSP). 1.
- Diamma australis* Saussure: **Austrália**: Camberra. (NHM). 1

2.3. Análise Filogenética

A análise filogenética foi feita sob o enfoque cladístico (HENNIG, 1966), sintetizado em Scotland & Pennington (2000), Schuh (2000) e Amorim (1997). A polaridade dos caracteres foi dada através do enraizamento dos grupos externos revisto por Nixon & Carpenter (1993). A análise da matriz de dados e a busca pela árvore mais parcimoniosa foi feita no software TNT 1.1 (GOLOBOFF et al., 2008), com 100 árvores retidas através do esquema de busca por árvores denominado *New Technology Search* que além de métodos rápidos e eficazes de busca utilizando a parcimônia, permite uma flexibilidade quanto à combinação de diferentes algoritmos. Dessa forma, existe uma combinação adequada de algoritmos para cada tipo de matriz, com relação à quantidade de táxons terminais pelo programa TNT e que são descritos abaixo:

Ratchet Parsimony (NIXON, 1999) – esse algoritmo começa com uma árvore gerada e passando por uma sessão de TBR (tree bisection reconnection), conservando em memória apenas uma ou duas árvores. Essas árvores são usadas como pontos de partida para uma busca interativa. Posteriormente, um grupo de caracteres é selecionado aleatoriamente e a matriz é perturbada (tipicamente, o peso dos caracteres é aumentado ou diminuído). A busca então é feita com a matriz perturbada e uma ou poucas árvores são mantidas. Os pesos dos caracteres

então voltam ao normal, e utilizando a árvore obtida anteriormente como ponto de partida, a busca é realizada novamente, o procedimento é repetido até que se encontre(m) a(s) árvore(s) ótima(s) com a matriz não perturbada. Foram utilizados os valores de *default*, exceto para o número total de interações, igual a 200 e fase de perturbação em que utilizamos o valor 8 para *up/down-weighting prob.*

Tree-Drifting (DFT) (GOLOBOFF, 1999) – com esse algoritmo árvores subótimas são aceitas durante a busca, com certa probabilidade. Essa probabilidade é baseada no *relative fit difference* e na diferença do comprimento entre a solução anterior e a seguinte. Foram utilizados os valores de *default*, exceto o número de ciclos que adotamos o valor 20.

Tree-fusing (TF) (GOLOBOFF, 1999) – a ideia básica do tree-fusing é a troca de subgrupos entre diferentes árvores, sendo que os subgrupos devem ser idênticos. Um subgrupo compreende todos os grupos com cinco ou mais táxons presente no consenso das duas árvores e que não apresentam dicotomias resolvidas. Foram adotados 10 *rounds*.

Sectorial Searches (SS) (GOLOBOFF, 1999) – baseia-se na seleção de diferentes setores de uma árvore e analisa-os separadamente. Se um arranjo melhor for encontrado ele é substituído na árvore inteira. Os setores podem ser obtidos de duas formas, aleatoriamente (random sectorial searches – RSS) ou baseada no consenso (consensus-based sectorial searches CSS), as duas formas podem ser utilizadas juntas (mixed sectorial searches MSS). Usamos o valor 0 para *random seed*.

Assim, a análise nesse trabalho foi conduzida com a combinação dos quatro algoritmos citados. Os caracteres foram tratados sob dois esquemas de pesagem: pesos iguais e pesagem implícita (GOLOBOFF, 1993; GOLOBOFF et al., 2008a). A pesagem implícita atribui pesos diferenciais aos caracteres em função do seu grau de incongruência em relação aos demais caracteres, concomitantemente a busca de árvores mais parcimoniosas. É dado peso mais baixo para os caracteres com maior incongruência e peso mais alto aos caracteres com maior congruência, com isso a topologia inicial é dada exclusivamente pelos caracteres de alta congruência (AMORIM, 2002). Podem ser utilizados diferentes valores para a constante de concavidade “K”, sendo que quanto mais alto o valor de K menor a diferença entre os pesos dos caracteres sem pesagem implícita e com pesagem implícita. Foram testados os valores para K de 1 a 10 para verificar o comportamento das topologias de árvores obtidas sob os diferentes valores de K (GOLOBOFF, 2008). Também foi empregado o método de Remostragem simétrica discutido por Goloboff et al. (2003) para investigar o suporte dos clados encontrados a partir da pesagem implícita dos caracteres bem como a congruência de topologias para os diferentes valores de K.

O software Winclada 1.89 (NIXON, 2002) foi usado como interface gráfica para melhor interpretação das transformações dos caracteres. Para edição das filogenias obtidas foi utilizado o software Fig Tree Drawing Tool v1. 3.1. (2006-2009, RAMBAUT).

3. Resultados e Discussão

3.1. Caracterização morfológica

A lista de caracteres informativos obtidos é apresentada abaixo. O estudo dos 38 terminais resultou em uma matriz com 88 caracteres (Tabela 1), sendo 32 referentes à morfologia da cabeça, quatro referentes ao propódeo, 20 ao tórax, 23 ao metassoma, quatro às asas e cinco caracteres modificados de Kimsey (1992), referentes à genitália e estruturas adjacentes. Apenas os caracteres 71, 73, 74 e 75 foram tratados como aditivos.

Lista de caracteres parcialmente ilustrada:

Observação: Os pelos foram considerados densos quando cobriam o exoesqueleto da região analisada quase completamente e esparsos quando era possível observar o exoesqueleto através dos pelos.

As ilustrações apresentadas foram feitas de maneira simplificada, para melhor visualização das estruturas.

Cabeça

1. Comprimento dos pelos na região posterior da cabeça: curtos (0), longos (1).
2. Pelos na região posterior da cabeça: densos (0), esparsos (1).
3. Comprimento dos pelos no vértex: curtos (0), longos (1).
4. Pelos no vértex: densos (0), esparsos (1).
5. Comprimento dos pelos na fronte (região entre os dois olhos e entre o clipeo e as antenas): curtos (0), longos (1). (Figura 12).
6. Pelos na fronte: densos (0) (Fig. 12 - A), esparsos (1) (Fig. 12 - B).



Figura 12 - Detalhe da cabeça. A: *Aelurus grandis*. Detalhe da frente em vista frontal. Seta vermelha indicando frente com pelos densos e longos. B: *Ornepetes* sp.2. Seta vermelha indica frente com pelos esparsos e longos.

7. Setas no ápice do olho composto (um ou dois pelos finos e eretos localizados na região apical do olho composto e que se destacam dos outros pelos presentes na cabeça): ausente (0), presente (1).

8. Faixa amarela na margem externa da frente: ausente (0) (Figura 13 - A), presente (1) (Figura 13 - B).

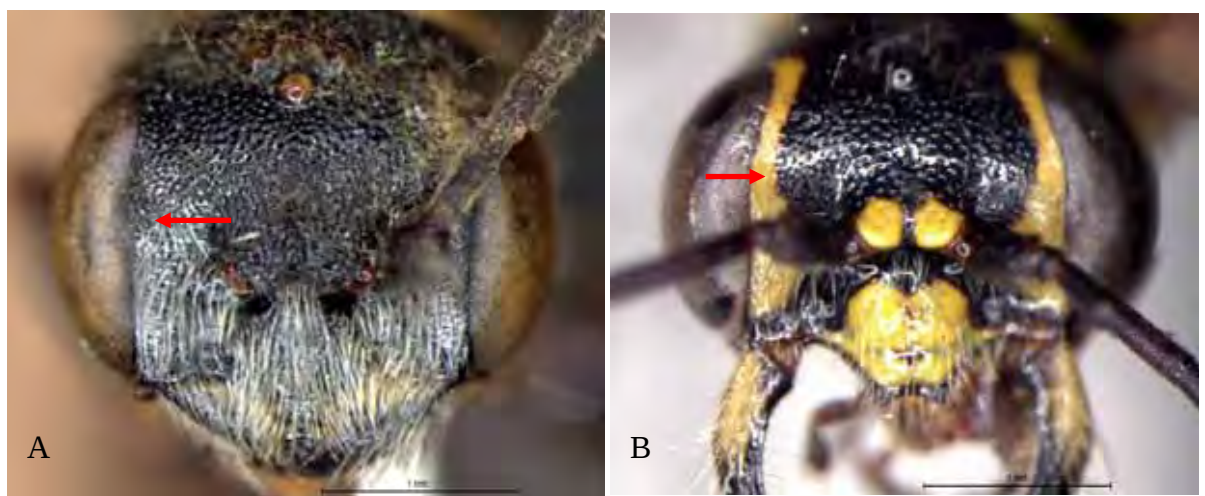


Figura 13 - Detalhe da cabeça. A: *Rostrynnus tarsatus*. Detalhe da frente em vista frontal. Seta vermelha indica ausência de faixa amarela na margem externa da frente. B: *Scotaena fastuosa*. Seta vermelha indica a faixa amarela na margem externa da frente.

9. Faixa amarela na margem externa do olho composto: ausente (0), presente (1).

10. Mancha amarela na região posterior da cabeça ausente (0), presente (1) (Figura 14).



Figura 14 - Occipício. *Pseudelaphroptera quadrizonata*. Detalhe da região posterior da cabeça em vista dorsal. Seta indica a mancha amarela na região posterior da cabeça.

11. Carena occipital: ausente (0), presente (1) (Figura 15).



Figura 15 – Cabeça em vista lateral. *Scotaena genisei*. Detalhe da cabeça em vista lateral. Seta vermelha indica a presença de carena occipital.

12. Projeção frontal (região frontal da carapaça cefálica): ausente (0) (Figura 16 - A), presente (1) (Figura 16 - B).

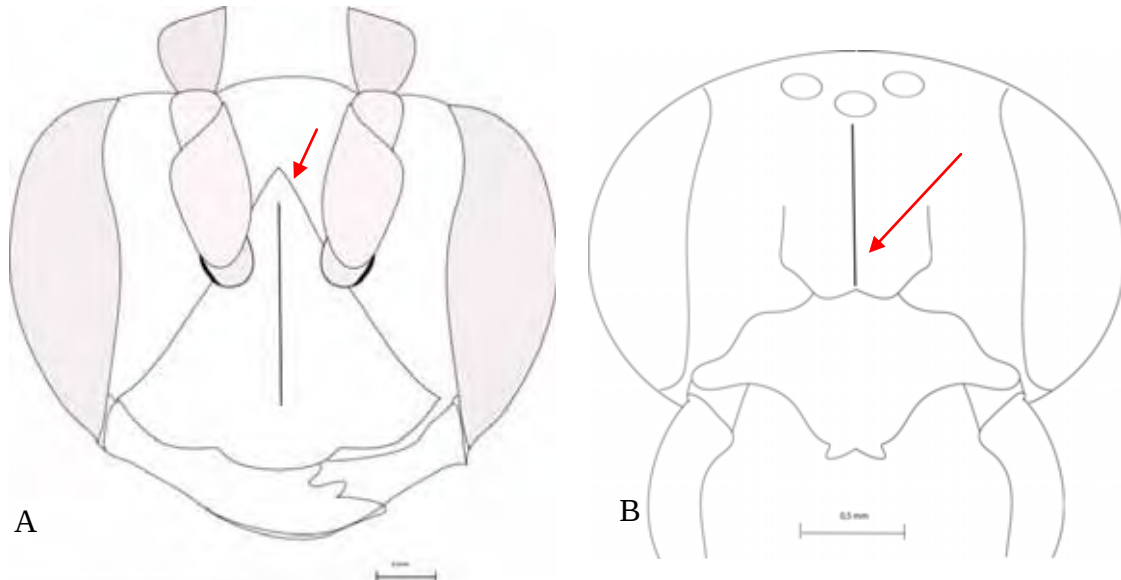


Figura 16 – Cabeça. A: *Diamma australis*. Detalhe da cabeça em vista frontal. Seta vermelha indica a região da carapaça cefálica sem projeção frontal. B: *Scotaena fastuosa*. Seta indica a região da carapaça cefálica com projeção frontal presente.

13. Carapaça cefálica projetando-se frontalmente: em forma de placa única sobre a inserção das antenas (0) (Figura 17 - A), projeção dividida apicalmente para a inserção de cada uma das antenas (1) (Figura 17 - B, C).

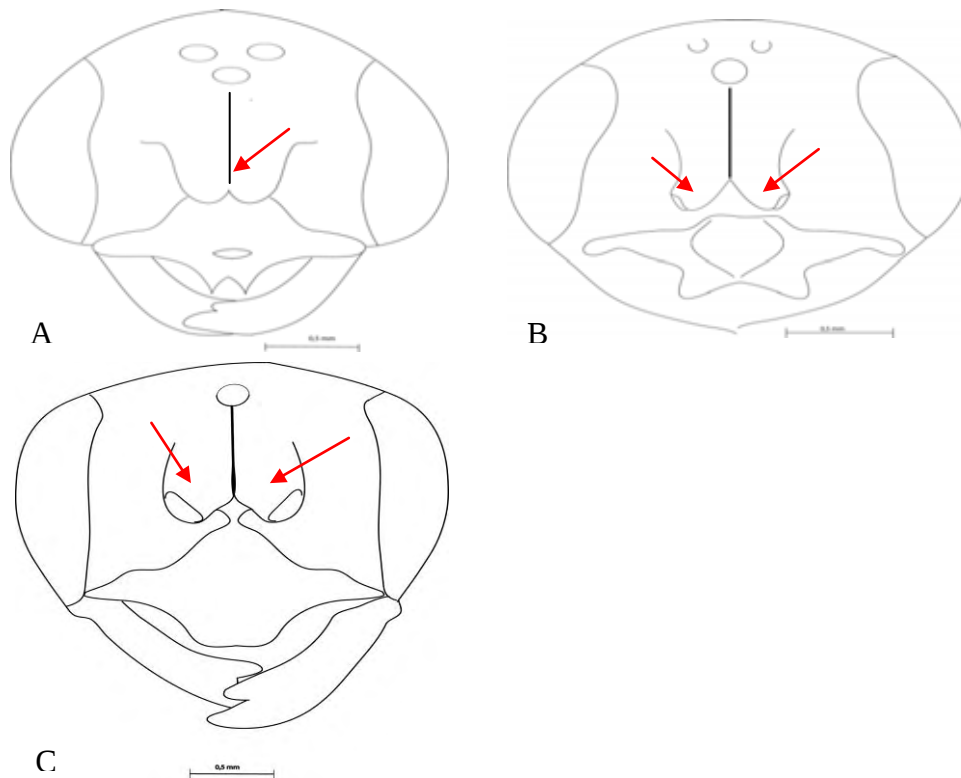


Figura 17 – Cabeça. A: *Ornepetes* sp.1. Detalhe da cabeça em vista frontal. Seta vermelha indica a projeção frontal na carapaça cefálica em forma de placa única posicionada sobre a

inserção das antenas. B: *Elaphroptera fuscata*. C: *Anodontyra haarupi*. Em B e C cada uma das setas vermelhas indica a projeção frontal dividida apicalmente onde se inserem as antenas.

14. Um nódulo sobre cada uma das inserções antenais: ausente (0), presente (1) (Figura 18).

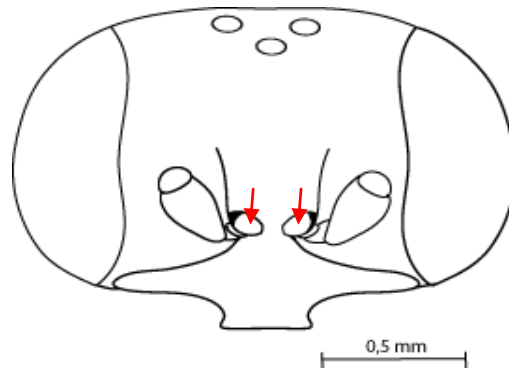


Figura 18 - *Aelurus albofascius*. Detalhe da cabeça em vista frontal. Setas vermelhas indicam a presença de nódulos sobre cada uma das inserções antenais.

15. Clípeo com a região central da margem posterior projetando-se apicalmente: ausente (0), presente (1) (Figura 19 - A, B, C, D).

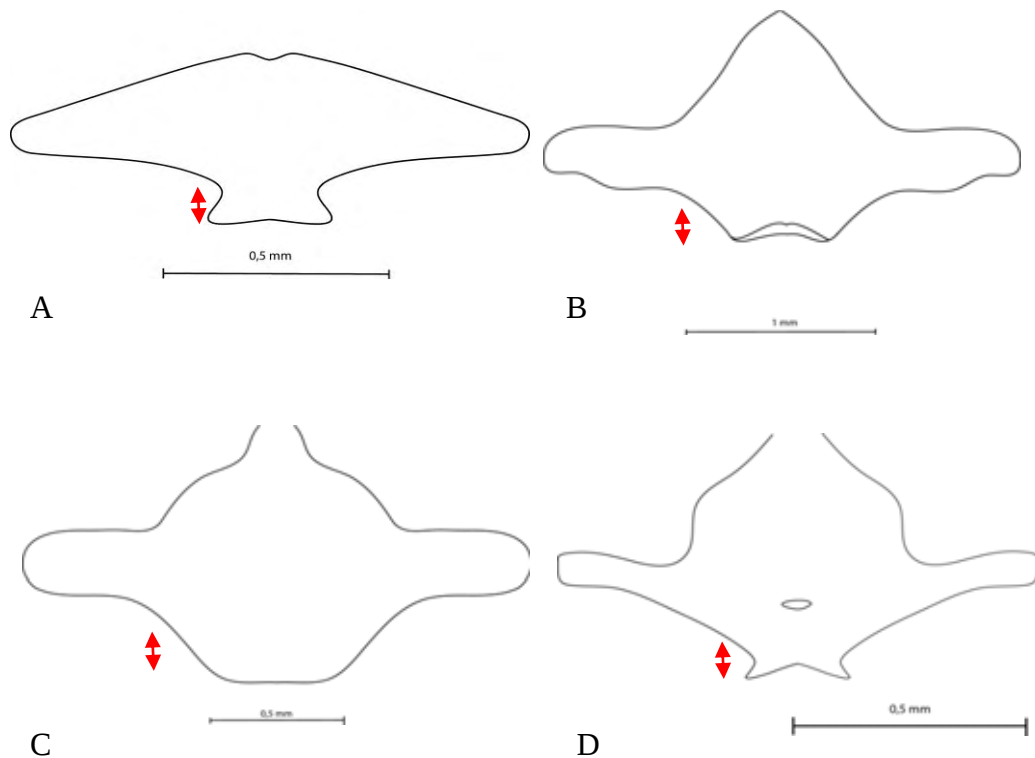


Figura 19 - Detalhe do clípeo. A: *Aelurus albofascius*. B: *Anodontyra tricolor*. C: *Parelaphroptera haarupi*. D: *Scotaena duckei*. Clípeo em vista frontal. Setas duplas vermelhas indicam a região central apical do clípeo que se projeta apicalmente.

16. Modificação da região central da margem posterior do clípeo quando projetada apicalmente: margem reta (0) (Figura 20 - A), projeção retangular sobreposta ao clípeo (1) (Figura 20 - B), dentes (2) (Figura 20 - C).

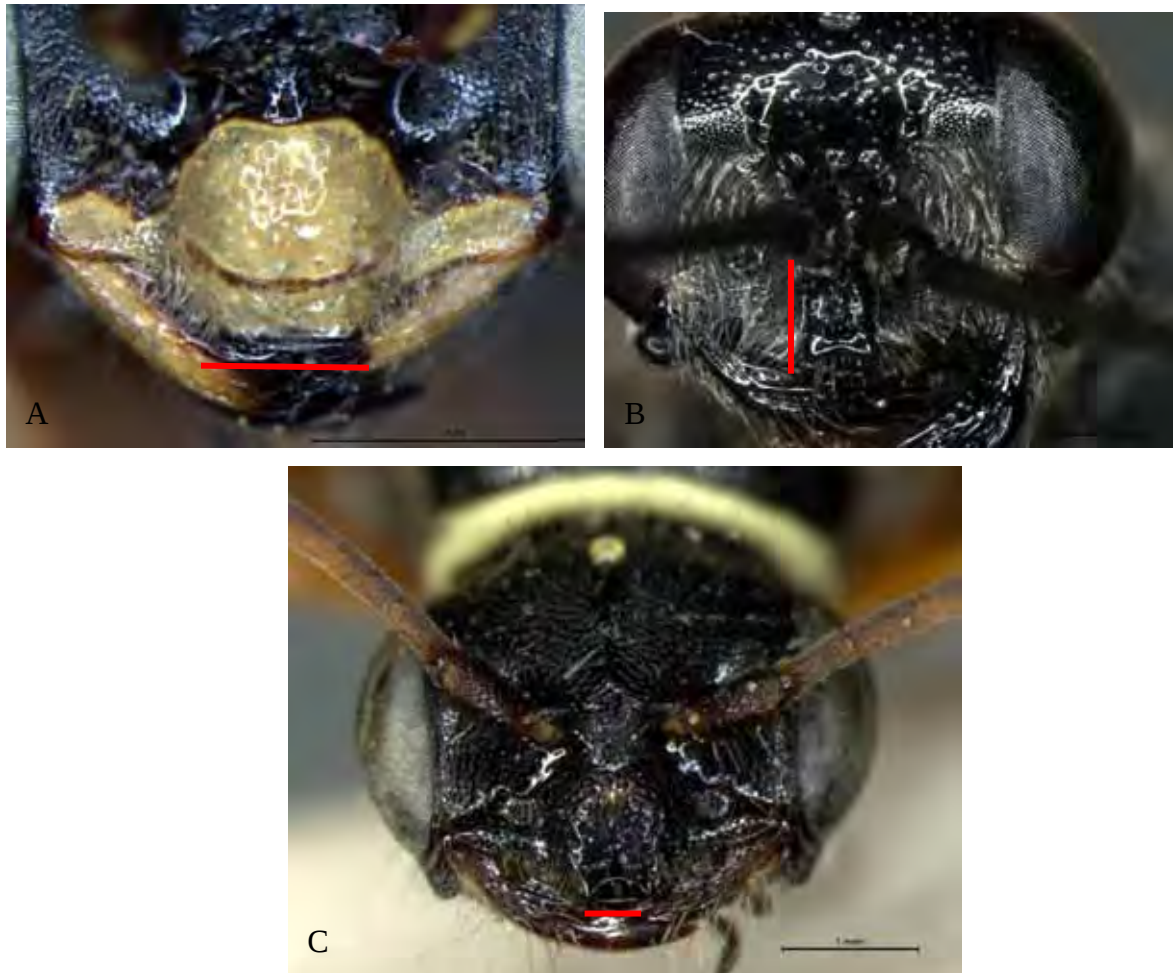


Figura 20 – Clípeo. A: *Parelaphroptera haarupi*. B: *Aelurus grandis*. C: *Pseudelaphroptera clarazina*. Detalhe do clípeo em vista frontal. Linhas vermelhas destacando as modificações na região central apical da margem posterior do clípeo. Em A, margem reta, em B, projeção retangular sobreposta ao clípeo e em C, presença de dentes.

17. Formato dos dentes na projeção frontal apical do clípeo: sutis, visualizados como uma sinuosidade, (0) (Figura 21 - A), arredondados (1) (Figura 21 - B), pontiagudos (2) (Figura 21 - C).

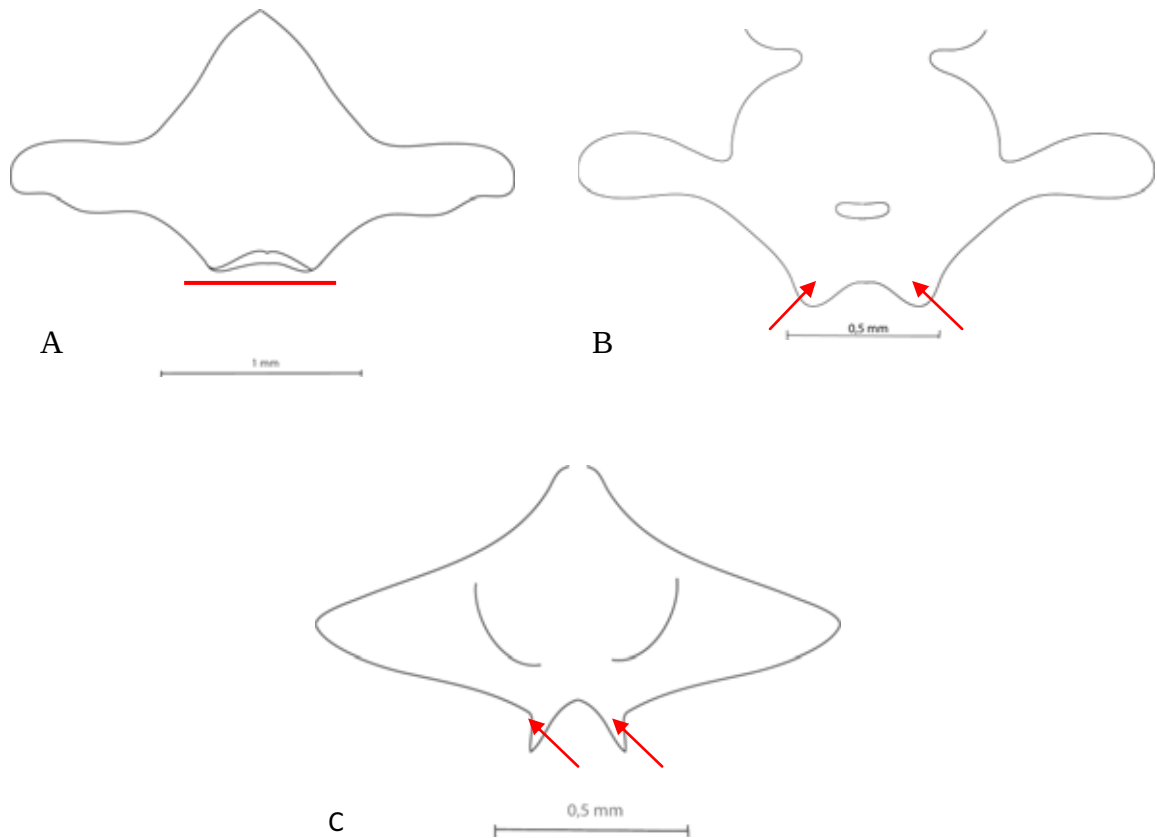


Figura 21 – Clípeo. A: *Anodontyra tricolor*. B: *Scotena fastuosa*. C: *Pseudelaphroptera chilenses*. Clípeo em vista frontal. Em A, linha vermelha destaca a presença de dentes muito sutis, que se apresentam como uma sinuosidade na margem posterior do clípeo. Em B, setas vermelhas indicam a presença de dentes arredondados e em C, setas vermelhas indicam a presença de dentes acuminados.

18. Se dentes acuminados: curtos (0) (Figura 22 - A), longos (1) (Figura 22 - B).

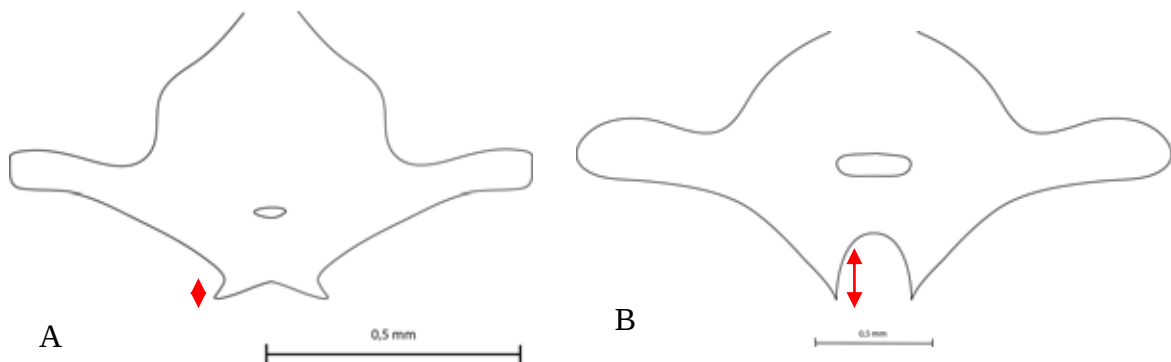


Figura 22 – Clípeo. A: *Scotena duckei*. B: *Scotena flavovariegata*. Clípeo em vista frontal. Setas vermelhas indicando as diferenças de comprimento dos dentes na região apical da margem posterior do clípeo. Em A curtos e em B longos.

19. Quando o clípeo não se projeta apicalmente, invaginação na região central: ausente (0), presente (1) (Figura 23 - A, B).

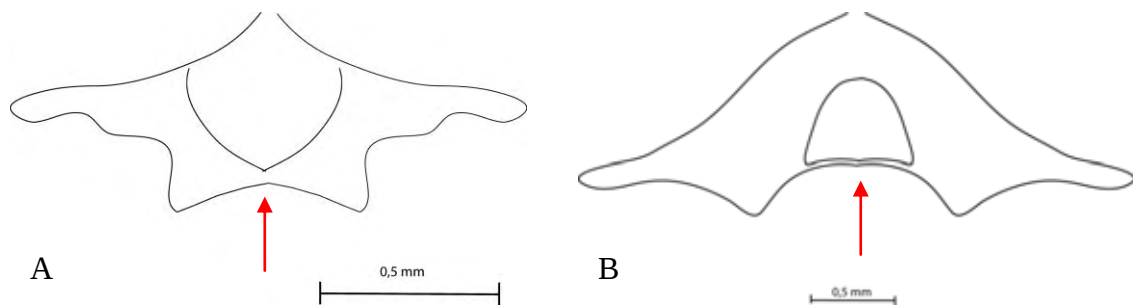


Figura 23 – Clípeo. A: *Elaphroptera fuscata*. B: *Elaphroptera atra*. Detalhe do clípeo em vista frontal. Setas vermelhas indicam a presença de invaginação na região central da margem posterior do clípeo.

20. Projeção na região central superior do clípeo: ausente (0) (Figura 24 - A), presente (1) (Figura 24 - B).

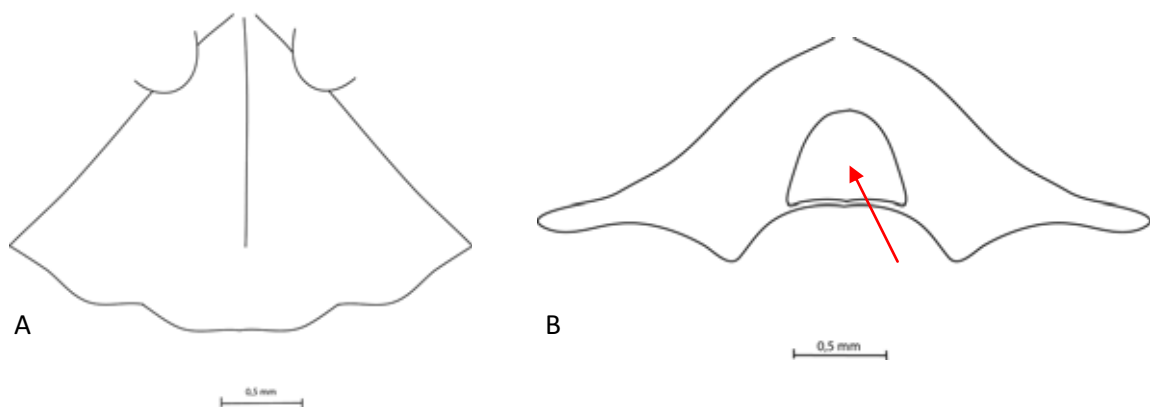


Figura 24 – Clípeo. A: *Diamma australlis*. B: *Elaphroptera atra*. Detalhe do clípeo em vista frontal. Em B seta vermelha indica a presença de projeção na região central superior do clípeo, ausente em A.

21. Quando não há projeção, forma da região central superior do clípeo: reta (0) (Figura 25 – A), bojuda (1) (Figura 25 – B).

22. Mancha amarela sobre o clípeo: presente (0) (Figura 25 - B) ausente (1) (Fig 25 - A).

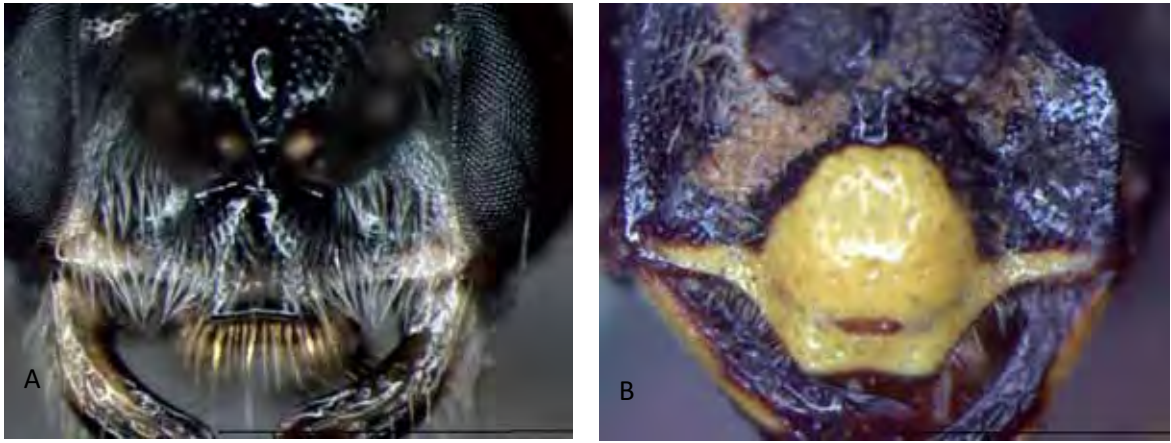


Figura 25 – Clípeo. A: *Aelurus albofascius*. B: *A. haarupi*. Detalhe do clípeo em vista frontal. Em B é possível notar a região bojuda na área central superior do clípeo que aparece reta em A.

- 23. Comprimento dos pelos no clípeo: curtos (0), longos (1).
- 24. Pelos no clípeo: densos (0), esparsos (1).
- 25. Abertura em forma de fosseta no clípeo ausente (0) (Figura 26 – A), presente (1) (Figura 26 – B).

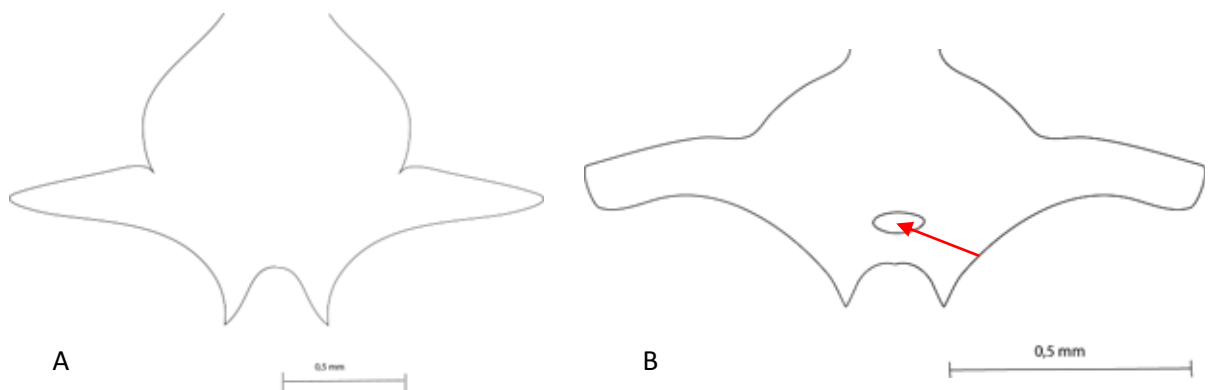


Figura 26 – Clípeo. A: *Scotaena pubescens*. B *Scotaena* sp. 2. Detalhe do clípeo em vista frontal. Seta vermelha indica em B a presença de abertura em forma de fosseta no clípeo, ausente em A.

- 26. Pontuação do clípeo: densos (0), esparsos (1).
- 27. Pontuação do clípeo: profunda (0), rasa (1).
- 28. Posição das mandíbulas em relação ao clípeo: mandíbulas cruzadas próximas ao clípeo (0) (Figura 27 – A), mandíbulas cruzadas afastadas do clípeo (1) (Figura 27 – B).

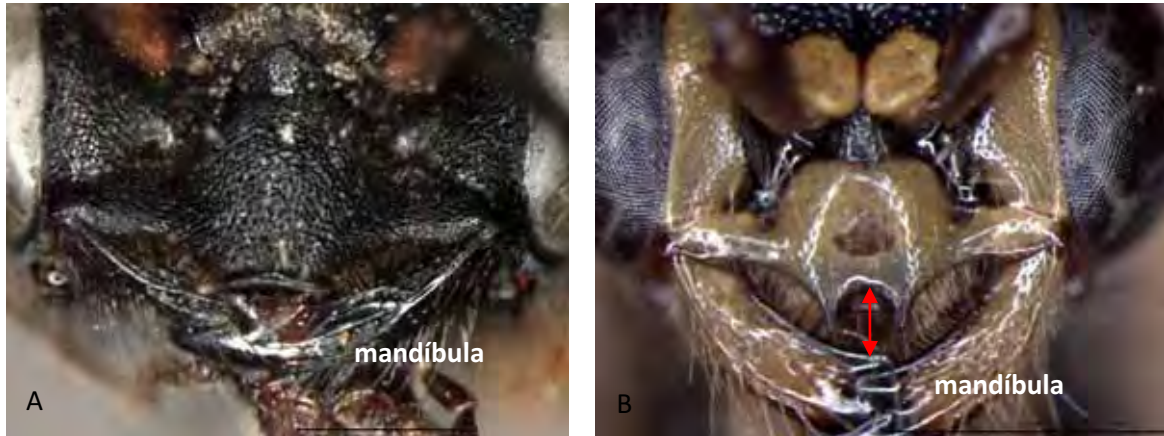


Figura 27 – Mandíbulas. A: *Anodontyra tricolor*. B: *Ornepetes* sp. 2. Detalhe do clipeo e mandíbulas em vista frontal. Em A, mandíbulas próximas ao clipeo e em B mandíbulas afastadas do clipeo, espaço entre as peças bucais destacado pela seta vermelha.

29. Comprimento dos pelos na mandíbula: longos (0), curtos (1).
30. Pelos na mandíbula: densos (0), esparsos (1).
31. Linha frontal: ausente (0), presente (1) (Figura 28).

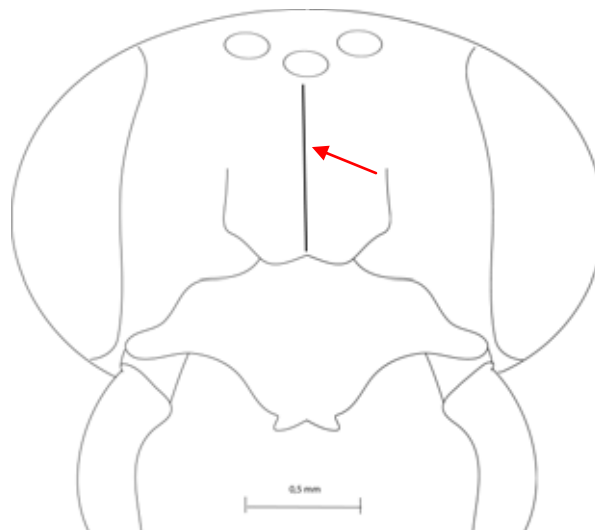


Figura 28 – Cabeça. *Scotaena fastuosa*. Cabeça em vista frontal e seta vermelha indicando a presença linha frontal.

32. Quando presente, comprimento da linha frontal: do ápice da projeção frontal até o ocelo mediano (0), apenas entre as projeções frontais (1).

Propódeo

33. Concavidade do propódeo: convexo (0), achatado dorso-posteriormente (1).
34. Pontuação no propódeo: profunda (0), rasa (1), propódeo com estrias (2).

35. Pontuação no propódeo: densa (0), esparsa (1).

36. Mancha amarela no propódeo: ausente (0), presente (1), propódeo inteiramente amarelo (2).

Tórax

37. Pontuação no pronoto: profunda (0), rasa (1).

38. Comprimento dos pelos no pronoto: longos (0), curtos (1).

39. Largura do pronoto em vista dorsal: estreito (quando a margem occipital e mesoscutal do pronoto se tocam) (0), largo (quando a margem occipital e mesoscutal não se tocam) (1) (Figura 29).

40. Carena pronotal occipital: ausente (0), presente (1) (Figura 29).

41. Carena pronotal mesoscutal: ausente (0), presente (1).

42. Faixa amarela pronotal occipital: ausente (0), presente (1) (Figura 29), pronoto inteiramente amarelo (2).

43. Faixa amarela pronotal mesoscutal: ausente (0) (Figura 29), presente (1).

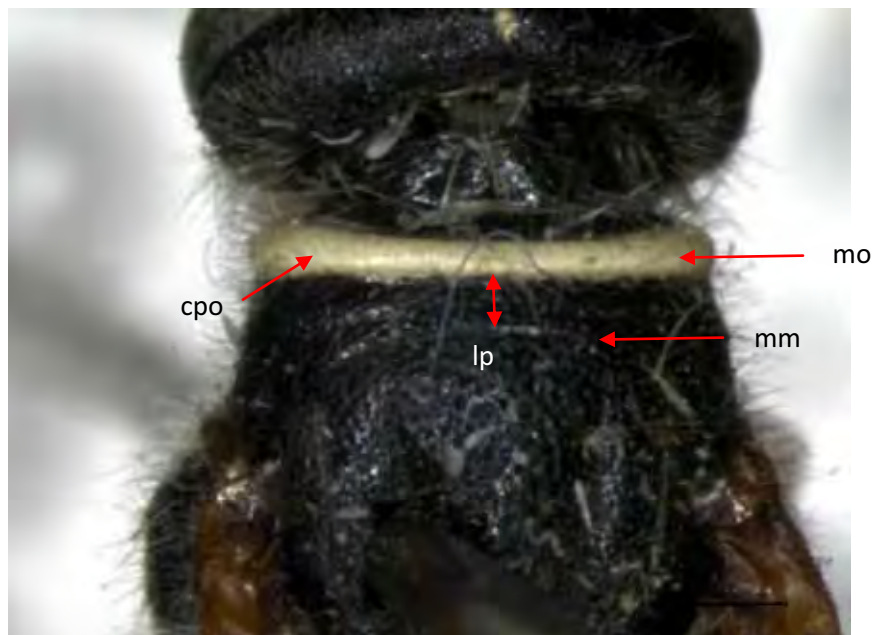


Figura 29 – Pronoto. *Pseudelaphroptera quadrizonata*. Detalhe do pronoto em vista dorsal. Setas vermelhas indicam as regiões observáveis do pronoto. cpo: carena pronotal occipital. lp: largura do pronoto. mm: margem mesoscutal do pronoto. mo: margem occipital do pronoto.

44. Formato das lamelas mesepisternais: triangulares com o ápice arredondado (0), triangulares (1).

45. Comprimento das lamelas mesepisternais: lamelas muito curtas (0), lamelas curtas (1), lamelas longas (1).

46. Sulco transversal no mesepisterno em vista lateral: ausente (0), presente (1) (Figura 30).

47. Fóvea no mesepisterno em vista lateral: ausente (0), presente (1) (Figura 30).



Figura 30 - Mesepisterno. *Scotaena* sp. Detalhe do mesepisterno em vista lateral. Setas vermelhas indicam a presença de sulco no mesepisterno (sm) e presença de fóvea no mesepisterno (fm). Fotografia menor com círculo vermelho indica a região correspondente destacada.

48. Mancha amarela no escutelo: ausente (0), presente (1).

49. Comprimento dos pelos no mesoscuto: longos (0), curtos (1).

50. Pelos no mesoscuto: densos (0), esparsos (1).

51. Comprimento dos pelos na tíbia anterior: curtos (0), longos (1).

52. Fileira longitudinal de espinhos na face externa na tíbia posterior: ausente (0), presente (1).

53. Serrilhado disposto longitudinalmente na face externa da tíbia posterior: ausente (0) (Figura 31 - A), presente (1) (Figura 31 - B).

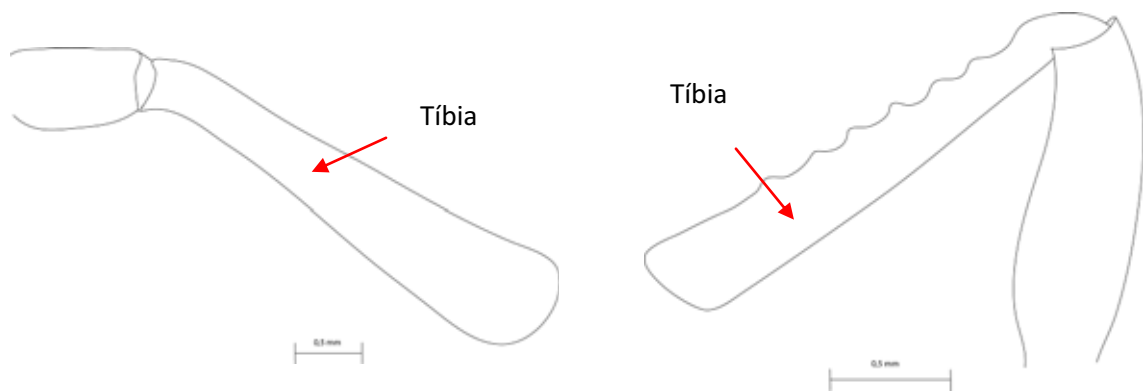


Figura 31 - Tíbia. A: *Anodontyra tricolor*. B: *Scotaena genisei*. Detalhe da tíbia posterior em A, sem serrilhado e em B com serrilhado na margem externa.

- 54. Pelos na tíbia média: densos (0), esparsos (1).
- 55. Serrilhado disposto na face externa da tíbia média: ausente (0), presente (1).
- 56. Fêmur posterior se alongando lateralmente sobre a tíbia média: ausente (0) (Figura 32 - A), presente (1) (Figura 32 - B).

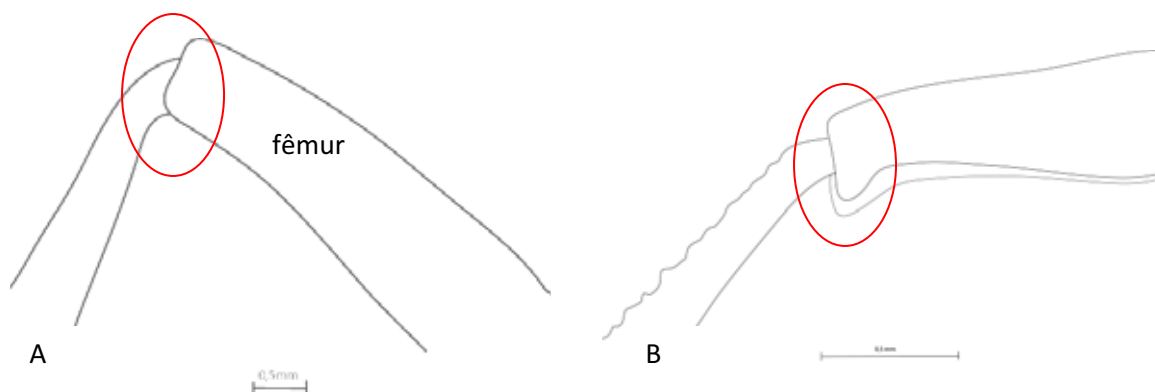


Figura 32 - Junção fêmur-tibial. A: *Diamma australis*. B: *Ornepetes* sp.2. Círculo vermelho destacando detalhe da junção fêmur tibial posterior. Em A, fêmur não se alonga sobre a tíbia e em B o fêmur se alonga lateralmente sobre a tíbia.

Metassoma

- 57. Comprimento dos pelos nos tergitos metassomais: curtos (0), longos (1).
- 58. Comprimento dos pelos nos esternitos metassomais: curtos (0), longos (1).
- 59. Tufo de pelos no 5º esternito: ausente (0), presente (1).
- 60. Pelos no metassoma: densos (0), esparsos (1).
- 61. Tergos abdominais com aparência nodosa: presente (0), ausente (1).
- 62. Manchas amarelas nos tergos metassomais: presente (0), ausente (1).

63. Tergos abdominais com coloração vermelho-acastanhado: metassoma inteiramente vermelho acastanhado (0), metassoma vermelho-acastanhado exceto I e V que são pretos (1), tergos Vi e Vii castanhos (2) e os outros segmentos pretos.

64. Pontuação nos tergos metassomais: densa (0), esparsa (1), sem pontuação, com estrias (2).

65. Pontuações nos tergos metassomais: profunda (0), rasa (1).

66. Margem posterior do epipígio com carena: ausente (0) (Figura 33 - A), presente (1) (Figura 33 - B).

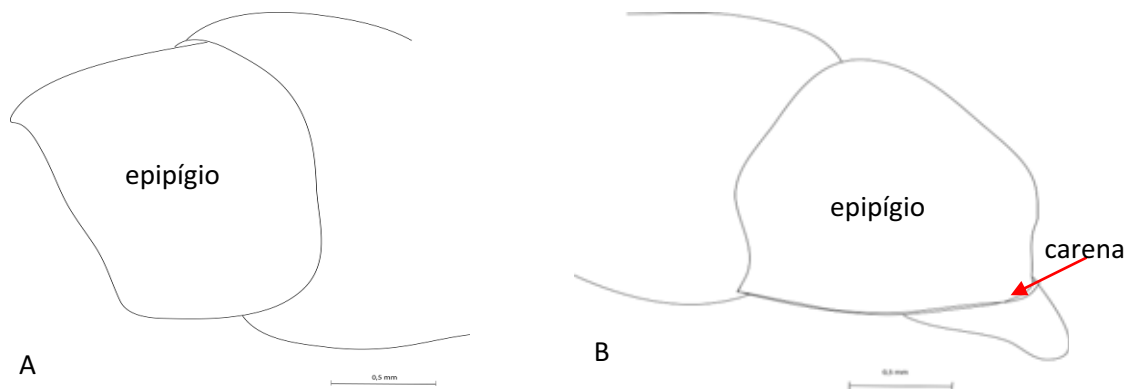


Figura 33 - Epipígio. A: *Ornepetes semisincta*. B: *Scotaena* sp.1. Detalhe do epipígio em vista lateral. Em B, seta vermelha indica a presença de carena na margem posterior do epipígio, ausente em A.

67. Carena longitudinal lateral no epipígio: ausente (0) (Figura 34-A), presente (1) (Figura 34 - B).

68. Epipígio em forma de placa achatada dorsoventralmente sobre o hipopígio: ausente (0) (Figura 34 - A), presente (1) (Figura 34 - B).

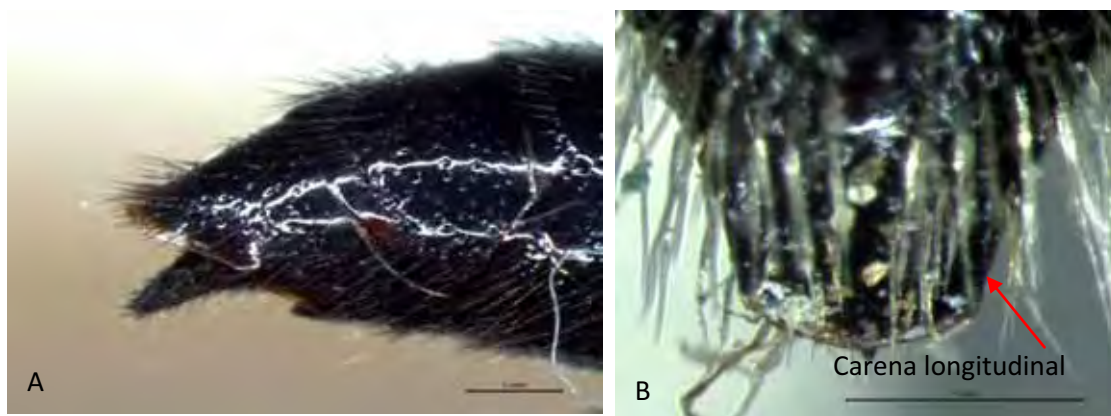


Figura 34 – Epipígio. A: *Aelurus grandis*. B: *Elaphroptera atra*. Detalhe do epipígio. A, vista lateral sem carena longitudinal lateral. B, vista dorsal. Seta vermelha indicam a presença de carena longitudinal lateral.

69. Margens laterais do epipígio convergentes formando uma estrutura aproximadamente triangular: ausente (0) presente (1).

70. Placa hipopigial aproximadamente elíptica: presente (0) (Figura 35 - A, B, C), ausente (1).

71. Quando a placa hipopigial é elíptica: fileira de espinhos em toda a margem posterior (0) (Figura 35 - B), ápice formando ângulo (1) (Figura 36 - C).

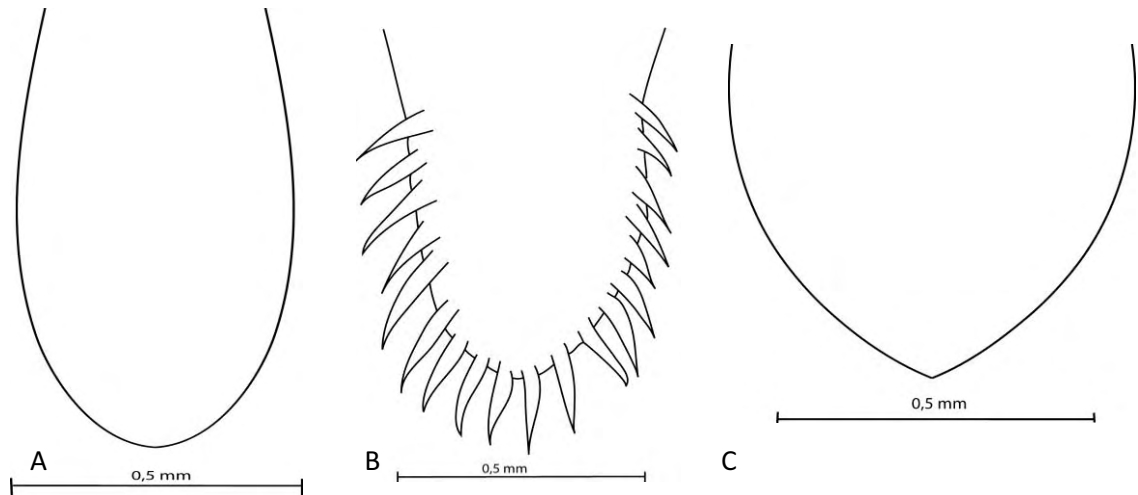


Figura 35 - Hipopígio. A: *Diamma australis*. B: *Aelurus gauyi*. C: *Scotaena* sp.1. Vista dorsal da placa hipopigial, todas com formato aproximadamente elíptico. A: placa hipopigial sem modificações, B: com fileira de espinhos na margem posterior e C com ângulo no ápice.

72. Quando a placa hipopigial não é elíptica, margem posterior reta: presente (0) (Figura 36 - A e B), ausente (1).

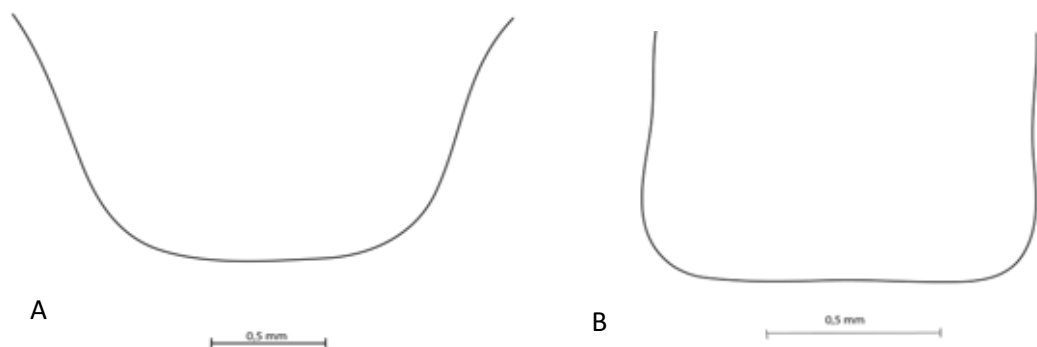


Figura 36 - Hipopígio. A: *Anontyra tricolor*. B: *Parelaphroptera haarupi*. Placa hipopigial não elíptica com a margem posterior reta.

73. Modificações da margem posterior do hipopígio quando esta não é reta: duas invaginações laterais (0) (Figura 37 - A), uma invaginação central (1) (Figura 37 - B), uma evaginação central (1) (Figura 37 - C).

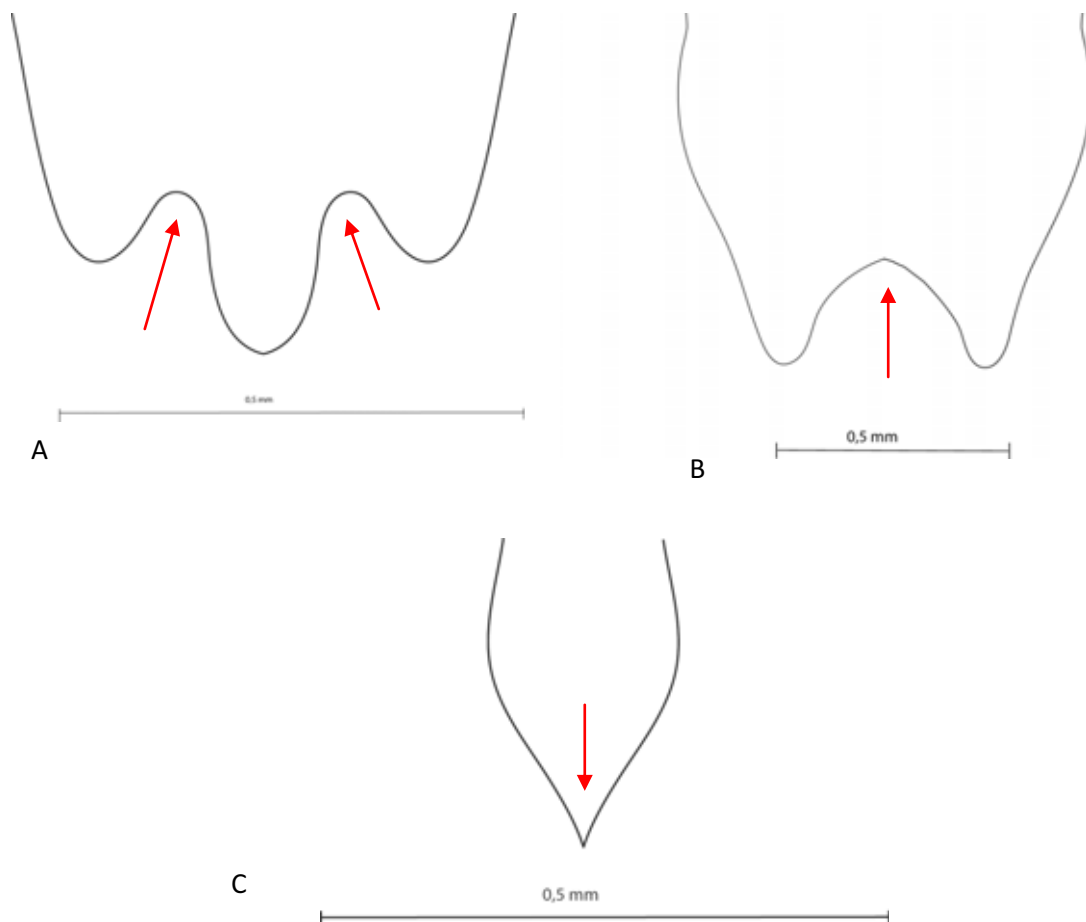


Figura 37 - Hipopígio. A: *Pseudelaphroptera quadrizonata*. B: *Ornepetes* sp.2. C: *Ornepetes albonotata*. Placa hipopigial em vista dorsal. Em A as setas vermelhas indicam as duas invaginações nas laterais na margem posterior do hipopígio, em B uma invaginação central e em C uma evaginação central.

74. Se duas invaginações laterais presentes na margem posterior do hipopígio: invaginações sutis, formando um dente central longo (0) (Figura 38 - A), invaginações evidentes formando dois dentes laterais menores e um central mais longo (1) (Figura 38 - B), invaginações profundas formando três dentes aproximadamente com o mesmo tamanho (2) (Figura 38 - C).

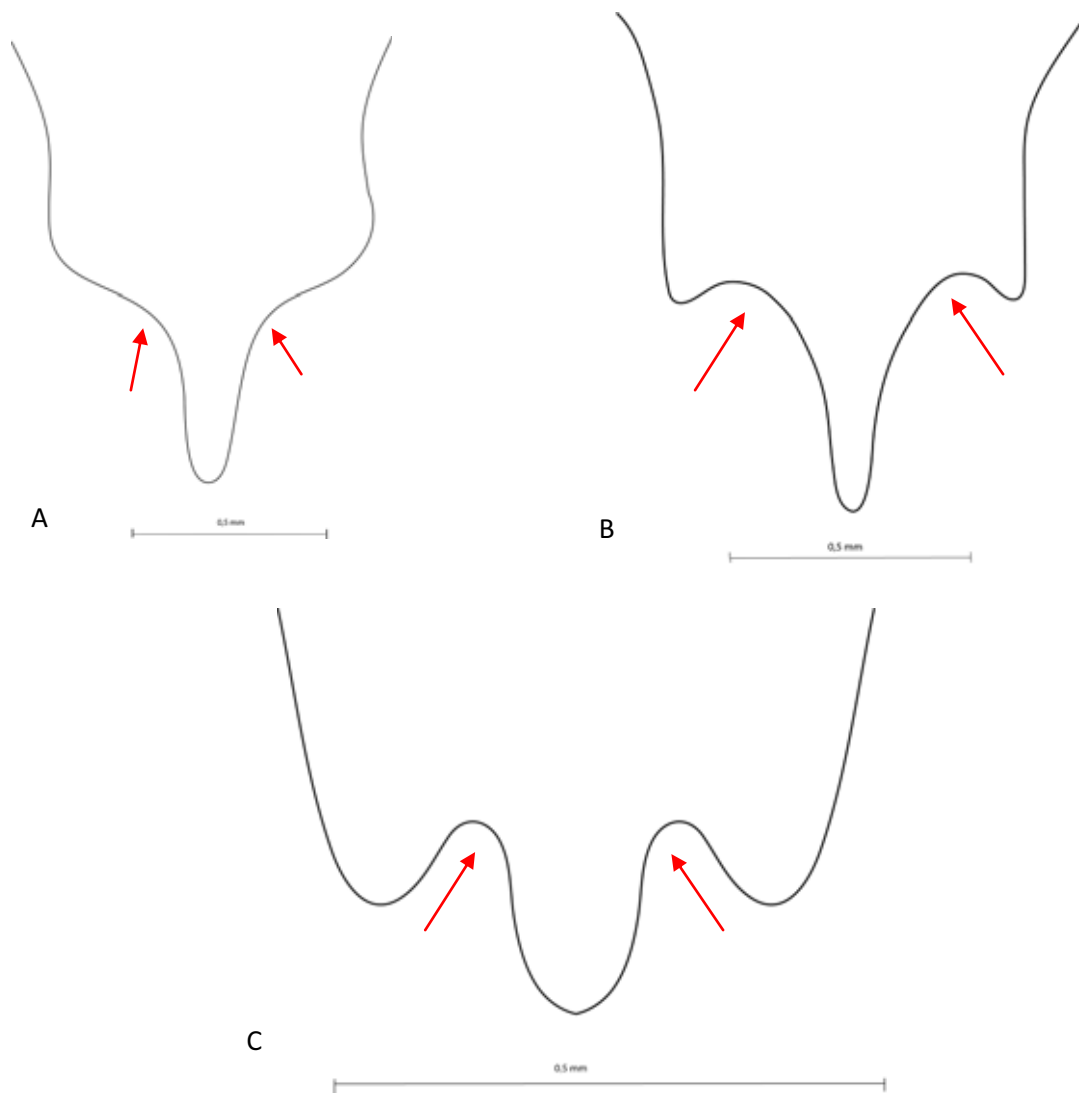


Figura 38 - Hipopígio. A: *Parelaphroptera rollei*. B: *Parelaphroptera* sp. C: *Parelaphroptera quadrizonata*. Placa hipopigial em vista dorsal. Em a setas vermelhas indicam duas invaginações sutis, formando um dente central longo, em B, invaginações evidentes formando dois dentes laterais menores e um central mais longo e em C invaginações profundas formando três dentes aproximadamente com o mesmo tamanho.

75. Invaginação central na margem posterior do hipopígio: pequena, quando a margem é sinuosa, (0) (Figura 39 - A), grande, formando dois dentes laterais, (1) (Figura 39 - B).

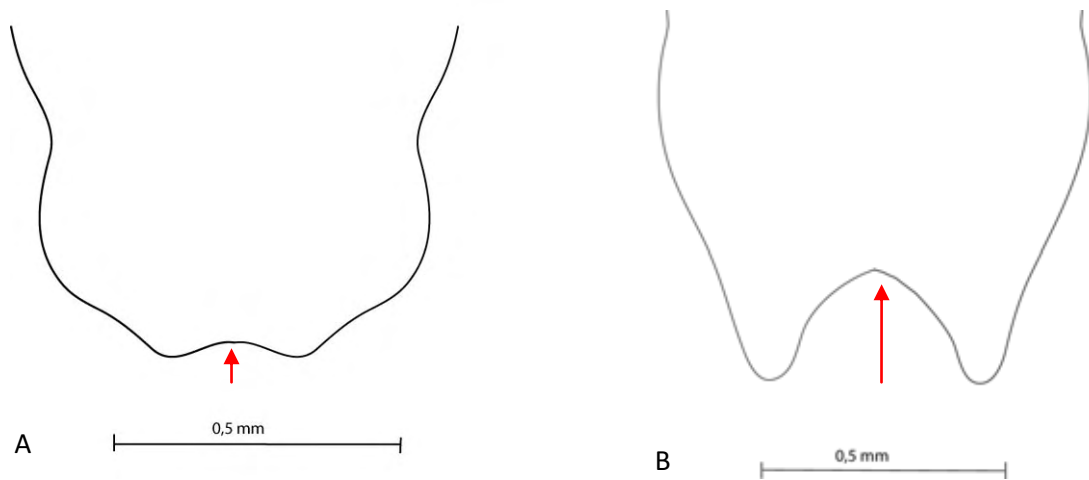


Figura 39 - Hipopígio. A: *Scotaena flavovariegata*. B: *Ornepetes* sp.2. Placa hipopigial em vista dorsal com invaginação central, em A invaginação sutil e em B com invaginação evidente.

76. Evaginação na margem posterior do hipopígio: curta, formando um denticulo na região central, (0) (Figura 40 - A), longa, formando um dente único na região central, (1) (Figura 40 - B).

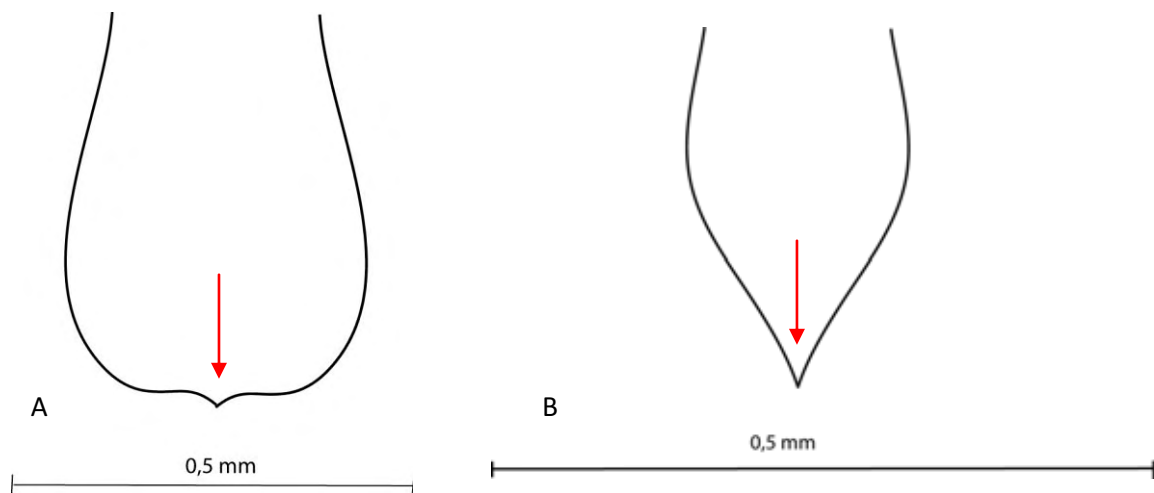


Figura 40 - Hipopígio. A: *Ornepetes semisincta*. B: *Ornepetes albonotata*. Placa hipopigial em vista dorsal. A seta vermelha em A, indica evaginação sutil na região central da margem posterior e em B evaginação alongada.

77. Dente com ângulo agudo localizado na região central da margem posterior do hipopígio: ausente (0), presente (1) (Figura 41).

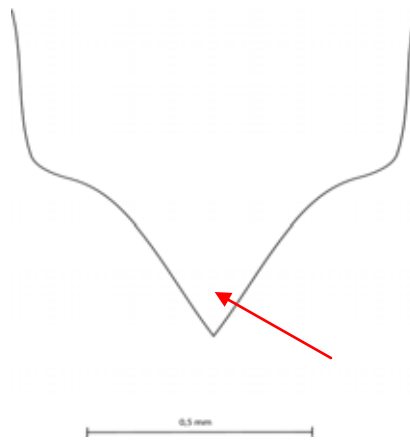


Figura 41 - Hipopígio. *Elaphroptera hylanipenis*. Placa hipopigial em vista dorsal e seta vermelha indica a presença de um dente com ângulo agudo no ápice da margem posterior.

78. Concavidade do hipopígio achatado (0), côncavo (1).

79. Estrias no hipopígio: ausente (0), presente (1).

Asas

80. 1ª célula marginal: fechada, quando mv alcança o estigma, (0) (Figura 42 - A), aberta (quando mv termina na intersecção com tcb) (1) (Figura 42 - B).

81. Intersecção de mv e tcb: não forma ângulo, a intersecção é arredondada (0) (Figura 42 - B), forma um ângulo (1) (Figura 42 - A).

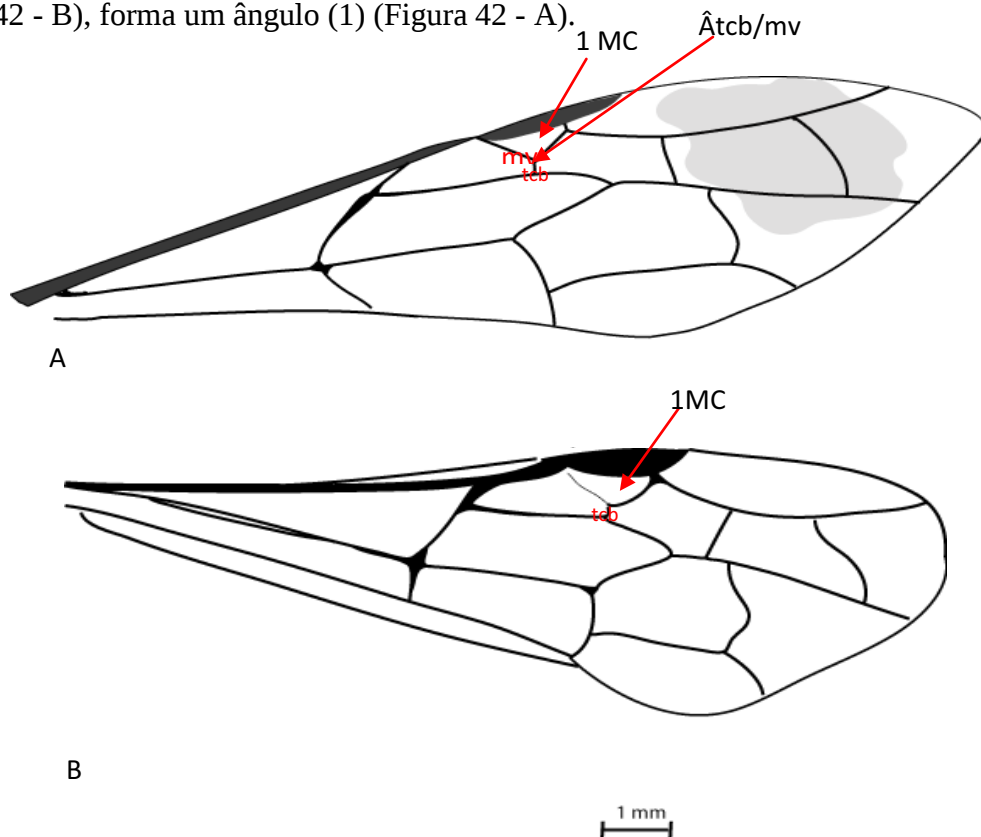


Figura 42. Asas. A: *Ornepetes* sp. B: *Parelaphroptera flavomaculata*. Asa anterior com detalhe para a primeira célula marginal (1MC) fechada em A e aberta em B. mv: veia

marginal. tcb: cubital transversa. $\hat{A}tcb/mv$: ângulo formado entre tcb e mv. Em A presença de mancha escura no ápice da asa.

82. Alinhamento de 2mc-u e 2r-m: alinhadas, quando 2mc-u alcança a 2r-m, (0) (Figura 43 - A), desalinhadas, quando 2mc-u está afastada da 2r-m chegando a cerca da metade da terceira célula submarginal, (1) (Figura 43 - B).

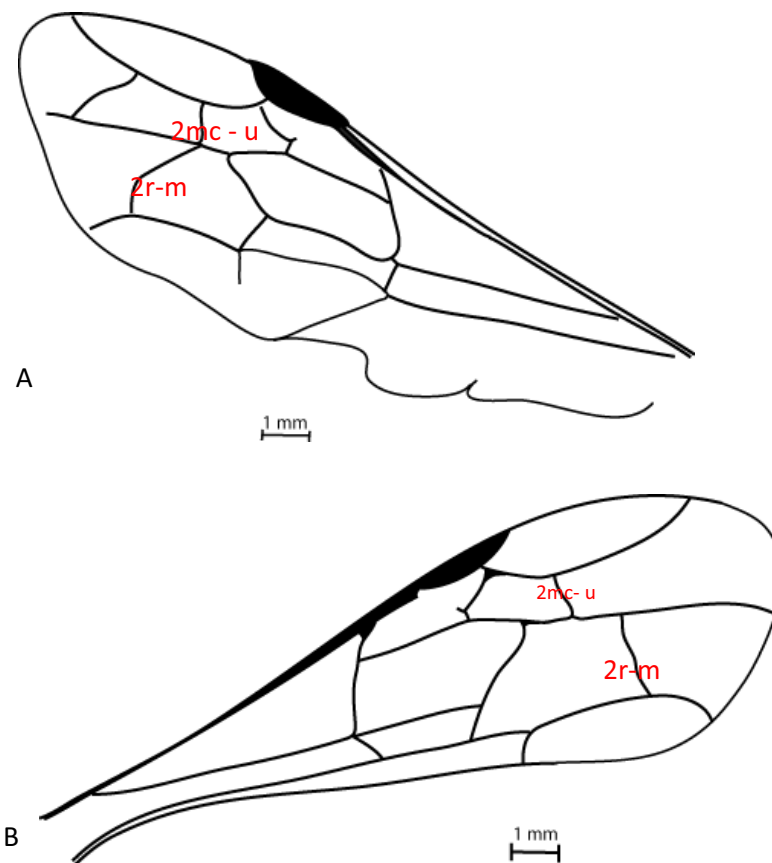


Figura 43 - Asas. A: *Parelaphroptera flavomaculata*. B: *Elaphroptera fuscata*. Asa anterior. Em A 2mc-u alinhada com 2r-m e em B 2mc-u e 2r-m desalinhadas.

83. Mancha escura no ápice da asa: ausente (0), presente (1) (Figura 42 - A).

Caracteres modificados de Kimsey (1992)

84. Metaposnoto: claramente indicado por um esclerito dorsal transverso estreito (0), oculto, indicado por uma sutura profunda entre o metanoto e o propódeo (1).

85. Formato do metasterno: elevado bilobado (0), baixo em forma de anel (1).

86. Cavidades coxais posteriores: cavidades coxais e soquetes peciolares contínuos (0), metasterno projetando-se posteriormente com ramos laterais que se juntam com lobos ventrais da metapleura e unem as cavidades coxais posteriores (1).

87. Volsela: com dois dígitos e duas cusps (0) (Figura 44 – A), os dígitos foram perdidos e as cusps tem forma de “V” (1) (Figura 44 – B).

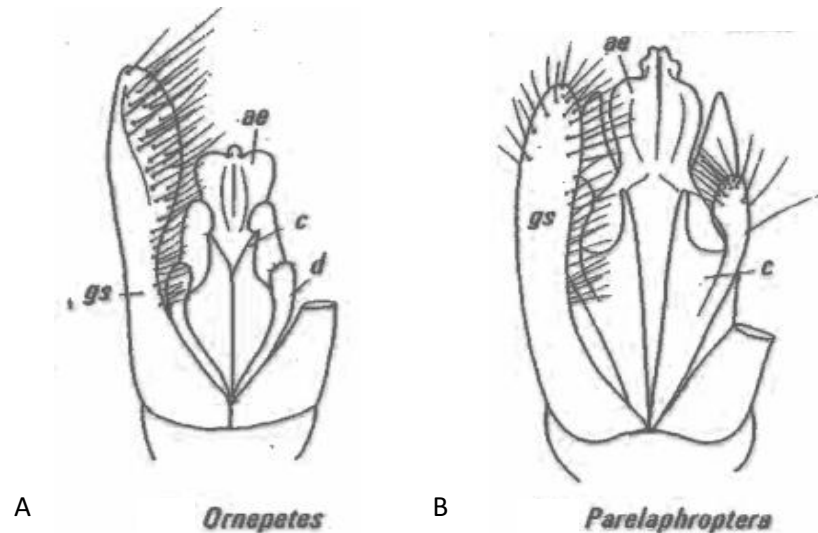


Figura 44 - Volsela. A. *Ornepetes*. B. *Parelaphroptera*. Volsela. gs: gonóstilo. Ae: edeago. c: cusps. d: dígito. (Kimsey, 1992).

88. Edeago: edeago bulboso (0) (Figura 45 – B). O edeago tem o eixo relativamente curto, lobos laterais com forma de asas transparentes e termina num lobo apical em forma de gancho ou capitado (1). Edeago elaborado, com muitas voltas laterais, ventrais, subapicais antes do loop apical (2) (Figura 45 – A).

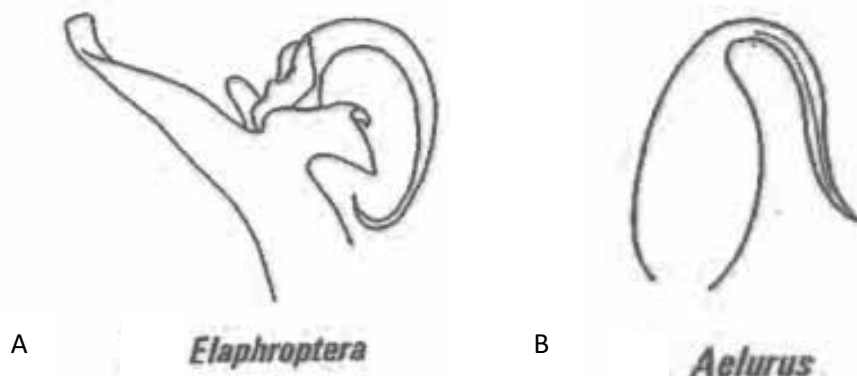


Figura 45 - Edeago. A. *Elaphroptera*. B. *Aelurus*. Edeago. Em A edeago elaborado com voltas laterais e um loop apical e em B edeago bulboso. (Kimsey, 1992).

Tabela 1 - Matriz de caracteres para os gêneros de Thynninae. Estados não observáveis codificados como “?” e os não aplicáveis como “-”.

	1										2										3										4															
	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												
<i>Diamma australis</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	-	0	-	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	-	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1										
<i>Aelurus gauyi</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	-	1	1	-	-	0	?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	-	0	1	0	1	1	0	1	0	0									
<i>Aelurus nasutus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	-	1	1	-	-	0	?	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1									
<i>Aelurus grandis</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	-	1	1	-	-	0	?	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1								
<i>Aelurus albofascius</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	0	-	-	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0						
<i>Aelurus iridipennis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-	1	1	0	-	-	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	1	0	0	1	?	1	0	0	1	?	1	0	0				
<i>Aelurus nigripennis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	-	1	0	-	-	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2	-	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0				
<i>Elaphroptera hylanipennis</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	1	1	-	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	-	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0			
<i>Elaphroptera atra</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	1	1	-	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1		
<i>Elaphroptera dorada</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	-	-	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	-	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0			
<i>Elaphroptera eritrura</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	2	-	0	?	0	1	1	0	0	?	1	0	0	?	1	0	0	?	
<i>Elaphroptera fuscata</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	1	1	-	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	?	1	0	0	?	1	0	0	?	
<i>Zeena jeringe</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	-	1	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Anodontyra haarupi</i>	0	1	0	0	0	?	0	0	1	1	1	0	1	0	-	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	?	1	0	0	2	?	1	0	0	2	?	1	
<i>Anodontyra tricolor</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	-	-	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<i>Scotaena genisei</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	-	-	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	
<i>Ornepetes</i> sp.	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	
<i>Ornepetes</i> sp.1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	2	1	-	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	
<i>Ornepetes albonotata</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	-	-	0	?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0

como “-”.

	1			2			3			4																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4																				
<i>Ornepetes semisincta</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	?	?	?	-	0	1	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	?		
<i>Parelapthroptera</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	-	-	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	2	0	1
<i>Parelapthroptera fuscata</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	0	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	1	
<i>Parelapthroptera haarupi</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	-	-	-	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	2	?	1					
<i>Parelapthroptera rollei</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	-	-	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	?	1								
<i>Parelapthroptera</i> sp.1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	-	-	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0		
<i>Pseudelaphroptera chilensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	2	-	-	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1		
<i>Pseudelaphroptera clarazina</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	-	-	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	-	0	0	0	0	1	0	1	0	?			
<i>Pseudelaphroptera quadrizonata</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	2	0	-	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1			
<i>Pseudelaphroptera transandina</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	-	-	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	?			
<i>Rostrynnus tarsatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	-	-	0	1	1	1	0	0	0	?	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
<i>Scotaena</i> sp.1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	-	-	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Scotaena</i> sp.2	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	1	-	-	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0	1	0	0	0	?	1	0	0	1	0	1	0	
<i>Scotaena duckei</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	?	1	0	0	1	2	1	-	-	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	-	1	1	1	0	1	1		
<i>Scotaena fastuosa</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	
<i>Scotaena flavovariegata</i>	0	0	0	0	1	1	?	0	1	0	0	1	2	2	1	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	
<i>Scotaena polistoïdes</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	1	-	-	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Scotaena pubescens</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	2	1	-	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	1	0	0	1	
<i>Scotaena vetusta</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	2	2	-	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Tabela 1 Continuação- Matriz de caracteres para os gêneros de Thynninae. Estados não observáveis codificados como “?” e os não aplicáveis como “-”.

	5					6					7					8																							
	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	5	6	7	8					
<i>Diamma australis</i>	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	-	1	?	-	-	?	1	?	?	?	?			
<i>Aelurus gauyi</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	1	1	1	1	0				
<i>Aelurus nasutus</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	-	-	-	-	-	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0			
<i>Aelurus grandis</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	1	0	-	-	-	-	-	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0				
<i>Aelurus albofascius</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	-	-	-	-	-	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0			
<i>Aelurus iridipenis</i>	1	1	1	0	?	?	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	-	-	0	0	1	0	1	0	0	1	0		
<i>Aelurus nigripennis</i>	2	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	?	1	2	?	0	0	0	1	0	-	-	-	-	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0			
<i>Elaphroptera hylanipenis</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	-	1	-	-	-	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2			
<i>Elaphroptera atra</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	1	1	1	-	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	0	1	0	1	1	0	2	
<i>Elaphroptera dorada</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1	-	1	0	2	-	-	0	1	?	1	0	1	0	1	1	0	2
<i>Elaphroptera eritrua</i>	?	1	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	-	1	0	1	-	-	0	1	?	1	0	1	0	1	1	0	2	
<i>Elaphroptera fuscata</i>	?	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	-	1	0	2	-	-	0	1	?	1	0	1	0	1	1	0	2	
<i>Zeena jeringe</i>	2	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	1	1	0	-	-	-	-	?	0	1	0	1	0	1	1	0	2		
<i>Anodontyra haarupi</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	?	?	-	-	1	-	1	-	1	0	1	?	1	0	1	?	1	1	1	1
<i>Anodontyra tricolor</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	-	0	-	-	-	-	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Scotaena genisei</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	1	?	1	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Ornepetes</i> sp.1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	-	1	-	1	-	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Ornepetes</i> sp.1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	-	1	-	1	-	1	-	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1

Tabela 1- Continuação- Matriz de caracteres para os gêneros de Thyminae. Estados não observáveis codificados como “?” e os não aplicáveis como “-”.

	5					6					7					8																										
	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8																		
<i>Ornepetes albonotata</i>	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	-	1	2	-	-	1	0	1	?	1	0	1	0	1	1	1	0	1	
<i>Ornepetes semisincta</i>	?	?	?	1	1	0	0	0	0	1	0	?	?	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	-	1	2	-	-	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1
<i>Parelaphroptera</i> sp.	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	-	-	-	-	-	1	?	0	0	1	0	1	1	1	0	1		
<i>Parelaphroptera fuscata</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	-	1	0	0	-	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Parelaphroptera haarupi</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	-	0	-	-	-	-	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1		
<i>Parelaphroptera rollei</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	-	1	0	0	-	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1		
<i>Parelaphroptera</i> sp.1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	-	1	0	0	-	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1		
<i>Pseudelaphroptera chilensis</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	-	1	0	2	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1		
<i>Pseudelaphroptera clarazina</i>	?	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	-	1	0	2	-	-	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1		
<i>Pseudelaphroptera quadrizonata</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	-	1	0	2	-	-	0	1	?	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	
<i>Pseudelaphroptera transandina</i>	?	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	-	1	0	2	-	-	0	1	?	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	
<i>Rostrynnus tarsatus</i>	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	-	1	-	-	-	-	-	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	
<i>Scotaena</i> sp.1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Scotaena</i> sp.2	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	1	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Scotaena duckei</i>	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	?	1	0	1	0	1	1	1	1	1		
<i>Scotaena fastuosa</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Scotaena flavovariegata</i>	2	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	-	1	1	-	0	-	0	1	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Scotaena polistoides</i>	1	1	1	0	?	?	0	1	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	-	-	-	-	1	?	1	1	1	0	1	1	1	1		
<i>Scotaena pubescens</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	2	0	1	1	0	0	0	1	-	-	-	-	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1		
<i>Scotaena vetusta</i>	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1		

3.2. Análise Filogenética

A análise filogenética empregando pesagem igual, com otimização do tipo ACCTRAN e enraizamento em *Diamma australis* produziu 73 árvores igualmente parcimoniosas, com 348 passos, índice de consistência (IC) 0,27 e índice de retenção (IR) 0,58. A árvore de consenso estrito apresentou 464 passos, índice de consistência (IC) 0,2 e índice de retenção (IR) 0,4 (Figura 46). A topologia de árvore obtida com esse tipo de análise foi muito pouco informativa para as relações entre os gêneros, principalmente os sete gêneros de “Scotaenini”. Foi possível identificar um clado formado pelos gêneros representantes de Rhagigasterini: ((*Aelurus albofascius* + *A. iridipenis*) + (*A. nasutus* (*A. grandis* (*A. gauyi* + *A. nigripenis*))), um segundo clado formado pelos representantes dos gêneros *Elaphroptera* sem, no entanto, resolução das relações entre as espécies e um terceiro clado monofilético composto por cinco espécies representantes do gênero *Scotaena* mais dois representantes de *Ornepetes* (Figura 46). Ainda que haja pouca resolução interna na topologia obtida não foi possível recuperar o monofiletismo de Scotaenini.

Como as relações entre os gêneros não foram resolvidas pela análise com pesagem igual para o conjunto de dados obtidos, neste trabalho a pesagem diferencial dos caracteres explica melhor as relações filogenéticas entre os gêneros estudados. Apresentaremos as topologias de árvore obtidas com pesagem implícita para $K=4$ e para $K=3$, nos dois casos os cladogramas foram bastante parecidos, no entanto, houve diferenças quando aplicamos a reamostragem simétrica, o que será discutido a seguir. Ainda que os testes tenham sido feitos com valores para K de 1 a 10, as topologias apresentadas foram escolhidas pelo critério de resolução das relações intragenéricas.

Análise filogenética empregando pesagem implícita dos caracteres e $K=4$ resultou em somente uma árvore mais parcimoniosa com $IC=0,26$, $Ri=0,56$ e 363 passos (Figura 47).

Quando consideramos o valor e $K=3$ também obtivemos um cladograma com $IC=0,26$, $Ri=0,56$ e 367 passos (Figura 48). O enraizamento foi feito em *Diamma australis*.

As figuras 49, 50 e 51 apresentam a comparação entre a topologia encontrada quando se aplica pesagem ($K=4$ e $K=3$ respectivamente) e a re-amostragem simétrica.

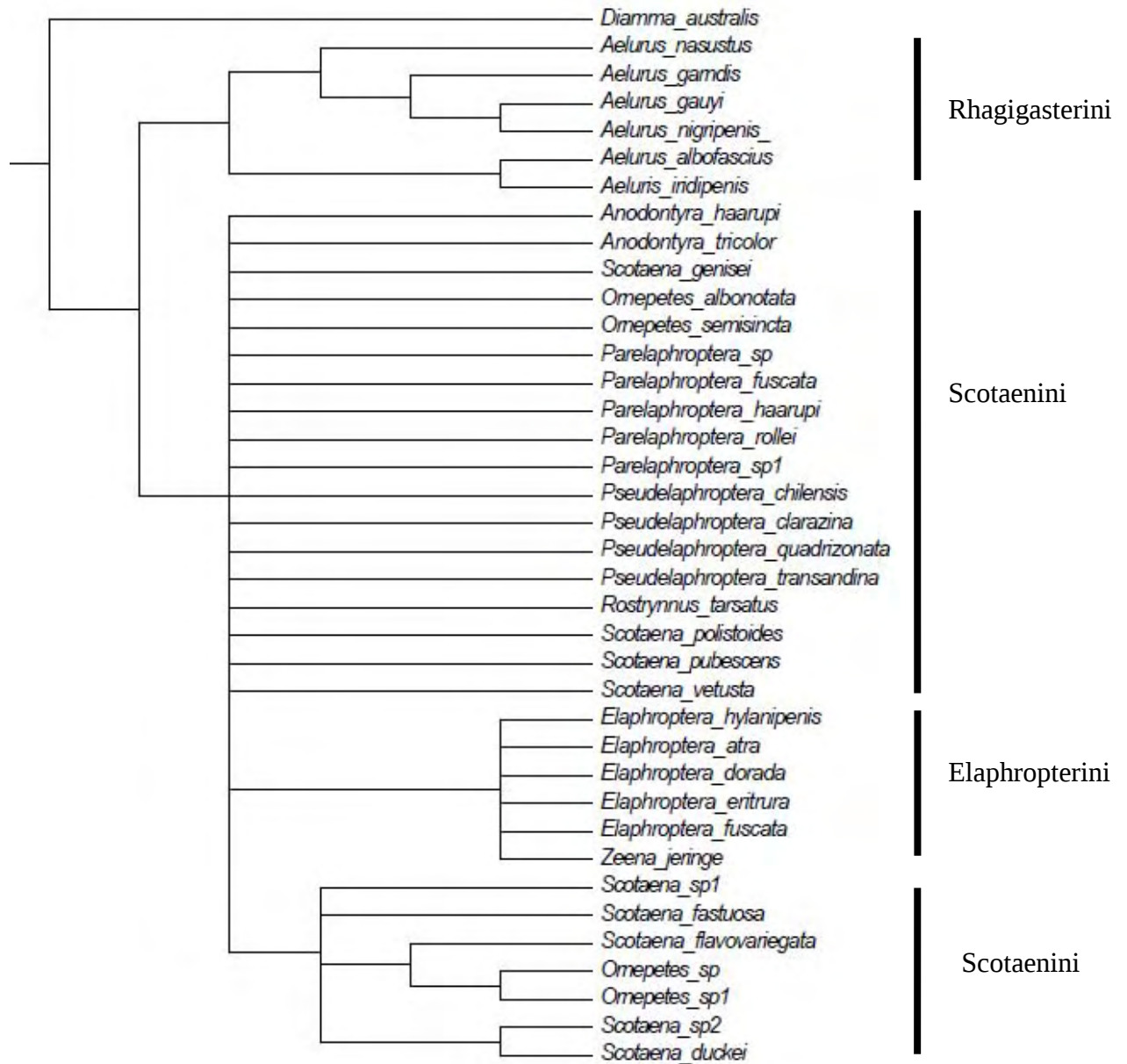


Figura 46 – Cladograma de consenso estrito para "Scotaenini". Topologia de árvore obtida atribuindo peso igual aos caracteres. Pouco informativa para os gêneros de "Scotaenini e Elaphropterini. 464 passos, (IC) 0, 2, (IR) 0,4.

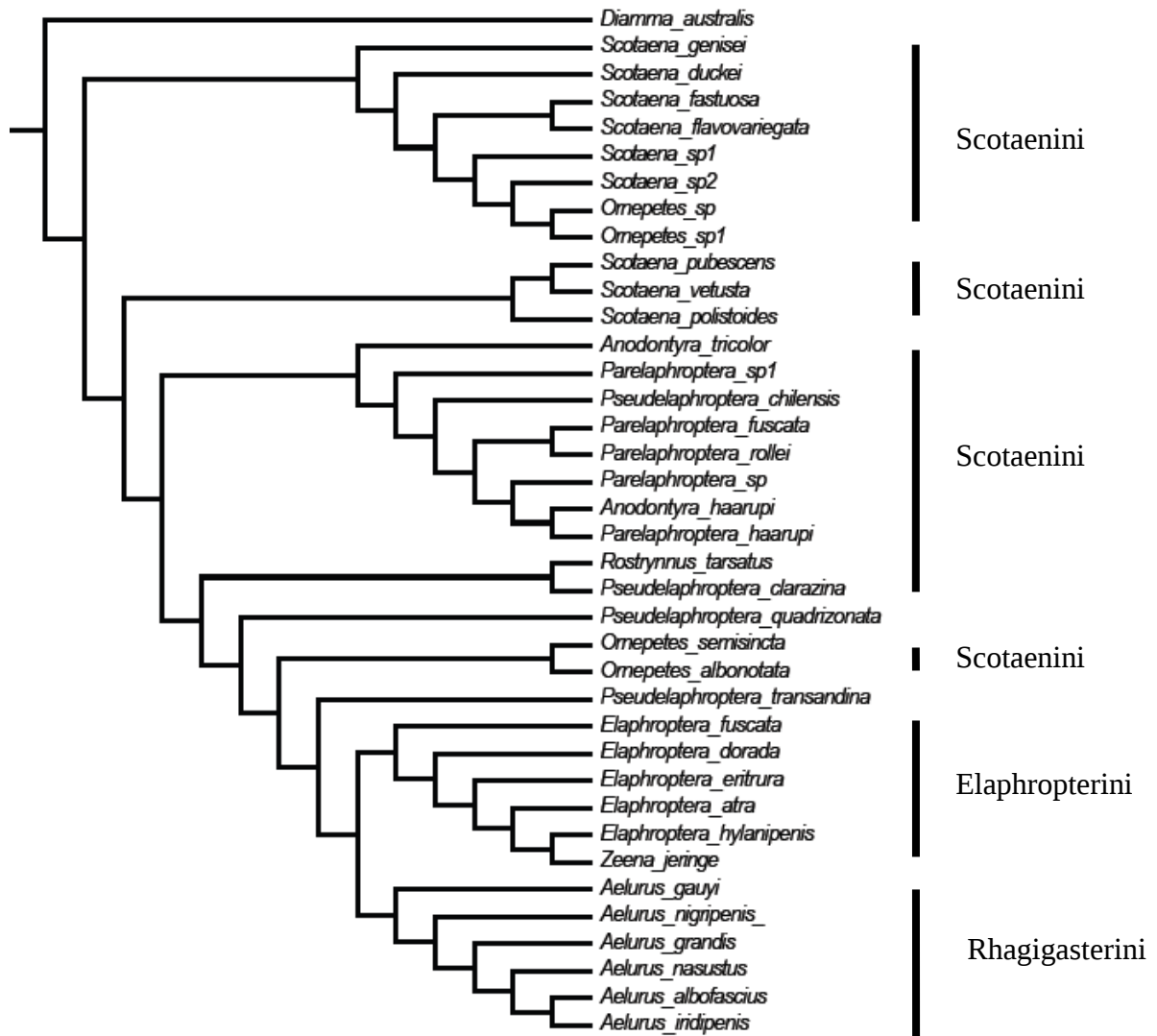


Figura 47 – Cladograma obtido para “Scotaenini” empregando pesagem implícita dos caracteres. Evidencia a parafilia de Scotanini. IC = 0,26, Ri = 0,56 e 363 passos. K=4.

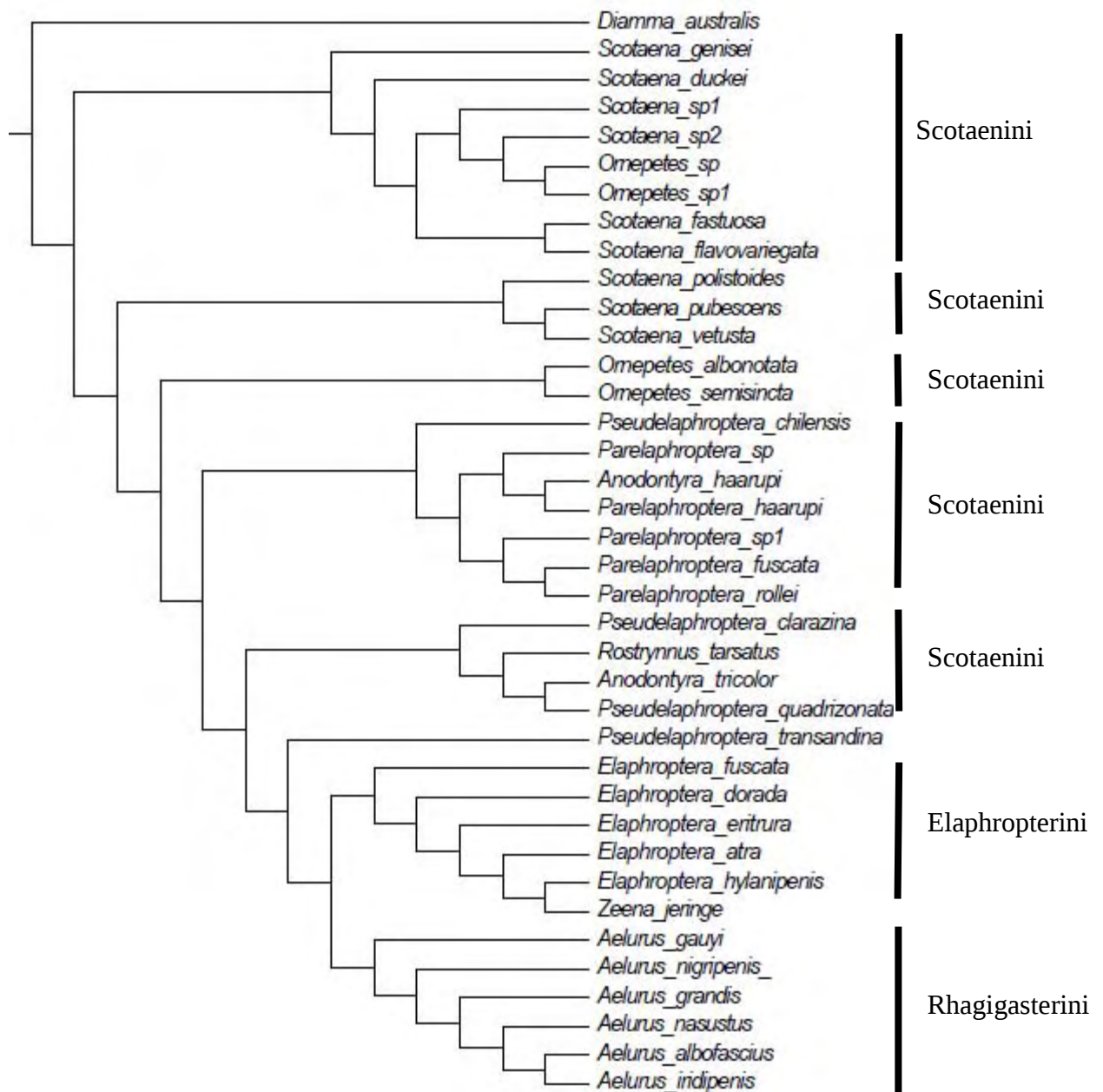


Figura 48 - Cladograma para “Scotaenini” empregando pesagem implícita dos caracteres.

Evidencia a parafilia de Scotanini. IC= 0,26, Ri = 0,56 e 367 passos. K=3.

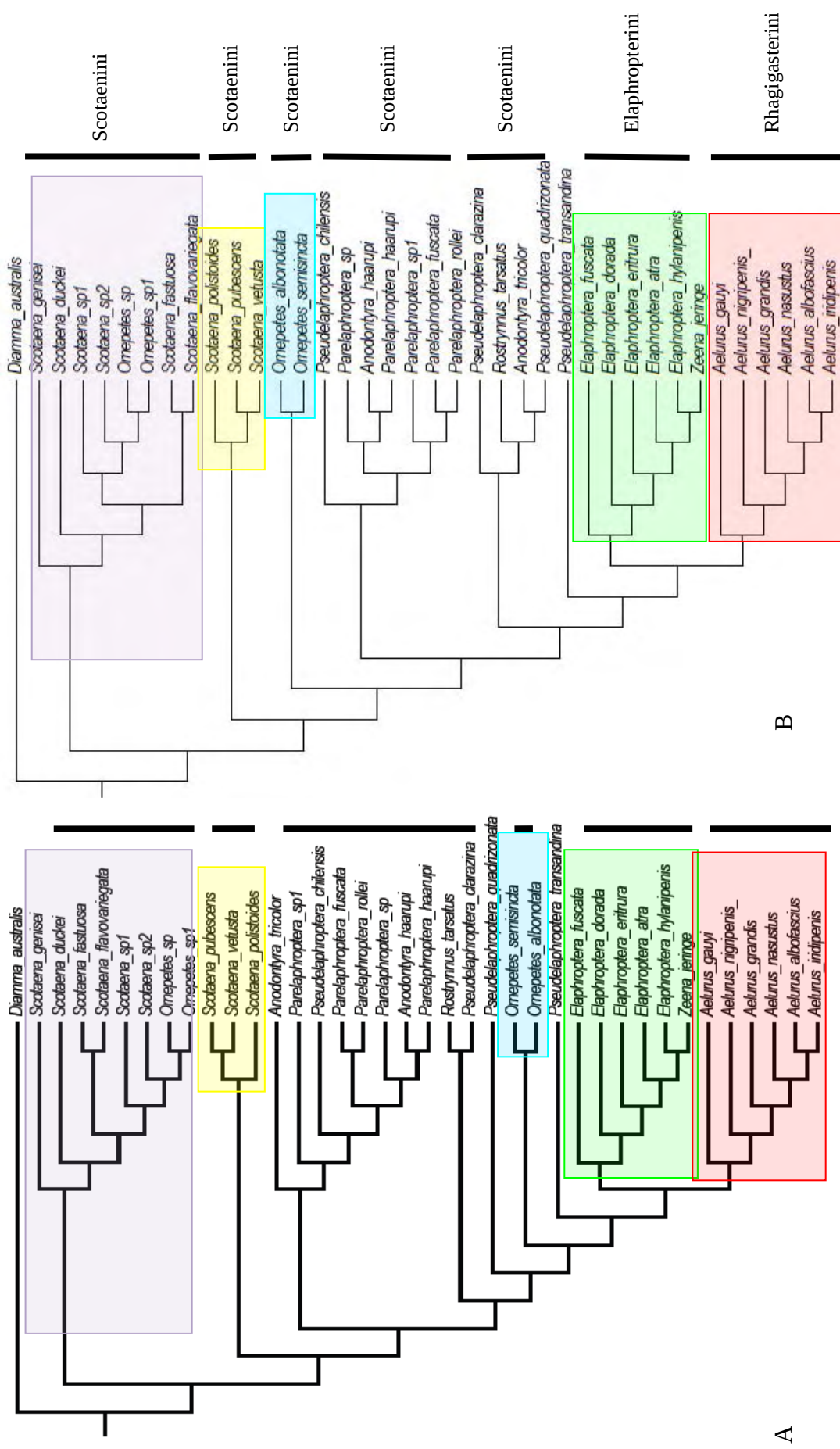


Figura 49 - Comparação entre topologias de árvore obtidas a partir da pesagem implícita. A: Cladograma para K=3. B: Cladograma para K=4. Os retângulos coloridos evidenciam a congruência dos clados obtidos com os dois valores de K adotados.

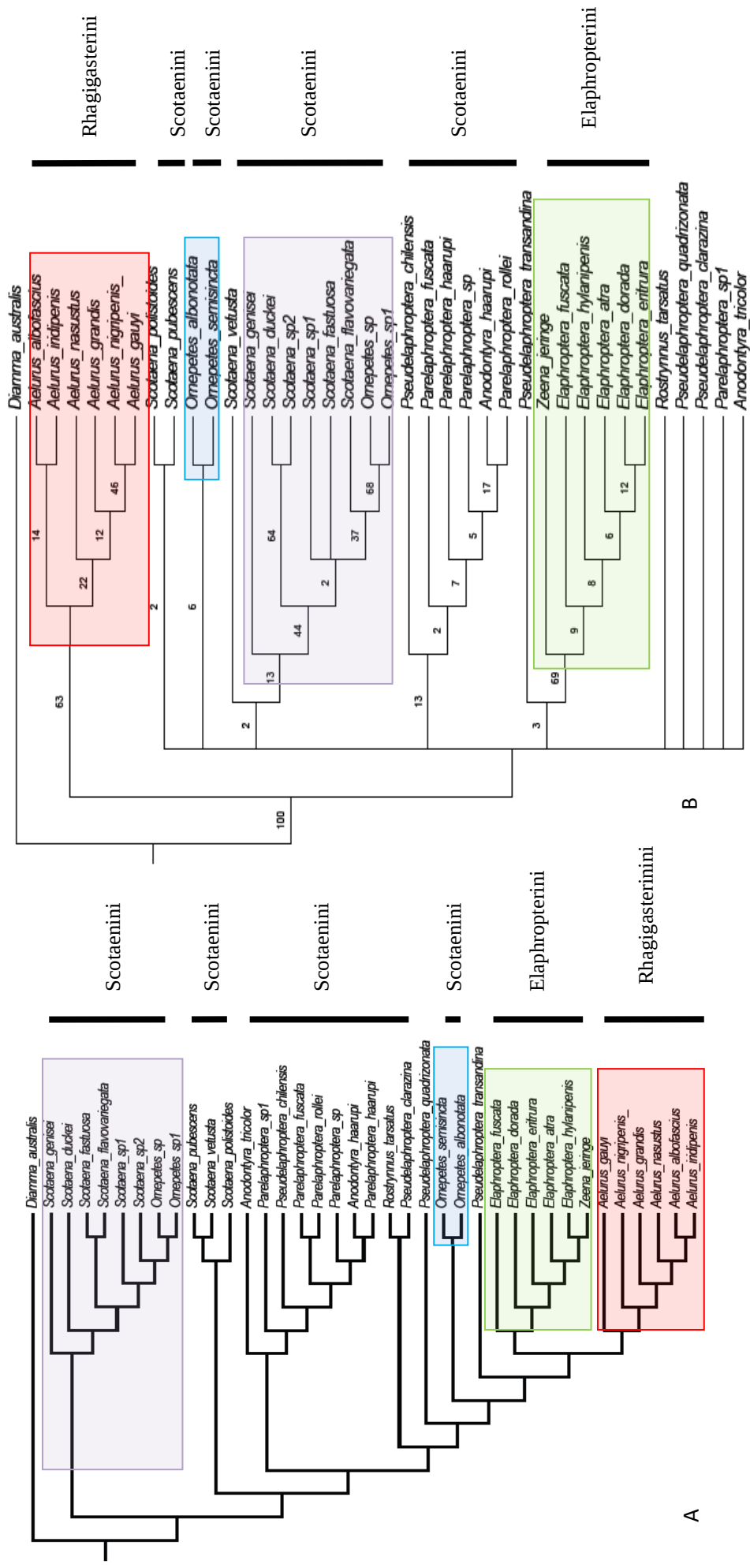


Figura 50 - Comparação entre os resultados obtidos empregando a pesagem implícita (A) e re-amostragem simétrica (B). Retângulos coloridos evidenciam os grupos monofiléticos encontrados em ambos os casos. K=4. Valores de frequência de GC sobre os ramos.

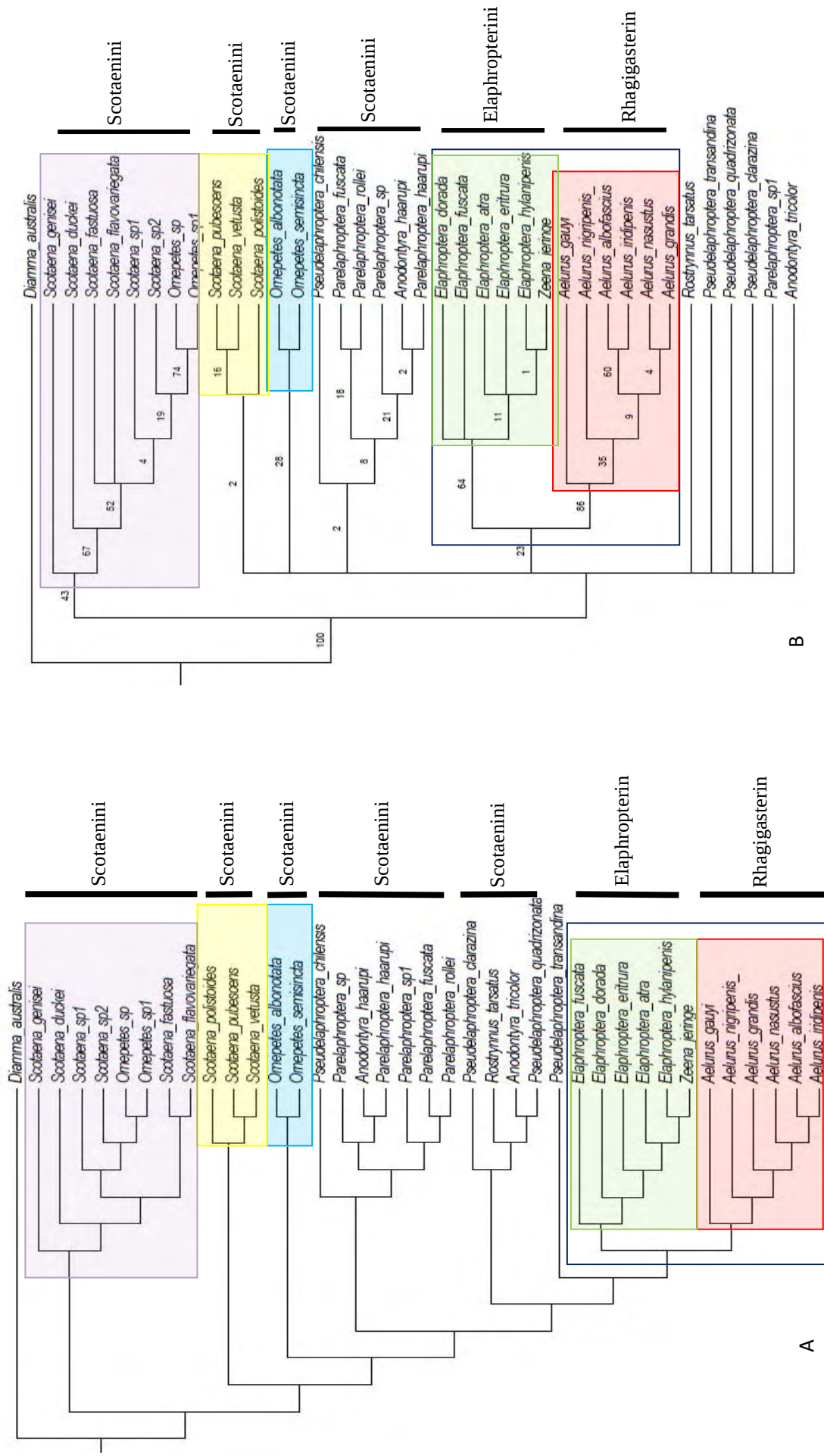


Figura 51 - Comparação entre os resultados obtidos empregando a pesagem implícita (A) e re-amostragem simétrica (B). Retângulos coloridos evidenciam os grupos encontrados em ambos os casos. K=3. Valores de frequência de GC sobre os ramos.

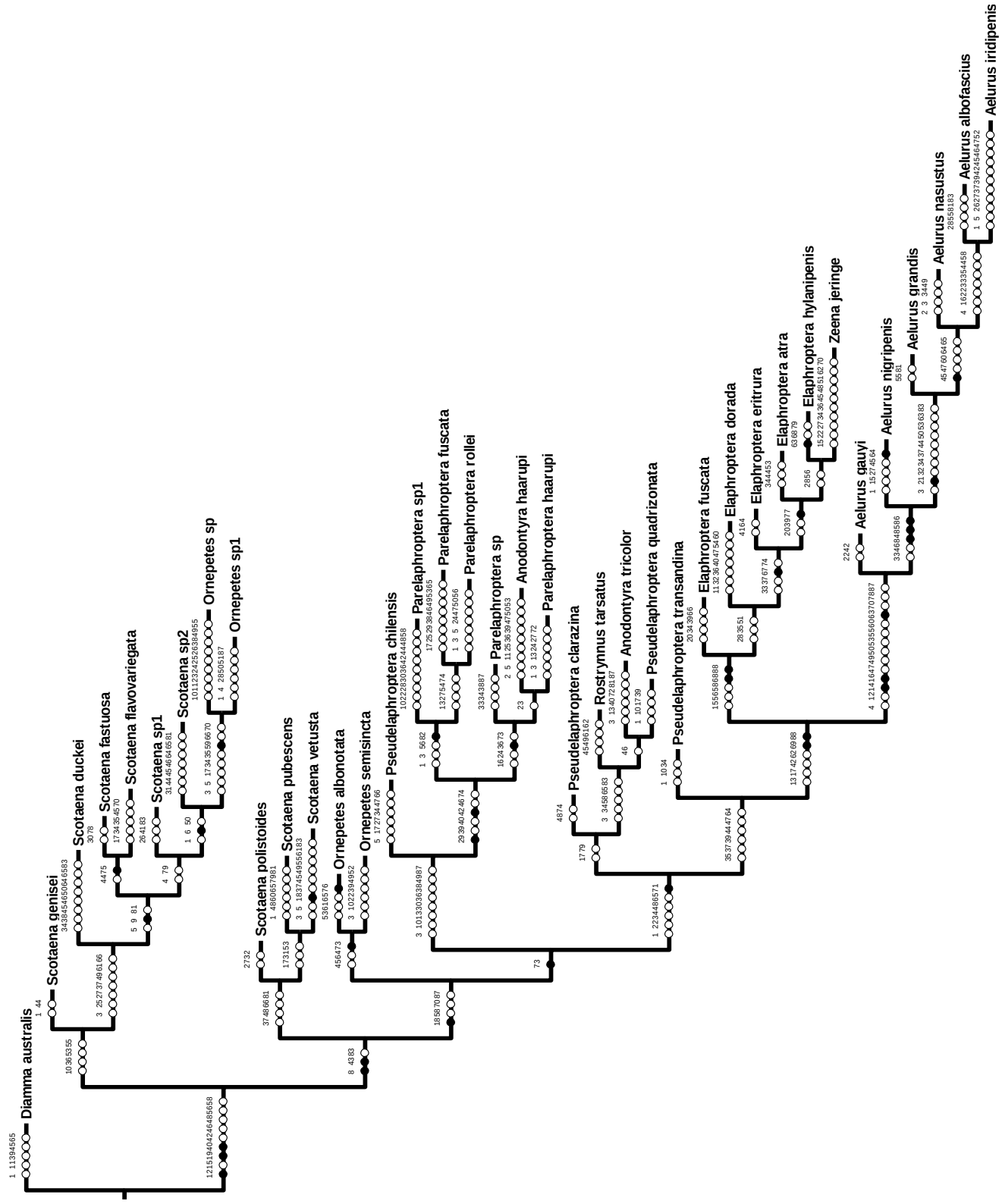


Figura 52 –

Topologia de árvore obtida para análise com pesagem, $K = 3$. Os números acima dos círculos indicam os caracteres. Os círculos abertos indicam as sinapomorfias homoplásticas e os preenchidos indicam as sinapomorfias.

As topologias de árvore obtidas a partir das análises, com pesagem igual e com pesagem implícita não recuperaram o monofiletismo de *Scotaenini*. Os resultados indicam que não há sinapomorfias capazes de sustentar um clado composto pelos gêneros considerados por Kimsey (1992).

Os cladogramas obtidos mostram em todos os casos a presença de dois clados: os representantes de *Rhagigasterini* e *Elaphropterini* previamente utilizados como grupos externos nesse estudo. *Rhagigasterini* foi definida pelas sinapomorfias: presença de um nódulo sobre cada uma das inserções das antenas (caráter 14 – estado 1), clípeo se projetando apicalmente em forma de projeção retangular sobreposta (caráter 16 – estado 1), placa hipopigial com fileira espinhos na margem posterior (caráter 71 – estado 0) e edeago bulboso (caráter 88 – estado 0) (Figura 53). Já os representantes de *Elaphropterini* tiveram como sinapomorfia: epipígio em forma de placa achatada sobre o clípeo (caráter 68 – estado 1) e edeago elaborado com muitas voltas laterais, ventrais e subapicais (caráter 88 – estado 1) (Figura 53).

As topologias de árvore obtidas com pesagem $K = 4$ e $K = 3$ foram bastante parecidas. Em ambos os casos *Rhagigasterini* e *Elaphropterini* posicionam-se como grupos-irmãos (Figura 49), definidos pela presença de margens laterais do epipígio convergente formando uma estrutura aproximadamente triangular (caráter 69) (Figura 53). No entanto essa relação só é recuperada pela re-amostragem simétrica quando $K=3$, como vista na figura 51.

Quanto às relações internas dos gêneros que compõem “*Scotaenini*” alguns grupos foram congruentes para $K = 3$ e $K=4$. Já para as espécies: *Rostrynnus tarsatus*, *Pseudelaphroptera transandina*, *P. quadrizonata*, *P. clarazina*, *Parelaphroptera* sp.1 e *Anontyra tricolor* não foi possível resgatar relações de parentesco a partir da re-amostragem simétrica, o que mostra certa fragilidade dos agrupamentos que incluem essas espécies nas topologias obtidas a partir da pesagem implícita. Além disso, quando realizados os testes com os diferentes valores de K , os táxons citados sempre apresentavam mudanças quanto ao seu posicionamento filogenético nas diferentes topologias obtidas.

Os resultados discutidos a partir desse ponto levarão em consideração a topologia obtida a partir de $K=3$, levando em consideração a congruência dos clados encontrados quando comparados à re-amostragem simétrica (Figura 51).

Ornepes albonota e *O. semisincta* formam um clado para o *Ornepetes* (Figura 51) caracterizado pela presença de uma evaginação central na margem posterior do hipopígio (caráter 73 – estado 1). Como já citado anteriormente Hanson & Gauld (2006) apresentam uma tabela com o número de espécies de cada gênero para “*Scotaeninae*”, ainda que sem

referência taxonômica, para *Ornepetes* são citadas duas espécies. No entanto, este trabalho utilizou mais duas espécies do gênero não identificadas (*Ornepetes* sp. e *Ornepetes* sp.1) que em todos os casos foram agrupadas com representantes do gênero *Scotaena* (Figuras 46, 47, 48). Assim acredita-se que haja um problema de identificação desse material e que *Ornepetes* sp. e *Ornepetes* sp.1 devam ter sua identificação revista, sendo incluídos em *Scotaena*.

As espécies representantes de *Scotaena* utilizadas nesse estudo não formaram um grupo monofilético. Foram divididas em dois agrupamentos monofiléticos (K=3) (Figura 51), um formado por (*Scotaena polistoides* + (*Scotaena pubescens* + *Scotaena vetusta*), agrupados pela presença de pelos longos nos esternitos metassomais (caráter 58 – estado 1) e margem posterior do epipégio com carena (caráter 66 – estado 1) (Figura 54). Um outro grupo monofilético mais abrangente inclui seis espécies de *Scotaena* mais as duas de *Ornepetes*, já discutidas anteriormente. O clado foi definido pela presença de mancha amarela na região posterior da cabeça (caráter 10- estado 1), mancha amarela no propódeo (caráter 36 – estado 1), mancha amarela no escutelo (caráter 48 – estado 1), serrilhado na margem externa da tíbia média (caráter 53 – estado 1), serrilhado na face externa da tíbia média (caráter 55 – estado 1) e pelos longos nos esternitos metassomais (caráter 58 – estado 1) (Figura 55). As relações encontradas para o gênero indicam que possa haver problemas taxonômicos tanto quanto a descrição de novas espécies quanto em relação a identificação. O trabalho de Kimsey (2004), que traz sinonimizicações para o gênero, e Kimsey (2004a) que discute a grande quantidade de mudanças taxonômicas que tem havido na família nos últimos séculos confirmam essa proposição.

O cladograma apresentado na figura 52 nos mostra que Thynninae, compreende um grupo monofilético definido pela presença de projeção frontal e de carena pronotal occipital, e pela utilização de *Diamma australlis* para o enraizamentos das árvores pôde ser confirma a proposição de Kimsey (1991) de separação de Diaminae de Thynninae.

O estudo morfológico realizado nesse trabalho mostrou que há grande variação morfológica das estruturas, como destacado por Kimsey (1992). Os caracteres utilizados neste mesmo trabalho de Kimsey não estão claramente codificados e, em alguns casos, sua descrição os coloca como caracteres compostos, o que coloca em dúvida a homologia das estruturas observadas.

A utilização da re-amostragem simétrica para os clados obtidos mostrou que ainda que tanto para os valores de K = 3 e K= 4 as topologias obtidas sejam semelhantes, quando usamos K = 3, os agrupamentos são melhores suportados. Baseados nesses dados, a proposição das três tribos pode ser refutada, ainda que a monofilia de Rhagigasterini e

Elaphropterini tenha sido recuperada, suas relações com os outros gêneros da subfamília não puderam ser estabelecidas.

A proposta para a separação das três tribos de Thynninae e do monofiletismo de Scotanini foi feita com base num ancestral hipotético (KIMSEY, 1992), onde se assume que os estados primitivos dos caracteres estariam presentes num plano básico morfológico que contivesse as plesiomorfias, de modo que as características encontradas no grupo de interesse seriam todas derivadas. Nesse caso as características, principalmente da genitália, foram capazes de sustentar a monofilia da tribo. No entanto, a análise realizada utilizando representantes reais dos grupos externos mostrou que os sete gêneros, *Scotaena*, *Parelaproptera*, *Pseudelaproptera*, *Anodontyra*, *Rostrynnus*, *Ornepetes*, mais *Glottynnus* não apresentam sinapomorfias que sustentem seu monofiletismo e, portanto, justifiquem seu agrupamento em uma tribo.

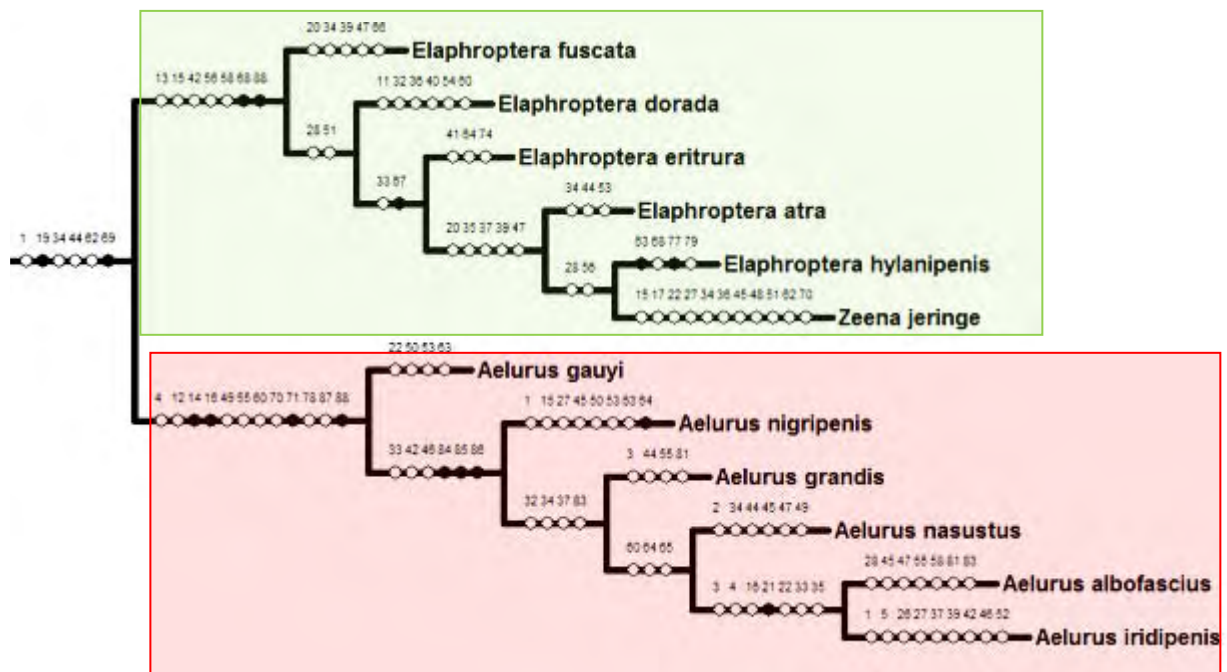


Figura 53 - Relações filogenéticas encontradas para os gêneros de Elaphropterini (retângulo verde) e de Rhagigasterini (retângulo vermelho). Otimização do tipo DELTRAN. Os círculos representam as séries de transformações dos caracteres usados para definir o clado, acima correspondem ao caráter e abaixo ao estado.

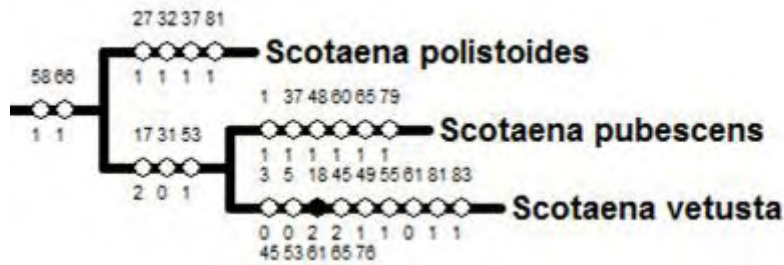


Figura 54 - Relações filogenéticas encontradas para as espécies (*Scotana polistoides* + (*Scotana pubescens* + *Scotana vetusta*)). Os círculos representam as séries de tranformações dos caracteres usados para definir o clado, acima correspondem ao caráter e abaixo ao estado.

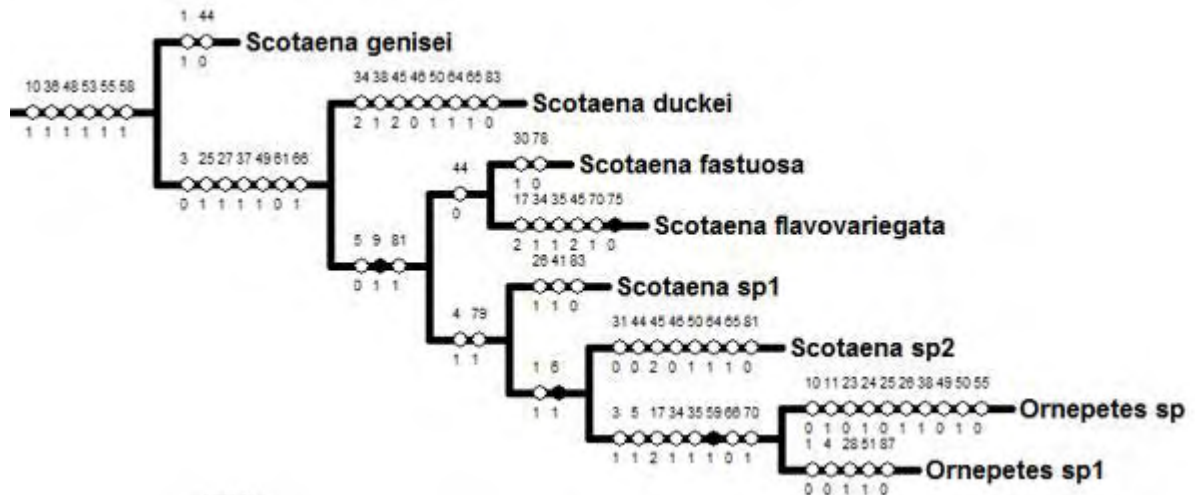


Figura 55 - Relações filogenéticas encontradas para as espécies (*Scotana genisei* + (*Scotana duckei* + ((*Scotana fastuosa* + *Scotana flavovariegata*) + (*Scotana sp.1* + ((*Scotana sp.2* + (*Ornepetes sp.* + *Ornepetes sp.1*)))))). Os círculos representam as séries de tranformações dos caracteres usados para definir o clado, acima correspondem ao caráter e abaixo ao estado.

4. Considerações finais

Concluimos que Scotenini não forma um grupo monofilético. As hipóteses filogenéticas apresentadas mostram que *Scotana* deve ser revisto, com a inclusão de *Ornepetes sp.1* e *Ornepetes sp.* (como foram citadas nesse trabalho), bem como a proposição da revisão de identificação das duas espécies citadas.

A monofilia de Rhagigasterini e Elaphropterini foi recuperada em todas as topologias de árvore apresentada.

A proposição de novos agrupamentos depende ainda de um estudo mais abrangente e que inclua outros gêneros representantes de Thynninae. Portanto, optamos em nesse trabalho apresentar uma hipótese filogenética que seja capaz de dar o primeiro passo para o entendimento das relações filogenéticas entre os gêneros do grupo.

O estudo de Tiphidae e especificamente Thynninae requer ainda muito esforço, a ausência de trabalhos atualizados mostra que há ainda grandes lacunas no conhecimento taxonômico do grupo. Assim, a importância desse trabalho está no fato de que se apresenta pela primeira vez uma hipótese filogenética fundamentada que inicia a discussão a cerca dos grupos atualmente aceitos dentro de Tiphidae.

5. Referências Bibliográficas

AMORIM, D. S. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, SP: Holos, 1997. 314 p.

AMORIM, D. S. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, SP: Holos. 2002. 156 p.

BROTHERS, D. J. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with especial reference to the Mutillidae. University of Kansas Science Bulletin, vol. 50, p. 483-648, 1975.

BROTHERS, D. J. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zool Scr**, vol. 28, p. 233-249, 1999.

FERNÁNDEZ, F. Filogenia y sistemática de los himenópteros con aguijón en la Región Neotropical (Hymenoptera: Vespomorpha). In: Costa, C.; Vanin, S. A.; Lobo, J. M.; Melic (eds.). **Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIBES 2002**. Monografías Tercer Milenio. Zaragoza, España, 2002. vol. 2, p. 101-138.

DARLING, D. C., SHARKEY, M. J. Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. Chapter 7: Order Hymenoptera. **B Am Mus Nat Hist**, vol. 195, p. 123-153, 1990.

GENISE, J.; KIMSEY, L. New Genera of South American Thynninae (Tiphidae, Hymenoptera). **Psyche**, vol. 98, p. 57-69, 1991.

GRIFITHS, K. E.; TRUEMAN, J. W. H.; BROWN, G. R.; PEAKALL, R. Molecular genetic analysis and ecological evidence reveals multiple cryptic species among thynnine

wasp pollinators of sexually deceptive orchids. **Mol Phylogenet Evol**, vol. 59, p. 195-205, 2011.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M.S. **Evolution of the Insects**. Cambridge: Cambridge Universit. 2005. 755 p.

GOLOBOFF, P. A. Analyzing Large Data Sets in Reasonable Times: solutions for Composite Optima. **Cladistics**, vol. 15, p. 415-428. 1999.

GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; KÄLLERSJO, M.; OXELMANN, B.; RAMÍREZ, M.; SZUMIK, C. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics**, vol. 19, p. 324-332, 2003a.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS J. S.; NIXON K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, vol. 24, p. 774-786, 2008.

HENNIG, W. **Phylogenetic Systematics**. Urbana: University of Illinois . 1966.

HENNIG, W. **Insect Phylogeny**. John Wiley: New York . 1981. 514 p.

HANSON, P.Y.; GAULD, I. D. **Hymenoptera de la Región Neotropical**. Gainesville : Memoirs of the American Entomological Institute. 2006.

KIMSEY, L. Revision of South American wasp genus *Aelurus* (Hymenoptera, Tiphidae, Thynninae). **Syst Entomol**, vol. 16, p. 223-237, 1991.

KIMSEY, L. Relationships among the tiphid wasp subfamilies (Hymenoptera). **Syst Entomol**, vol. 16, p. 427-438, 1991a.

KIMSEY, L. Phylogenetic relations among the South American thynninae tiphidae wasps. **Syst Entomol**, vol. 17, p. 133-144, 1992.

KIMSEY, L. Illustrated Keys to Genera of the Male Wasps in the Subfamily Thynninae (Hymenoptera: Tiphidae). **P Entomol Soc Wash**, vol. 106, n. 3, p. 571-585, 2004.

KIMSEY, L. Taxonomic changes and new generic synonymies in the tiphidae wasp subfamily Thynninae (Hymenoptera: Tiphidae). **P Entomol Soc Wash**, vol. 106, p. 508-512, 2004a.

KÖNIGSMANN, E. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. **Deut Entomol Z**, vol. 23, p. 253–79, 1976.

KRISTENSEN, N. P. The phylogeny of hexapods. In: Naumann I.D., editor. The insects of Australia: A Textbook for students and research workers. **Melbourne University**. Carlton: Australia, 1991, p. 125–140.

KRISTENSEN, N. P. Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. **European J Entomol**, vol. 96, p. 237–253, 1999.

KROMBEIN, K. V. Biosystematic Studies of Ceylonese Wasps, IX: A Monograph of the Tiphidae (Hymenoptera: Vespoidea). **Smithsonian Institution Press**. City of Washington, vol. 374, p. 120, 1982.

KUKALOVA-PECK, J.; LAWRENCE, J. F. Relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages: Evidence from hind wing characters. **European J Entomol**, vol. 101, p. 95-144, 2004.

MASON, W. R. M.; HUBER, J.T.; FERNÁNDEZ, F. El orden Hymenoptera. In: Fernández, F.; Sharkey, M. J. (eds.). Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. **Guadalupe: Bogotá**, 2006. p. 1-6.

NIXON, K.C. Winclada, Version 1.0000. Published by the author. **Ithaca: NY**. 1999.

NIXON, K.C. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author. **Ithaca: NY**, p. 308, 2002.

NIXON, C. K.; CARPENTER, J. M. On Outgroups. **Cladistics**, vol. 9, p. 413-426, 1993.

PATE, V. S. L. A Conspectus of the Tiphidae, with Particular Reference to the Nearctic Forms (Hymenoptera, Aculeata). **J New York Entomol S**, vol. 55, n. 2, p. 115-145, 1947.

PAULUS, H. F. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda . In: Gupta, A. P. (ed.): **Arthropod phylogeny**. Van Nostrand Reinhold, New York, 1979, p. 299-384.

PILGRIM, E, M.; DOHLEN, C, D, von; PITTS, J. P. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. **Zool Scr**, vol. 37, n. 5, p. 539-560, 2008.

RASNITSYN, A. P. Review of the Fossil Tiphidae, With Description of a new Species (Hymenoptera). **Psyche**, vol. 93, p. 91-101, 1985

RASNITSYN, A. P. Vespida (= Hymenoptera). In: Rasnitsyn A. P. (ed.). **Insects in the Early Cretaceous Ecosystems of the West Mongolia. Transactions of the Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition 28**. Nauka Press: Moscow, 1986, p. 154-164 (in Russian).

RAMBAUT, A. Fig Tree Drawing Tool. Institute of Evolutionary Biology. **University of Edinburgh**. 2006-2009.

ROHDENDORF, B. B.; RASNITSYN, A. P. Historical development of the class Insecta. **Transactions of the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR**, vol. 175, p. 1-270, 1980.

RONQUIST, F.; RASNITSYN, A. P.; ROY, A.; ERIKSSON, K.; LINDGREN, M. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. **Zool Scr**, vol. 28, p. 13-50, 1999.

ROSS, H. H. A textbook of Entomology. **John Wiley and Sons New York**, 1965, 519 p.

SCOTLAND, R. W.; PENNINGTON, R. T. **Homology and systematics**. Taylor and Francis: London, 2000.

SAVARD, J.; DIETHARD, T.; RICHARDS, S.; WEINSTOCK, G. M.; GIBBS, R. A.; WERREN, J. H.; TETTELIN, H.; LERCHER, M. J. Phylogenetic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects. **Genome Res**, vol. 16, p. 1334-1338, 2006.

SCHUH, R. T. **Biological Systematics**. Cornell University: Ithaca. 2000.

SHARKEY, M. J. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. **Zootaxa**, vol. 16668, p. 521-548, 2007.

TRIPLEHORN, C. A. **Estudo dos insetos**. Cenage Learning. 2011, 809 p.

TURNER, R. E. Hymenoptera. Family Thynnidae. **Genera Insectorum**, vol. 105, p. 1-62, 1910.

WIEGMANN, B. M.; TRAUTWEIN, M. D.; JUNG-WOOK, K.; CASSEL, B. K.; BERTONE, M. A.; WINTERTON, S. L.; YEATES, D. K. Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. **Biomed Central**, vol. 7, n. 3, p. 1-16, 2009.

WEST-EBERHARD, M. J.; CARPENTER, J. M.; HANSON, P. The Vespid wasps (Vespidae). In: Hanson, P.; Guald, I. (eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica**. 1995, p. 561-587.

ZHANG, D.; DAHLMAN, D. L.; JARLFORS, U. E.; SOUTHGATE, H. H.; WILEY, S. P. Ultrastructure of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Braconidae: Hymenoptera) teratocytes. **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, vol. 23, p. 173-187, 1994.