

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Filogenia de espécies de *Conura* (Hymenoptera,
Chalcididae): reavaliação do complexo *exinaniens*
sensu Delvare**

Thales Renan de Aguiar Brotto

Vitória, ES

Fevereiro, 2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Filogenia de espécies de *Conura* (Hymenoptera,
Chalcididae): reavaliação do complexo *exinaniens*
sensu Delvare**

Thales Renan de Aguiar Brotto

Orientador: Marcelo Teixeira Tavares

Dissertação submetida ao Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas (Biologia
Animal) da Universidade Federal do Espírito
Santo como requisito parcial para a obtenção
do grau de Mestre em Biologia Animal

Vitória, ES

Fevereiro, 2015

AGRADECIMENTOS

- Ao meu orientador, Prof. Marcelo Teixeira Tavares pelos ensinamentos aprendidos com ele, e por sua ajuda sempre que necessário;
- Aos membros da banca, por aceitarem o convite e contribuírem para minha formação acadêmica;
- Aos meus pais pelo apoio e por sempre acreditarem em mim;
- À Tullio Brotto, Yuri Brito por sempre estarem perto quando preciso;
- À minha avó por me tolerar em sua casa enquanto escrevia a dissertação;
- Aos colegas do LaBI pelo apoio;
- Agradeço em especial à Sâmia Testzlafe por confeccionar as figuras das árvores filogenéticas apresentadas nesse trabalho;
- A Bruno Cancian e Pamella Saguiah pela amizade;
- A Willi Hennig Society pela disponibilização do programa de buscas de árvores filogenéticas TNT;
- Ao Laboratório de Ultraestrutura Celular Carlos Alberto Redins (LUCCAR) da UFES e ao edital MCT/FINEP/CT-INFRA – PROINFRA 01/2006;
- A CAPES pela bolsa de mestrado e auxílio do PROAP;
- A FAPES e CNPq pelo apoio financeiro.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	1
LISTA DE FIGURAS	2
RESUMO	5
ABSTRACT	5
INTRODUÇÃO	6
MATERIAL E MÉTODOS	7
Seleção de táxons	7
Terminologia	8
Estudo morfológico	8
Análises filogenéticas.....	9
Lista de caracteres e estados.....	9
RESULTADOS E DISCUSSÃO	26
Avaliação de caracteres de Delvare (1992).....	26
Discussão filogenética.....	26
Discussão da topologia preferida à luz da topologia de Delvare (1992).....	27
Considerações finais.....	33
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
TABELAS.....	36
FIGURAS.....	39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista de OTU's (grupo interno e externo) utilizadas na análise.

Tabela 2. Matriz de caracteres analisados para o complexo *exinaniens*.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Cladograma modificado da árvore do complexo *exinaniens* de Delvare (1992).

Figura 2. Árvore de pesagem implícita, $k = 1$, Ci: 26, Ri: 73, L: 360.

Figura 3. Árvore de pesagem implícita, $k = 8,5938$, Ci: 28, Ri: 75, L: 340.

Figura 4. *Conura similis* (Ashmead, 1904), fêmea, cabeça, vista dorsal.

Figura 5. *Conura chrysomera* (Walker, 1861), fêmea, cabeça, vista dorsal.

Figura 6. *Conura referator* (Ashmead, 1904), fêmea, cabeça, vista frontal.

Figura 7. *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, cabeça, vista frontal.

Figura 8. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, cabeça, vista frontal.

Figura 9. *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea, cabeça, vista frontal.

Figura 10. *Conura chrysomera* (Walker, 1861), fêmea, cabeça, vista lateral.

Figura 11. *Conura eubule* (Cresson, 1865), fêmea, cabeça, vista lateral.

Figura 12. *Conura referator* (Ashmead, 1904), fêmea, cabeça, vista lateral.

Figura 13. *Conura* sp. 8, espécie *sola*, macho, escapo antenal, vista lateral.

Figura 14. *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, macho, escapo antenal, vista lateral.

Figura 15. *Conura destinata* (Walker, 1864), macho, escapo antenal, vista lateral.

Figura 16. *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, flagelômeros antenais, vista ventral.

Figura 17. *Conura chrysomera* (Walker, 1861), fêmea, flagelômeros antenais, vista ventral.

Figura 18. *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, mandíbulas, vista frontal.

Figura 19. *Conura huberi* Delvare 1992, fêmea, mandíbulas, vista frontal.

Figura 20. *Conura chrysomera* (Walker, 1861), fêmea, mandíbulas, vista frontal.

Figura 21. *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea, mandíbulas, vista frontal.

Figura 22. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, mandíbulas, vista frontal.

Figura 23. *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea, mandíbulas, vista frontal.

Figura 24. *Conura chrysomera* (Walker, 1861), fêmea, cabeça, vista lateral.

Figura 25. *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, cabeça, vista lateral.

- Figura 26.** *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea, cabeça, vista lateral.
- Figura 27.** *Conura* sp. 14, grupo *huberi*, fêmea, cabeça, vista lateral.
- Figura 28.** *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, cabeça, vista lateral.
- Figura 29.** *Chalcis pilicauda* (Cameron, 1909), fêmea, cabeça, vista lateral.
- Figura 30.** *Conura chrysonera* (Walker, 1861), fêmea, cabeça, vista posterior.
- Figura 31.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, cabeça, vista posterior.
- Figura 32.** *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, cabeça, vista posterior.
- Figura 33.** *Conura chrysonera* (Walker, 1861), fêmea, mesossoma, vista lateral.
- Figura 34.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, pronoto, vista dorsal.
- Figura 35.** *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea, mesossoma, vista lateral.
- Figura 36.** *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea, pronoto e mesoescuto, vista dorsal.
- Figura 37.** *Conura* sp. 6, grupo *leucotela*, fêmea, pronoto e mesoescuto, vista dorsal.
- Figura 38.** *Conura huberi* Delvare 1992, fêmea, pronoto, vista dorsal.
- Figura 39.** *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea, pronoto e mesoescuto, vista dorsal.
- Figura 40.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, pronoto e mesoescuto, vista dorsal.
- Figura 41.** *Chalcis pilicauda* (Cameron, 1909), fêmea, escutelo, vista dorsal.
- Figura 42.** *Conura referator* (Ashmead, 1904), fêmea, escutelo, vista dorsal.
- Figura 43.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, escutelo, vista dorsal.
- Figura 44.** *Conura* sp. 15, grupo *huberi*, fêmea, dorselo, vista posterior.
- Figura 45.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, dorselo, vista posterior.
- Figura 46.** *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea, propódeo, vista lateral.
- Figura 47.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, propódeo, vista lateral.
- Figura 48.** *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, mesossoma, vista lateral.
- Figura 49.** *Conura* sp. 6, grupo *leucotela*, fêmea, procoxa, vista lateral.
- Figura 50.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, procoxa, vista lateral.
- Figura 51.** *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, procoxa, vista lateral.

- Figura 52.** *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea, mesopleura, vista anterior.
- Figura 53.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, mesopleura, vista anterior.
- Figura 54.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, asa anterior, vista dorsal.
- Figura 55.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, asa anterior, vista dorsal.
- Figura 56.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, asa posterior, vista dorsal.
- Figura 57.** *Conura* sp. 20, grupo *transitiva*, fêmea, asa posterior, vista posterior.
- Figura 58.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, metacoxa, vista lateral.
- Figura 59.** *Conura* sp. 15, grupo *huberi*, fêmea, metacoxa, vista lateral.
- Figura 60.** *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, metacoxa, vista ventral.
- Figura 61.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, metacoxa, vista ventral.
- Figura 62.** *Conura* sp. 14, grupo *huberi*, fêmea, metafêmur, vista lateral externa.
- Figura 63.** *Conura similis* (Ashmead, 1904), fêmea, metafêmur, vista lateral externa.
- Figura 64.** *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea, metafêmur, vista lateral externa.
- Figura 65.** *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea, metafêmur, vista lateral externa.
- Figura 66.** *Conura similis* (Ashmead, 1904), fêmea, metafêmur, vista lateral interna.
- Figura 67.** *Conura eubule* (Cresson, 1865), fêmea, metafêmur, vista lateral interna.
- Figura 68.** *Conura* sp. 14, grupo *huberi*, fêmea, metatíbia, vista lateral externa.
- Figura 69.** *Conura decisa* (Walker, 1862), fêmea, metatíbia, vista lateral externa.
- Figura 70.** *Conura referator* (Ashmead, 1904), fêmea, pecíolo e Gt1, vista dorsal.
- Figura 71.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, pecíolo, vista dorsal
- Figura 72.** *Conura chrysomera* (Walker, 1861), fêmea, pecíolo, vista dorsal
- Figura 73.** *Conura chrysomera* (Walker, 1861), fêmea, Gt1, vista dorsal
- Figura 74.** *Conura masus* (Walker, 1841a), fêmea, gáster, vista lateral.
- Figura 75.** *Conura referator* (Ashmead, 1904), fêmea, gáster, vista lateral.

Filogenia de espécies de *Conura* (Hymenoptera, Chalcididae): reavaliação do complexo *exinaniens* sensu Delvare

THALES RENAN DE AGUIAR BROTTTO¹

¹ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Espírito Santo, Av. Marechal Campos 1468, Maruípe, Vitória, ES, Brasil, 29.075-910. E-mail: chalcidini@gmail.com

RESUMO

Uma reavaliação das relações filogenéticas entre as espécies de *Conura* do complexo *exinaniens* sensu Delvare é apresentada usando o princípio da parcimônia e novas tecnologias de buscas de árvores filogenéticas (*New Technology Search*). Foram testados 11 grupos de espécies e 52 espécies como OTU's. Com base em 86 caracteres morfológicos, foram realizadas análises de parcimônia com pesagem implícita para valores de k entre 1 e 600. Apenas duas topologias distintas foram recuperadas, uma para k = 1 e outra para k ≥ 2. O complexo de espécies *exinaniens* é monofilético em todas as análises. Apenas para k = 1 o grupo *dimidiata* é recuperado parafilético. A monofilia dos demais grupos foi recuperada em todas as análises. São apresentadas sinapomorfias inéditas que suportam a monofilia do complexo de espécies e seus grupos, além de discussão sobre os caracteres e estados utilizados por Delvare.

Palavras-chave:

Chalcidoidea, Chalcidini, Cladística, *Spilochalcis*, Sistemática, TNT

ABSTRACT

A reevaluation of phylogenetic relationships of species belonging to *exinaniens* complex of *Conura* based on parsimony principle and New Technology Search is presented. Eleven groups of species and 52 species as OTU's were tested. Eighty six morphological characters were tested on parsimony analyzes and implied weighting, with k values from 1 to 600. Two distinct topologies were recovered, one with k = 1 and other with k ≥ 2. The *exinaniens* complex is monophyletic for all analyzes. The groups of species are recovered as monophyletic in analyzes, except the *dimidiata* group of species, which is paraphyletic when K = 1. The monophyly of the complex and their groups of species are supported by unpublished sinapomorphies and a discussion/reevaluation of Delvare characters and states' is presented.

Keywords:

Chalcidoidea, Chalcidini, Cladistic, *Spilochalcis*, Systematics, TNT

INTRODUÇÃO

Chalcididae Latreille 1817 é uma família de vespas parasitoides de algumas ordens de insetos holometábolos, que possui distribuição mundial e conta com 93 gêneros e 1474 espécies (Aguilar *et al.* 2013). É subdividida em cinco subfamílias e sete tribos, dentre as quais encontra-se Chalcidini (Heraty *et al.* 2013). Essa tribo foi reclassificada por Delvare (1992) com base cladística, sendo dividida em cinco gêneros, dentre os quais *Comura* são os mais especiosos 303 espécies (Noyes, 2014) e 63 grupos de espécie. Esse gênero ocorre no Novo Mundo, sendo principalmente Neotropical. *Comura* foram subdivididos em três subgêneros (*Ceratosmicra*, *Comura s. s.* e *Spilochalcis*) e organizado em complexos de grupos de espécies. *Spilochalcis* foram subdivididos em três complexos de grupos de espécies, tidos como agrupamentos naturais: *femorata*, *xanthostigma* e *exinaniens*. O complexo *exinaniens* é sustentado pelas seguintes sinapomorfias: metafêmur sem dente interno, pecíolo com lâmina basal dorsal menos desenvolvida que a lâmina ventral e presença de carena transversa abaixo do tórulo. Reúne 11 grupos de espécie (*exinaniens*, *referator*, *leucotela*, *similis*, *chrysonera*, *surumuae*, *vesicula*, *huberi*, *transitiva*, *transidiata* e *dimidiata*) e 24 espécies válidas. Se desenvolvem como parasitoides primários de algumas famílias de Lepidoptera.

Apesar da grande contribuição para o estudo de Chalcidini, o trabalho de Delvare (1992) possui alguns aspectos que dificultam sua compreensão e sua replicabilidade. O número de espécies reunidas num determinado grupo pode variar de uma a várias, e o referido autor não deixa claro quais espécies foram utilizadas em sua análise, utilizando os grupos de espécie como unidades taxonômicas operacionais (OTU's). Além disso, algumas diagnoses de grupos de espécie apresentadas por ele possuem variações em estados de caracteres que não são considerados em sua matriz. Isso gera incerteza quanto a quais espécies foram realmente utilizadas, se esses grupos e suas relações filogenéticas seriam recuperados da forma proposta. Por outro lado, a posição de alguns clados nos cladogramas foram indicadas por linhas tracejadas, que não foram explicadas para os clados: *chrysonera*, *surumuae* e *huberi*. Em clados fora do complexo *exinaniens* o autor explica que as linhas tracejadas indicam incerteza da relação do clado com outros próximos, mas que essa posição seria justificada por hipóteses *ad hoc*. Isso sugere que a metodologia utilizada não recuperou as relações de tais clados.

Na apresentação da metodologia empregada, Delvare (1992) ponderou sobre métodos de reconstrução de filogenias quando o número de homoplasias é muito alto, afirmando que o princípio da parcimônia era uma alternativa para resolver melhor as relações filogenéticas. Afirmou ainda que esse princípio tende a evitar convergências e paralelismos. Após essa discussão ele afirmou que não usaria esse princípio e apresentou três razões para tal: 1) ele acreditava que um cladograma incompleto baseado em dados robustos era melhor que um completo baseado em dados hipotéticos; 2) acreditava que o paralelismo era a regra para evolução de Chalcidini, portanto não parecia lógico utilizar o princípio da parcimônia; e 3) que os resultados alcançados por ele permitiam acessar os limites de Chalcidini satisfatoriamente. Alguns caracteres apresentados por esse autor são muito confusos, o que dificulta seu entendimento. Não é possível afirmar que a evolução de um táxon é dirigida por uma tendência, seja de paralelismo ou convergência, sem antes realizar análises que suportem essa afirmação. Além disso, Farris (1983) acredita que a utilização

do princípio da parcimônia aumenta a capacidade de explicação de uma hipótese sem ter que recorrer a explicações *ad hoc*.

Os estudos de Delvare sobre Chalcidini coincidem com a época dos primeiros trabalhos filogenéticos em nível superior dentro da ordem Hymenoptera. Esses trabalhos realizados principalmente por Rasnitsyn (1988) utilizaram fósseis, e o ajudaram a hipotetizar *ground-plans* para os grupos. Esse autor analisou seus dados de maneira que permitisse que o mesmo ignorasse homoplasias e desse menos peso a caracteres, baseado em hipóteses *ad hoc* (Sharkey *et al.* 2011). Provavelmente Delvare (1992) foi influenciado pelos trabalhos de Rasnitsyn, pois apesar de não falar de fósseis em suas análises, faz menções à um *ground-plan* deduzido de comparações com grupos externos e análises de compatibilidade. A análise de compatibilidade foi a alternativa de Delvare para melhorar a resolução de sua filogenia, visto que o número de homoplasias era muito grande.

A análise de compatibilidade, ou análise em clique, dita que o esquema de relações preferido será dado pelo clique mais largo, ou seja, o maior agrupamento de caracteres mutuamente compatíveis. Os caracteres incompatíveis são excluídos de consideração, assim que o clique maior é identificado, ou secundariamente, quando uma segunda análise em clique é realizada. De Pinna (1991) discute que esse tipo de análise aumenta muito as hipóteses de homoplasia quando comparado com uma análise que utilize o princípio da parcimônia. Dessa forma a quantidade de hipóteses de homoplasias pode ter sido inflacionada no trabalho de Delvare (1992).

Assim, nesse trabalho as relações entre as espécies do complexo *exinaniens* são reavaliadas utilizando o princípio da parcimônia e novas tecnologias de busca de árvores filogenéticas (*New Technology Search*). Além disso, as OTU's utilizadas foram as próprias espécies, conferindo uma maior segurança de quais os táxons avaliados, e os caracteres e estados definidos por Delvare (1992) são reavaliados.

MATERIAL E MÉTODOS

Seleção de táxons

Os exemplares estudados foram obtidos das seguintes instituições: AMNH – *American Museum of Natural History*, Nova Iorque, Estados Unidos; BMNH – *The Natural History Museum*, Londres, Inglaterra; DCBU – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil; FIOC – Fundação Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil; IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Brasília, Brasil; IBIO – Instituto Biológico de São Paulo, São Paulo, Brasil; IBUS – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; INPA – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coleção Sistemática da Entomologia, Amazonas, Brasil; MIUP – *Universidad de Panama, Museo de Invertebrados "G.B. Fairchild"*, Panamá; MJMO – *Universidad Centro Occidental, Decanato de Agronomia*, Lara, Venezuela; MLPA – *Universidad Nacional de La Plata, Museo de la Plata*, La Plata, Argentina; MNRJ – Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil; MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil; MZSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; UFES – Universidade Federal do Espírito

Santo, Vitória, Brasil; UFMG – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil; UFPR – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil; USNM – *National Museum of Natural History*, Washington D.C., E.U.A.

Um total de 52 OTU's foram utilizadas nesse estudo **Tab. 1**. Das 24 espécies válidas citadas por Delvare (1992) para o complexo *exinaniens*, 22 foram estudadas. Outras 24 espécies ainda não descritas pertencentes ao complexo também foram estudadas. Dessa forma todos os grupos de espécies do complexo *exinaniens* foram representados nesse estudo.

Seis espécies foram selecionadas para compor o grupo externo. Quatro pertencem a diferentes complexos e subgêneros de *Comura*: duas pertencem ao complexo *xanthostigma* (uma do grupo *discolor* e outra do grupo *xanthostigma*), uma ao grupo *blanda* e a outra ao grupo *nigricornis*. E outras duas de gêneros distintos: *Chalcis pilicauda* (Cameron 1909) e *Brachymeria mnestor* (Walker, 1841b).

Terminologia

Os termos morfológicos seguiram basicamente o *Hymenoptera Anatomy Ontology* (HAO; Yoder *et al.* 2010), Gibson (1997) e Delvare (1988 e 1992). As acrônias utilizadas são: Fu1, Fu2, ..., primeiro seguimento funicular, segundo seguimento funicular, ...; Gt1, Gt2, ..., primeiro tergito gastral, segundo tergito gastral. Quando utilizados, os termos relacionados à escultura do tegumento seguiram Harris (1979) e o termo “umbilicado” extraído de Bouček (1988).

Estudo morfológico

As observações e medidas foram realizadas em estereomicroscópio Leica M80 com aumento máximo de 96x e graticulo de 5 mm dividido em 100 partes, acoplado ao sistema de iluminação Leica LED 5000 RL. As fotografias foram obtidas pelo sistema multifocal automatizado: Leica Z16 APO e pelo programa LAS Montage, sob um iluminador em domo com dois campos de LED, um inferior e outro superior. Em alguns casos foi utilizado um tubo de papel branco ou preto para difundir melhor a luz e reduzir o reflexo no integumento do espécime fotografado. As imagens em foco estendido foram combinadas com o programa Helicon Focus 6 (©HeliconSoft). Micrografias eletrônicas de varredura foram obtidas em microscópio JEOL JSM – 6610, usando *backscattering*, baixa voltagem (10-20 kV) e baixa pressão de vácuo (40-50 Pa). Quando necessário as imagens foram ajustadas em programa de edição de imagens.

Inicialmente foi realizado um levantamento de caracteres em literatura. Grande parte do tempo foi investida em avaliar os caracteres apresentados na matriz de Delvare (1992), esses caracteres e outros, foram avaliados e, quando necessário, reinterpretados. Caracteres novos foram levantados através de estudo dos exemplares a disposição.

Foram estudados 220 exemplares, 166 fêmeas e 54 machos, com base nesses exemplares foram estudados cerca de 100 caracteres morfológicos. Desses 86 foram selecionados (38 do prossoma, 50 do mesossoma e oito do metassoma), sendo 47 inéditos.

Análises filogenéticas

A matriz de caracteres foi produzida no DELTA (Dallwitz *et al.* 1993) e no Open DELTA, um programa derivado do DELTA que permite que as análises sejam realizadas sem emular o programa em outro sistema operacional. Posteriormente a matriz foi exportada para o formato Henning 1986. O arquivo gerado foi processado no programa TNT (Goloboff *et al.* 2008), utilizando algoritmos de novas tecnologias (*New Technology Search*). A fim de aumentar a aleatoriedade das árvores de Wagner, o parâmetro de semente randômica (*random seed*) foi modificado para zero. A fase de perturbação do parâmetro *Ratchet* foi aumentada para mais e menos 10%, uma vez que a matriz de caracteres é pequena, e o número de iterações foi aumentado para 1000. O número de ciclos no parâmetro *Drift* foi aumentado para 1000. Os parâmetros *Sectorial Search* e *Tree Fusing* foram utilizados conforme o padrão do programa.

Foram realizadas análises com pesagem igual e pesagem implícita. Valores da constante de concavidade *k* foram calculados através de dois *scripts*, um baseado na homoplasia total possível (com valor $k=7,5$) e outro baseado na homoplasia observada de uma árvore de Wagner dos dados (com valor $k=8,5938$), ambos escritos por Salvador Arias (Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucuman, Argentina). Outros valores de *k* também foram testados, dessa forma todos os valores de *k* utilizados foram: 1, 3, 6, 7,5, 8,5938, 9, 12, 25, 50, 100, 300, 600. Todas as árvores foram enraizadas em *Brachymeria mnestor*. Os caracteres encontrados foram mapeados no programa Winclada versão 1.00.08 (Nixon, 2002).

Lista de caracteres e estados

[*, caracteres inéditos; **, caracteres re-interpretados de Delvare (1992);].

PROSSOMA

1. **Carena transversa entre os ocelos posteriores: 0, ausente (Fig.4); 1, presente (Fig.5).

Delvare (1992) descreveu essa carena como “carena transversa do vértice”, e indicou que quando a mesma estivesse presente seria bem distinta. Contudo em algumas espécies essa carena não é tão distinta, podendo ser confundida em alguns casos com elevações do interstício dos umbílicos nessa região. O referido autor afirma também que essa carena está presente em vários grupos do complexo *exinaniens* (*chrysomera*, *surumuae*, *huberi*, *transitiva*, *vesícula*, *transidiata* e *dimidiata*), entretanto foi observado nesse trabalho que esse estado está ausente nas espécies de *surumuae* e *similis* e em algumas de *dimidiata*.

2. *Carena pré-orbital: 0, ausente; 1, presente.

É uma carena da face disposta ao longo da margem interna do olho composto. Nesse estudo foi observado que todas as espécies do grupo interno possuem essa carena, além da espécie do grupo *blanda*.

3. **Inserção interantenal, posição: 0, no ou levemente acima do nível inferior dos olhos compostos (Fig. 6); 1, distintamente acima do nível inferior do olho composto (Figs. 7, 9).

A distância da inserção antenal foi considerada sobre ou levemente acima do nível inferior dos olhos quando está no máximo sobre o quinto inferior da altura do olho. Ela é considerada distante da margem inferior do olho quando está acima do quinto inferior da altura do olho. O primeiro estado ocorre nas espécies de *chrysomera*, *similis*, *exinaniens*, *leucotela* e *referator*, conforme o estudo de Delvare (1992).

4. **Projeção interantenal, Tipo de ornamentação: 0, carena ou lâmina estreita (Fig. 10); 1, lâmina ampla (Fig. 11).

A projeção interantenal é frequentemente confundida com uma carena que pode ou não estar sobre ela. Isso pode levar à codificação de caracteres complexos misturando estados de caráter da projeção interantenal com estados de caráter de sua carena, como o caráter “projeção interantenal” de Delvare (1992). Aqui optou-se por não codificar a projeção interantenal e sim a amplitude de sua carena, cuja diferença é perceptível.

5. *Área paraescrobal, intumescência na metade inferior: 0, ausente (Figs. 7, 11); 1, presente (Figs. 9, 10).

Na porção inferior da área paraescrobal pode existir uma elevação característica, quando existe a intumescência está presente. Esse trabalho recuperou tal intumescência como uma sinapomorfia das espécies dos grupos *chrysomera* e *transidiata*.

6. *Escapo antenal, sensilas: 0, ausente (Fig. 13); 1, presente (Fig. 14 e 15). [Presente apenas no macho].

Walther (1981 & 1983) realizou os primeiros trabalhos ressaltando importância do padrão das sensilas antenais de Hymenoptera como um caráter filogenético. Considerou que esses padrões eram complexos e dotado de vários possíveis caracteres. Aqui foi observado que alguns machos possuem sensilas em seus escapos antenais, cujas formas (arredondadas, alongadas, áreas mais elevadas), quantidade e posição são muito diversas. Portanto, nesse caráter foram diferenciados machos de espécies que não possuem as sensilas em seus escapos antenais e machos que as possuem. No caráter subsequente foi avaliado a posição de maior concentração de sensilas num escapo antenal. A análise do material disponível de machos sugere que essas sensilas ocorrem na grande maioria das espécies estudadas, exceto a espécie *C. sp. 8* e espécies do grupo *transidiata*.

7. ***Escapo antenal, sensilas, posição:** 0, restritas ao ápice (Fig. 14); 1, não restritas ao ápice (Fig. 15). [Presente apenas no macho] [Apenas para os terminais com estado 1 no caráter 6].

As sensilas não restritas ao ápice do escapo antenal ocupam mais que o ápice do escapo antenal. Esse é o tipo mais comum de sensila. Aqui foi encontrado que o escapo antenal com sensilas não restritas ao ápice ocorre nos grupos *exinaniens*, *referator*, *dimidiata* e *transidiata*.

8. * **F6, F7 e clava, ventre, micropilosidade:** 0, ausente (Fig. 16); 1, presente (Fig. 17). [Presente apenas nas fêmeas].

Na área ventral desses flagelômeros existe uma região em que a pilosidade é mais curta que as demais regiões dos funículos antenais. Esse estado de caráter foi recuperado aqui como uma sinapomorfia exclusiva das fêmeas do grupo de espécies *chrysonera*.

9. ****Área supraclipeal, superfície:** 0, pouco convexa (Fig. 11); 1, muito convexa, bojuda (Fig. 12).

A área supraclipeal está localizada medialmente à face inferior cujos limites são: a margem inferior do tórulo, dorsalmente, e a margem superior do clipeo, ventralmente. Wijesekara (1997) codificou a área supraclipeal como “elevada horizontalmente” para os Chalcidini. No geral, as espécies possuem a área convexa, contudo algumas apresentam essa área mais elevada e destacada. Existem ainda grupos que possuem uma carena na porção superior dessa área, a carena abaixo do tórulo, discutida no próximo caráter. Portanto, a codificação de Wijesekara não é aqui utilizada.

10. ****Carena abaixo do tórulo:** 0, ausente (Figs. 7, 9); 1, presente (Figs. 6, 8).

Quando presente essa carena pode estar bem demarcada em toda sua extensão, ou um pouco menos demarcada no meio que nas laterais, como nas espécies do grupo *chrysonera*. A presença dessa carena parece estar associada com uma área supraclipeal muito convexa, como ocorre nas espécies dos grupos *chrysonera*, *similis*, *exinaniens*, *referator* e duas espécies do grupo *dimidiata* [*Co. masus* (Walker, 1841a) e *Co. dimidiata* (Walker, 1842)]. As demais espécies do grupo *dimidiata* possuem essa carena e não possuem a área supraclipeal muito convexa, e nas duas espécies do grupo *leucotela* ocorre o inverso.

11. ****Forma da carena abaixo do tórulo:** 0, retilínea ou levemente arqueada (Fig. 8); 1, fortemente arqueada (Fig. 6).

No estado 0, a carena é praticamente paralela a linha da inserção interantenal. Quando a carena é fortemente arqueada a porção externa do arco se direciona para o clipeo. Delvare (1992) codificou a presença ou ausência dessa carena independente de seu grau de arqueamento, mas o segundo estado de caráter é sinapomórfico para o grupo *referator*.

12. **Clípeo, superfície: 0, não convexo; 1, convexo.

O estado 0 ocorre em espécies do grupo externo, nesses casos essa região é plana ou côncava. Todas as espécies do complexo *exinaniens* possuem o clipeo convexo, sendo essa uma das sinapomorfias que definem esse clado.

13. *Clípeo, grau de convexidade: 0, pouco convexo (Fig. 11); 1 muito convexo, bojudo (Fig. 12). [Apenas para os terminais com estado 1 no caráter 12].

O clipeo muito convexo é uma das sinapomorfias mais importantes dos grupos *chrysonera*, *similis*, *exinaniens*, *leucotela* e *referator*.

14. *Face inferior, pontuação: 0, esparsa (Fig. 7); 1, densa (Fig. 9).

Em espécies do grupo *transidiata* é perceptível um número considerável de pontuações.

15. *Face inferior, profundidade dos pontos: 0, rasos (Fig. 7); 1, profundos (Fig. 9).

Quando profundos, os pontos são distintamente desnivelados do resto da face inferior.

16. *Face inferior, carenas transversas: 0, ausentes (Fig. 7); 1, presentes (Figs. 6, 12).

Quando presentes, essas carenas geralmente se concentram principalmente na porção mais lateral da face inferior.

17. **Fórmula mandibular: 0, 2.2 (Fig. 18); 1, 2.3 (Figs. 19, 20, 22); 2, 3.3 (Fig. 21, 23).

A mandíbula possui várias características que podem resgatar o sinal filogenético, como o tamanho da mandíbula, o número, tamanho e forma de seus dentes, e presença ou ausência de lâmina na margem ventral.

Delvare (1992) codificou o caráter “mandíbulas” com todas essas características, com diversos estados de caráter e uma evolução complexa. Esse caráter foi reinterpretado e desmembrado em vários, avaliados como caracteres independentes. A fórmula mandibular se refere ao número de dentes presentes na mandíbula, primeiro é indicado o número da mandíbula esquerda, depois o da mandíbula direita. O estado de caráter plesiomórfico é “2.3”, o grupo *transitiva* e *dimidiata* são os únicos com mandíbulas “2.2” e a fórmula mandibular “3.3” é uma sinapomorfia dos grupos *surumuae* e *vesicula*.

18. **Mandíbula direita, tamanho do dente mediano: 0, menor que o superior (Figs. 21, 22); 1, aproximadamente do mesmo tamanho que o superior (Fig. 23); 2, maior que o superior (Fig. 20).

Nas espécies do grupo *chrysonera* o dente mediano maior que o superior é uma sinapomorfia exclusiva.

19. *Mandíbula esquerda, posição do ápice do dente superior: 0, na linha média do dente (Fig. 23); 1, acima da linha média do dente (Figs. 18, 22).

O dente superior das mandíbulas estudadas é sempre pontiagudo. Contudo, seu ápice ou ponta pode estar mais ou menos deslocado dorsalmente. Quando o ápice do dente está numa linha que o corta em duas partes iguais, ele é considerado na linha média do dente. Quando o ápice do dente está acima dessa linha, mais deslocado dorsalmente, ele é considerado acima da linha média do dente.

20. *Mandíbula esquerda, forma do dente inferior: 0, pontiagudo (Fig. 18); 1, truncado (Fig. 19).

O segundo estado ocorre apenas nas espécies do grupo *huberi* e de *Chalcis pilicauda*, sendo recuperado como uma sinapomorfia importante para *huberi*.

21. **Mandíbula esquerda, tamanho do dente inferior: 0, menor que o superior (Figs. 19, 21); 1, do mesmo tamanho ou maior que o superior (Figs. 18, 23).

O dente inferior da mandíbula esquerda pode ser menor, do mesmo tamanho ou maior que o dente superior, independente de sua forma.

22. **Mandíbula, ornamentação da margem inferior: 0, com carena (Fig. 10); 1, com lâmina (Fig. 11).

Quando presente a lâmina na margem ventral da mandíbula é bem perceptível. Só ocorre a carena em quatro das seis espécies do grupo externo.

23. **Sulco malar: 0, ausente ou obliterado (Fig. 29); 1, presente da margem da fossa oral à margem do olho (Fig. 10).

Trata-se de um sulco que ocorre no espaço malar, geralmente estendendo-se da lateral da boca até a margem inferior do olho. Quando presente, o sulco malar pode estar limitado à região mais próxima à boca (obliterado). Aqui as condições de sulco malar ausente e obliterado foram codificadas conjuntamente a fim de destacar quando essa estrutura ocorre em todo o espaço malar.

24. **Espaço mala, comprimento: 0, curto (Figs. 7, 9); 1, longo (Fig. 6).

Quando o comprimento do espaço malar é curto, a cabeça assume um aspecto mais arredondado com olhos grandes. Nas espécies cujo espaço malar é longo, a cabeça desses animais assume um aspecto mais triangular com olhos de tamanho mais reduzido. Espaço malar curto é a sinapomorfia exclusiva do clado C em todas as análises estudadas.

25. **Sulco malar, extensão da carena interna: 0, presente apenas próximo à boca; 1, presente da boca até o olho.

Quando o sulco malar está presente da margem da boca à margem do olho, sua carena interna está sempre presente. Sua extensão contudo pode estar limitada apenas próximo à boca, como é o caso de quatro das cinco espécies de *huberi*.

26. **Sulco malar, carena interna e externa: 0, não paralelas (Figs. 10, 20); 1, paralelas (Fig. 6, 12).

Delvare (1992) descreve esse caráter como um estado de caráter do sulco malar. Em sua descrição as carenas do sulco malar não seriam paralelas pois divergem próximo à boca, tornando o sulco malar mais amplo naquela região. Em espécies de *chrysonera* essas carenas não são paralelas, mas devido a outro motivo: no meio do sulco há um distanciamento das carenas tornando-o mais largo nessa região. Contudo essas carenas convergem novamente próximo à boca. Próximo a boca, ventral à carena externa, há uma intumescência que deixa essa carena mais sutil nessa região, podendo levar a uma interpretação errônea da localização da carena externa.

27. *Sulco pós-orbital: 0, ausente (Fig. 26); 1, presente (Figs. 25, 27).

A carena externa do sulco malar pode ou não se estender ao longo margem externa do olho do animal. Quando essa se estende, assume o nome de carena pós-orbital que, muitas vezes, delimita o sulco pós-orbital. Uma das sinapomorfias do grupo *surumuae* é a ausência desse sulco.

28. *Carena pós-orbital, extensão: 0, ausente no 1/3 mediano da altura do olho (Fig. 24); 1, presente ao longo de toda a margem do olho (Fig. 25); 2, presente apenas dorsalmente.

Para a maioria das espécies a carena pós-orbital está presente em toda extensão do olho, apenas em *chrysonera* ela está ausente no 1/3 da altura do olho. Essa carena está presente apenas dorsalmente em *Co. nigricornis* (Fabricius, 1798).

29. *Sulco pós-orbital, largura: 0, estreito (Fig. 24); 1, largo (Fig. 27).

Um sulco orbital estreito não ocupa nem 1/3 da largura da têmpora em sua porção inferior. Quando largo, esse sulco ocupa no mínimo quase metade dessa distância. A condição de sulco largo é sinapomórfica para o grupo *huberi*.

30. *Gena e têmpora, margem: 0, não paralela à margem lateral do olho (Fig. 24); 1, paralela à margem lateral do olho (Fig. 25).

Aqui as áreas da gena e da têmpora são interpretadas conforme Gibson (1997), a primeira é o lado da cabeça atrás e ventral aos olhos e a segunda é o topo da cabeça atrás dos olhos. Em vista lateral a margem do olho é comparada com as margens, da gena e da têmpora, quando gena e têmpora têm largura semelhante suas margens são paralelas à do olho. Quando a têmpora é mais estreita que a gena, suas margens não são paralelas à do olho.

31. *Carena genal, aspecto: 0, não laminar (Fig. 29); 1, laminar (Fig. 28).

32. *Carena genal, largura próximo à boca: 0, estreita (Fig. 12); 1, ampla (Fig. 11, 28).

A lâmina da gena e a gena tocam a abertura da fossa oral no mesmo ponto. Nesse ponto a gena pode apresentar uma leve concavidade dando a impressão da lâmina ser mais ampla.

33. **Carena genal, extensão: 0, não se estende até o dorso da cabeça (Figs. 30, 32); 1, estende-se até o dorso da cabeça (Fig. 31).

A carena genal pode estar limitada apenas à gena ou pode continuar atrás da cabeça do animal, algumas vezes como uma carena completa, outras como uma carena interrompida. Atrás da cabeça pode existir ainda uma borda ou uma carena margeando o forame occipital, mesmo quando a carena genal se prolonga dorsalmente. Delvare (1992) considera que a carena genal, quando prolongada dorsalmente, é prolongada na carena occipital. Gibson (2003) evidencia dificuldades ao codificar as carenas genal e occipital. Em um desses casos o último autor codifica a carena que margeia a gena como “carena genal” e uma carena que circunda o forame occipital como “carena occipital”. Essa carena é muito similar à uma carena que delimita ao menos dorsalmente o forame da cabeça. Apesar desses estudos tratarem de famílias diferentes, há uma dúvida de homologia nas estruturas. Por isso aqui será tratado apenas se a carena genal se prolonga dorsalmente ou não e a carena que delimita o forame da cabeça não será atribuído nome.

34. *Área occipital, elevação: 0, não elevada (Fig. 30); 1, elevada (Fig. 31).

Em vista posterior da cabeça a área occipital é geralmente delimitada pela continuação da carena genal pode estar desnivelada da têmpera, com essa menos elevada que a primeira. Essa situação parece estar relacionada à presença da continuação da carena genal, *Comura vesicula* Delvare, e algumas espécies do grupo *dimidiata* possuem esse desnível sem apresentar a continuação dorsal da carena genal.

35. **Depressão foraminal: 0, ausente (Fig. 30); 1, presente (Fig. 31).

A área ao redor do forame occipital geralmente é mais impressa que o restante da parte de trás da cabeça. Essa área pode ser mais impressa dorsalmente que ventralmente, sem depressão foraminal (Fig. 30), ou totalmente impressa, com depressão foraminal (Fig. 31). Pode ser delimitada por carena ou margem aguda (Figs. 30 e 32) ou não ser delimitada (margem arredondada, Fig. 31). E ainda, a delimitação dessa área pode ser apenas dorsal ou total (Fig. 30 e 32, respectivamente). Delvare (1992) considerou todas essas características em um único caráter com quatro estados. Discutiu ainda que a condição em que a depressão foraminal está presente sem delimitação alguma estaria correlacionada com a presença do sulco da margem anterior do pronoto, pois esses caracteres estariam relacionados à articulação da cabeça com o mesossoma. Aqui encontramos que a depressão foraminal ocorre na grande maioria das espécies avaliadas, ausente apenas nas espécies *Co* sp. 8 e *Co* sp. 9, e nos grupos *chrysonera* e *transidiata*, não sendo encontrada uma relação clara entre esse caráter e o sulco da margem anterior do pronoto. Não foi possível dissecar todas as espécies, mas nossas observações sugerem que exista uma correlação entre a presença da depressão foraminal e uma margem anterior do proexterno recurvada, de modo que o encaixe da cabeça ao mesossoma fique mais firme e, possivelmente, limitando a movimentação da cabeça.

36. **Forame occipital, carena dorsal: 0, ausente (Fig. 31); 1, presente (Fig. 30).

Aqui é tratada se a área ao redor do forame occipital é delimitada por carena ou não, independente de existir depressão foraminal. Ocorre apenas na espécie *Co. sp. 9* e nos grupos *chrysonera*, *vesicula*, *surumuae* e *transitiva*. Esse estado de caráter é uma das sinapomorfias dos clados *Co. sp. 9 + chrysonera* e *vesicula + surumuae*.

37. **Depressão foraminal, extensão: 0, presente apenas dorsalmente (Fig. 30); 1, presente ao redor de todo forame (Fig. 32).

O forame occipital totalmente delimitado é homoplasia dos grupos *surumuae* e *transitiva*.

MESOSSOMA

38. **Margem anterior do pronoto, curvatura: 0, não recurvada dorsalmente (Fig. 33); 1, recurvada dorsalmente (Fig. 35).

A margem anterior do pronoto pode ser uma margem não recurvada dorsalmente como nas espécies de *chrysonera*, ou pode estar bem recurvada dorsalmente. Delvare (1992) diferenciou um pronoto com lâmina recurvada em sua margem anterior associada com um sulco (o sulco basal). Aqui consideramos que a presença dessa lâmina recurvada independe desse sulco e portanto esses caracteres são codificados separadamente.

39. **Colo pronotal, sulco basal: 0, ausente (Fig. 36); 1, presente (Fig. 34).

Esse é sulco basal do pronoto (Delvare, 1992) que é delimitado anteriormente pela margem anterior do pronoto e posteriormente por uma carena levemente emarginada.

40. *Margem anterior do proesterno, curvatura: 0, não recurvada (Figs. 33, 55); 1, recurvada (Fig. 35).

A margem anterior do proesterno pode não apresentar lâmina, ou quando apresenta essa é muito reduzida, e pode ser desenvolvida em lâmina recurvada ventralmente. Sua correlação com a depressão foraminal é tratada no caráter 35.

41. *Colo pronotal, ângulo: 0, aproximadamente perpendicular ao eixo do corpo (Fig. 36); 1, inclinado anteriormente (Fig. 34).

Quando o colo pronotal é perpendicular ao eixo do corpo, a cabeça da vespa fica mais próxima do mesossoma, de modo que a movimentação é mais limitada. Quando existe a inclinação dessa face a cabeça da vespa tem maior amplitude de movimento.

42. **Carena pronotal, porção laminar: 0, ausente dorsalmente (Fig. 37); 1, presente dorsalmente (Figs. 34, 36, 38, 39).

A carena pode se estender da lateral do pronoto até seu dorso, delimitando anteriormente o colar do pronoto. Apenas o grupo *leucotela* não possui a porção laminar dessa carena em seu dorso.

43. **Carena pronotal, no dorso do pronoto: 0, interrompida medianamente (Figs. 34, 36, 39); 1, completa (Fig. 38). [Apenas para terminais com estado 1 no caráter 42].

A interrupção dessa carena é um estado plesiomórfico no complexo *exinaniens*, e apenas *vesicula* e *huberi* possuem a porção laminar da carena delimitando completamente o colar do pronoto.

44. **Carena pronotal: 0, interrompida em mais que 0,4x a largura do pronoto (Fig. 34); 1, interrompida no máximo 0,3x a largura do pronoto (Figs. 36, 39). [Apenas para terminais com estado 0 no caráter 43].

Esse caráter avalia a amplitude da interrupção da porção laminar dessa carena no dorso do pronoto. Não há sobreposição dessas medidas, mesmo com limites próximos essa diferença pode ser observada.

45. *Colar pronotal, carena pré-apical: 0, ausente (Fig. 34); 1, presente (Fig. 39).

Trata-se de uma carena presente na região mediana do dorso do colar pronotal, posterior à carena pronotal. Essa carena ocorre apenas em *transidiata* e algumas espécies de *transitiva*. As espécies do grupo *dimidiata* possuem o pronoto com uma escultura estrigosa bem elevada, que não deve ser confundida com a carena pré-apical.

46. *Pronoto, calosidade lateral, aspecto: 0, ausente (Fig. 36); 1, com reentrância anterior (Fig. 39); 2, com reentrância anterior e posterior (Fig. 40).

Trata-se de uma dilatação na porção lateral do pronoto. Delvare (1992) agrupa a calosidade e a presença de apófises no pronoto sob a mesma terminologia “calosidade do pronoto”. Contudo essas estruturas não são similares e sua posição não é a mesma, por isso não são aqui consideradas homólogas. Em vista dorsal, a

calosidade pode ser percebida apenas por uma constrição anterior, formando uma região mais estreita do pronoto anteriormente (Fig. 39), ou por uma constrição anterior e uma posterior (Fig. 40). O estado (46:2) ocorre apenas no grupo *referator* e em algumas espécies de grupo *leucotela* e grupo *dimidiata*.

47. **Mesoescuto, escultura: 0, umbilicado (Figs. 36, 37, 39); 1, estrigoso (Fig. 40).

Apenas o grupo *dimidiata* e três espécies de *huberi* possuem o mesoescuto estrigoso, contudo as elevações e os sulcos dessa escultura são mais acentuados em *dimidiata*.

48. *Mesoescuto, densidade de umbílicos: 0, menos que 40 umbílicos (Fig. 36); 1, entre 50 e 70 umbílicos (Fig. 39); 2, mais que 80 umbílicos (Fig. 37). [Apenas para terminais com estado 0 no caráter 47].

O lobo mediano do mesoescuto foi dividido em quadrantes por duas linhas: uma mediana longitudinal, e outra transversal na metade do comprimento da linha anterior. A contagem de umbílicos foi feita no quadrante anterior direito.

49. **Carena frenal, forma: 0, arredondada (Fig. 41); 1, emarginada (Fig. 42); 2, bilobada (Fig. 43).

A carena frenal é uma carena que delimita anteriormente o freno. Ela pode ser estreita e acompanha o contorno do escutelo (arredondada), ou mais ampla e nitidamente laminar. Neste último caso, a margem pode apresentar ligeira reentrância (emarginada) ou lobos nítidos (bilobada). A maioria das espécies do complexo possuem a margem da carena frenal bilobada, e os estados emarginada ou margeando o escutelo ocorrem apenas em espécies dos grupos *leucotela* e *referator*. Delvare (1992) também considerou a distância entre os lobos de uma carena frenal bilobada, mas nas espécies aqui analisadas não foi percebida uma diferença significativa dessa distância.

50. **Dorselo, cerdas: 0, ausentes (Fig. 44); 1, presentes (Fig. 45).

Este corresponde em parte ao caráter 35 de Delvare (1992). O dorselo pode ser dotado ou não de cerdas. Dentro do complexo *exinaniens* a presença de cerdas no dorselo é sinapomórfica para o grupo *dimidiata*.

51. **Aréola espiracular, comprimento: 0, comprida (Fig. 46); 1, curta (Fig. 47). [Apenas para as fêmeas].

O propódeo dessas espécies possui uma carena transversa anterior (a cóstula anterior) uma carena longitudinal mediana (a carena mediana) e uma carena transversa posterior (a cóstula posterior). Entre essas carenas pode haver outras carenas que formam aréolas, das quais algumas foram nomeadas por Delvare (1988 & 1992). Em seu estudo de 1988, esse autor definiu a aréola espiracular, mais próxima do espiráculo, delimitada anteriormente pela cóstula anterior e na lateral externa pela aréola supracoxal. Essa aréola pode ser delimitada posteriormente pela cóstula posterior, dando uma impressão que essa aréola é comprida, ou por uma carena mais anterior, dando a impressão que essa carena é curta.

52. *Cóstula anterior, extensão: 0, contínua, sem interrupção ou falha no meio (Fig. 45, 46); 1, interrompida no meio (Fig. 44).

A cóstula anterior é completa na maioria das espécies avaliadas, só é interrompida medianamente em espécies do grupo *leucotela*, *huberi* e em *Co. sp 18*, espécie do grupo *transitiva*.

53. *Pronoto, painel lateral, carena arqueada: 0, ausente; 1, presente (Fig. 48).

Quando presente essa carena está no centro do painel com a concavidade voltada para cima.

54. *Pronoto, painel lateral, carena diagonal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 50).

Trata-se de uma carena diagonal, no sentido dorso-ventral, localizada pouco abaixo do meio do painel e partindo de sua margem anterior. Delimita dorsalmente uma área mais depressa do painel lateral do pronoto.

55. *Procoxa, forma: 0, sem faces planas (Figs. 51); 1, com faces planas (Fig. 50);

A procoxa sem face plana assume um aspecto cilíndrico, enquanto a uma procoxa com faces planas assume um aspecto de um poliedro.

56. **Procoxa, carena anterior: 0, ausente (Fig. 51); 1, presente (Fig. 50).

Delvare (1988) fala sobre uma carena na procoxa sem detalhar melhor como ela é. Aqui nota-se que a face lateral externa da procoxa pode ter carena anterior, dorsal, posterior e ventral. A carena ventral é desenvolvida em lâmina para todas as espécies estudadas, não sendo de grande importância. As demais carenas podem estar presentes ou ausentes dependendo da espécie. As carenas anterior e posterior parecem estar correlacionadas com uma procoxa com faces planas.

57. **Procoxa, carena dorsal: 0, ausente (Fig. 51); 1, presente (Fig. 49).

Parte do painel lateral do pronoto pode estar cobrindo a procoxa nesse ponto o que pode dificultar a visualização desse caráter.

58. **Procoxa, carena posterior: 0, ausente (Fig. 51); 1, presente em até metade da sua altura; 2, presente em toda parte posterior (Fig. 50).

O estado de caráter 1, foi recuperado como uma das sinapomorfias do complexo *exinaniens*.

59. *Procoxa, ventre, cerda: 0, ausente (Fig. 51); 1, presente (Fig. 49).

A superfície posterior da procoxa pode possuir uma linha de cerdas mais grossas que o normal, a qual foi considerada por Delvare (1992) como sinapomorfia de Chalcidini. No ventre da lateral externa da procoxa pode existir uma ou mais cerdas grossas distintas das cerdas procoxais de Delvare. Está presente apenas em uma espécie do grupo *exinaniens* e em todas as espécies de *leucotela* e *huberi*.

60. *Mesopleura, porção anterior, fôvea: 0, fôvea pouco visível (Fig. 52); 1, fôvea bem visível (Fig. 53).

A fôvea da mesopleura pode ser avaliada quanto à sua profundidade, forma, delimitação por carenas e característica dessas carenas. Aqui é avaliada a profundidade dessa fôvea, quando é rasa parece pouco visível, quando é profunda parece mais visível.

61. *Mesopleura, porção anterior, forma da fôvea: 0, depressão em forma diferente de “J” (Fig. 53); 1, depressão em forma de “J” (Fig. 35).

Quando a fôvea anterior da mesopleura tem depressão em forma de “J”, sua margem anterior mais afastada da margem anterior da mesopleura e a margem ventral dessa fôvea pode estar bem elevada dando a impressão de uma depressão em forma de “J”. Apenas as espécies de *vesicula* e *surumuae* possuem a fôvea dessa forma.

62. *Mesopleura, porção anterior, fôvea, carena anterior: 0, ausente (Fig. 52); 1, presente (Fig. 53).

A fôvea da mesopleura pode ser delimitada anteriormente por carena.

63. *Mesopleura, porção anterior, fôvea, carena anterior, elevação: 0, não elevada (Fig. 48); 1, distintamente elevada (Fig. 53). [Apenas para terminais com estado 1 no caráter 62].

Quando presente, a carena que delimita a fôvea da mesopleura anteriormente pode ser bastante elevada. Essa condição ocorre em espécies dos grupos de *similis*, *exinaniens* e *referator* além de estar presente em uma espécie de *dimidiata*.

64. *Mesopleura, porção anterior, fôvea, carena mediana: 0, ausente (Fig. 48); 1, presente (Fig. 53).

Trata-se de uma carena transversa que, quando presente, está no meio da fôvea.

65. *Mesopleura, porção anterior, fôvea, carena diagonal: 0, ausente (Fig. 35); 1, presente (Fig. 53).

A margem ventral da fôvea pode ter uma carena diagonal. Essa carena está presente em todas as espécies do grupo interno, exceto *Conura transidiata* e as espécies de *vesicula* e *surumuae*.

66. **Mesopleura, porção ventral, dilatação: 0, ausente; 1, presente.

Anterior à depressão femoral, na parte ventral da mesopleura (não a área subpleural) pode existir uma intumescência. Essa característica ocorre na maioria das espécies avaliadas, exceto a maioria das espécies do grupo externo.

67. **Mesopleura, carena ventral: 0, ausente; 1, presente (Fig. 48).

Trata-se de uma carena que quando presente delimita anteriormente a área subpleural. Segundo Delvare (1988) essa carena não é homóloga a carena epicnemial de *Brachymeria*.

68. *Asa anterior, pilosidade da célula basal: 0, densidade de cerdas baixa (Fig. 54); 1, densidade de cerdas alta (Fig. 55).

Quando a célula basal da asa anterior é quase ou totalmente coberta por cerdas é considerado que a mesma tem densidade de cerdas alta. Quando a célula basal tem ao menos alguma área sem cerdas é considerada com densidade de cerdas baixa.

69. *Asa posterior, cerdas modificadas: 0, ausente (Fig. 56); 1, presente (Fig. 57).

Na asa posterior atrás da veia pós-marginal existe uma veia espectral que se subdivide em duas anteriormente. No local dessa subdivisão pode existir uma ou mais cerdas modificadas.

70. *Metapleura, proeminência: 0, não ou pouco proeminente; 1, proeminente.

Praticamente todas as espécies analisadas possuem algum grau de proeminência na metapleura, contudo apenas as espécies dos grupos *transidiata*, *dimidiata* e *transitiva* e *Co. similis* (Ashmead, 1904) possuem essa estrutura visivelmente mais destacada.

71. *Metapleura, escultura: 0, totalmente umbilicada; 1, umbilicada apenas anteriormente; 2, não umbilicada.

Quando umbilicada apenas anteriormente, a metapleura pode possuir alguns umbílicos posteriormente ou ser lisa. Quando não umbilicada essa estrutura é lisa.

72. **Metacoxa, aspecto: 0, delgada (Fig. 61); 1, robusta (Fig. 62).

Quando a metacoxa é afilada e alongada, ela é considerada delgada. Quando é mais espessa e mais curta foi considerada robusta.

73. *Metacoxa, ventre, escultura: 0, sem fôveas (Fig. 60); 1, com fôveas (Fig. 61).

Quando ausente de fôveas, a face ventral da metacoxa possui no máximo alguns pontos. Quando presente essas fôveas são facilmente identificadas.

74. **Metafêmur, tamanho do dente proximal: 0, pequeno (Fig. 62); 1, médio ou grande (Fig. 63, 67).

O metafêmur das espécies analisadas podem ter vários padrões de dentição ventral externa, os quais são utilizados como caracteres diagnósticos de espécies e de grupos. Aqui um dente proximal é pequeno quando é similar a um dentículo, se os demais dentes são pequenos ou médios esse dente é no máximo do tamanho dos demais dentes, se forem grandes ele é muito menor que os demais. Um dente proximal médio ou grande nunca tem o tamanho similar a um dentículo, quando os dentes subsequentes forem pequenos ou médios

ele é maior que esses dentes, quando os dentes subsequentes são grandes ele tem ao menos a metade do tamanho desses dentes.

75. **Metafêmur, dente ou intumescência interna: 0, ausente (Fig. 67); 1, presente (Fig. 66).

Quando presente o dente ou intumescência interna do metafêmur se localiza na face interna do metafêmur, aproximadamente na mesma direção que o dente proximal do metafêmur.

76. **Metafêmur, tamanho dos dentes: 0, pequenos (Fig. 64); 1, médios (Fig. 65); 2, grandes (Figs. 62, 63).

Aqui não é avaliado o dente proximal do metafêmur. Quando os dentes são como uma fileira de denticulos estes são considerados dentes pequenos. Quando o metafêmur possuir pelo menos os três dentes distais como projeções espiniformes, estes são considerados dentes grandes. Quando os dentes do metafêmur não são nem denticulo, nem projeções do metafêmur são considerados dentes de tamanho médio. Esse último estado de caráter foi recuperado como uma sinapomorfia do grupo *exinaniens*.

77. *Metafêmur, compressão dos dentes: 0, achatados (Fig. 63); 1, não achatado (Fig. 62).

Esta situação está restrita aos dentes de tamanho grande e médio, e se refere ao fato destes dentes estarem ou não comprimidos (achatados lateralmente). Esse estado ocorre apenas nas espécies do grupo *similis*.

78. *Metafêmur, cerdas associadas aos dentes: 0, apenas uma cerda diferenciada presente entre cada dente; 1, mais de uma cerda associada aos dentes.

Os dentes do metafêmur estão associados a cerdas. Parece que a quantidade de cerdas associadas aos dentes do metafêmur é correlacionada com o tamanho dos mesmos. Quando esses são pequenos ou médios, existe apenas uma cerda modificada entre dois dentes. Quando esses são grandes, a quantidade das cerdas aumenta, existindo alguns pares de cerdas entre dois dentes. Apenas *Co. eubule* (Cresson, 1865) e *Co. sp. 20* parecem não seguir essa tendência, onde o estado reverteu de muitas cerdas, para uma cerda entre cada dois dentes, a despeito de seus dentes grandes.

79. *Metafêmur, face interna dos dentes: 0, sem sulco ou feixe de cerdas (Fig. 66); 1, com sulco e feixe de cerdas (Fig. 67).

As espécies de *transitiva* possuem quatro dentes e, na face interna do segundo e terceiro dentes, existe um sulco de diversos tamanhos do qual partem feixes de cerdas. Essa condição é sinapomorfia desse grupo.

80. *Metatíbia, ápice do esporão apical: 0, aproximadamente do mesmo tamanho que o espinho apical (Fig. 68); 1, visivelmente menor que o espinho apical (Fig. 69).

O tamanho do espinho da metatíbia pode variar entre as espécies, mas o local da inserção e o tamanho do esporão apical parecem sempre similares. De modo que é possível avaliar o tamanho do espinho apical em relação ao esporão apical.

METASSOMA

81. **Pecíolo, carena basal dorsal: 0, ausente ou como carena sutil (Fig. 71); 1, como lâmina (Figs. 70, 72).

Delvare (1992) discute que existe uma tendência à redução no tamanho da carena nesse complexo, fato que foi comprovado nesse estudo.

82. **Pecíolo, tamanho: 0, curto (Fig. 70); 1, médio (Fig. 72); 2, grande (Fig. 71). [Apenas para as fêmeas].

Um pecíolo curto é no máximo 0,6x tão longo que largo; médio é de 1-3x tão longo quanto largo; longo é maior que 4x tão longo quanto largo.

83. *Pecíolo, carena mediana: 0, ausente (Figs. 71, 72); 1, presente (Fig. 70).

Trata-se de uma carena longitudinal no dorso do pecíolo. É sinapomorfia de *referator*.

84. *Gt1, profundidade da fóvea: 0, pouco profunda (Fig. 70); 1, profunda (Fig. 73).

85. *Gáster, perfil: 0, bastante elevado em relação ao pecíolo (Fig. 74); 1, pouco elevado em relação ao pecíolo (Fig. 75).

O estado mais comum é quando o dorso do Gt1 é mais elevado em relação ao pecíolo dando uma impressão que o gáster é mais convexo nessa região. Quando o dorso do Gt1 é pouco elevado o gáster parece pouco convexo, em *Conura leucotela* o dorso do Gt1 parece ser plano.

86. *Ovipositor, ápice da bainha, forma: 0, pontiaguda (Fig. 75); 1, arredondada a truncada (Fig. 74).

A bainha do ovipositor pontiagudo é sinapomorfia de *chrysonera* e do clado *leucotela* + *referator*, apesar de uma espécie de *leucotela* possuir essa bainha arredondada ou truncada.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Avaliação de caracteres de Delvare (1992)

Antes de discutir sobre os resultados obtidos é necessário fazer uma avaliação dos caracteres de Delvare (1992) para entender melhor algumas decisões realizadas aqui.

Alguns dos estados de caráter codificados por Delvare (1992) são chamados de “regressões” ou reversões (tradução livre de *regression* e *reversion*). Não fica claro o que é pra ele uma regressão, mas parece que é uma condição similar a uma reversão de um estado para outro. Mas o que define se um estado de caráter reverte ou não é a disposição dele no cladograma obtido. Alguns desses caracteres foram utilizados nessa análise, os estados de caráter assinalados como revertidos ou regredidos foram reinterpretados como a condição para qual foram revertidos ou regredidos. Casos diferentes serão tratados no texto.

Alguns caracteres que constituem sinapomorfias importantes para a análise de Delvare (1992) não foram utilizados, pois havia muita imprecisão e subjetividade. Um exemplo é o tamanho do escapo antenal codificado da seguinte forma: “A – Escapo antenal de tamanho normal, nem muito curto (excedendo a base do ocelo mediano), nem muito longo (excedendo levemente o vértice). B1 – Escapo antenal curto, nunca excedendo o vértice. B2 – Escapo antenal muito curto e robusto, no máximo alcançando a base do ocelo mediano”. Desse modo um escapo antenal que tiver um tamanho entre o vértice e a base do ocelo mediano poderá se enquadrar tanto no estado A como no B1. Foram tomadas algumas medidas do escapo antenal (altura, largura, espessura) a fim de estabelecer alguma razão entre elas que trouxesse alguma informação filogenética. Contudo, não foi possível estabelecer classes disjuntas, portanto esse caráter não foi utilizado.

Discussão filogenética

O complexo de espécies *exinaniens* foi recuperado monofilético em todas as análises (clado A; Figs. 2 e 3), apresentando apenas duas topologias possíveis: uma com valor de $k = 1$ e outras com valor de $k \geq 2$. Com a finalidade de facilitar a discussão, a segunda topologia possível será discutida com $k = 8,5938$, valor obtido através do *scrip* de Salvador Arias mencionado nos métodos.

Para $k = 1$ foram recuperadas no máximo quatro árvores possíveis, com 360 passos, $Ci = 26$ e $Ri = 73$. As diferenças entre essas árvores são mínimas e seu consenso (árvore 2) não afeta seus índices, tão

pouco sua topologia. Para $k = 8,5938$ foram recuperadas no máximo três árvores possíveis, com 340 passos, $Ci = 28$ e $Ri = 75$. As diferenças entre essas também são mínimas e seu consenso (árvore 3) não altera seus índices, tão pouco sua topologia.

Em ambas análises nota-se uma divisão do complexo em dois grandes clados (Figs. 2 e 3; clados B e C;), os quais são praticamente compostos pelos mesmos agrupamentos. A diferença principal entre as duas árvores é que na árvore 2 o grupo de espécies *dimidiata* é recuperado parafilético e no clado B, enquanto na árvore 3 esse grupo é monofilético e dentro do clado C.

A árvore utilizada para as discussões futuras será a árvore 3 por dois motivos: 1) possui uma hipótese mais parcimoniosa para as relações do complexo *exinaniens* (340 passos em vez de 360); 2) o grupo *dimidiata* engloba um conjunto bastante distinto de espécies.

Discussão da topologia preferida à luz da topologia de Delvare (1992)

A partir desse ponto a árvore 3 será comparada com a árvore 1, proposta por Delvare (1992) para explicar as relações das espécies do complexo *exinaniens*. A fim de facilitar a comparação das duas árvores, as designações dadas aos clados da árvore 1 foram mantidos nessa árvore. A árvore 1 é representada conforme o trabalho original, sendo retiradas apenas as sinapomorfias que definem esses grupos.

Delvare recuperou o complexo *exinaniens* com base nas seguintes sinapomorfias: presença da carena transversa abaixo do tórulo (10:1), ausência do dente interno do metafêmur (75:0) e lâmina basal dorsal do pecíolo menos desenvolvida que a lâmina ventralmente (81:0). Aqui a monofilia desse complexo foi recuperada baseada nas sinapomorfias: clipeo convexo (12:1), dorselo sem pilosidade (50:0), lateral da procoxa plana (55:1), carena dorsal da procoxa presente (57:1), carena posterior da procoxa presente até sua metade (58:1), metafêmur com dentes grandes (76:2; exclusivo) e presença de mais de uma cerda associada aos dentes do metafêmur (78:1; exclusivo). Nesse trabalho ausência do dente interno do metafêmur (75:0) não foi recuperada como uma sinapomorfia do complexo, sendo recuperado como uma das sinapomorfias do clado F.

A filogenia apresentada por Delvare (1992) para o complexo *exinaniens* (Fig. 1) possui uma politomia basal, com os grupos *exinaniens*, *referator* + *leucotela* e *set 1*. Esse trabalho resolve essa politomia recuperando dois grandes clados: B e C (Fig. 3).

O clado B é bem sustentado pelas seguintes sinapomorfias: área supraclipeal bojuda (9:1), carena abaixo do tórulo presente (10:1), clipeo bojudo (13:1; exclusiva), face inferior com carenas transversas (16:1), sem cerda na asa posterior (69:0). Para Delvare (1992) a presença da carena abaixo do tórulo é sinapomorfia do complexo e todos os grupos que não a possuem tem uma “regressão” desse caráter. Quando codificado apenas em função da ausência e presença, esse caráter resgata uma relação de maior proximidade entre os grupos *exinaniens*, *referator*, *leucotela*, *similis* e *chrysonera*, desestruturando as relações do *set 1* e *set 2* da proposta de Delvare (1992) (Fig. 1).

O clado C é sustentado pelas seguintes sinapomorfias: espaço malar curto (24:0; exclusiva) e dente ou intumescência interna do metafêmur ausente (75:0). Esse clado recuperou as mesmas relações filogenéticas do clado *set 3*, cuja sinapomorfia era a presença de um escapo antenal curto, que nunca excedia o vértice da cabeça do animal. O tamanho do escapo antenal não foi utilizado na matriz conforme mencionado na seção de avaliação dos caracteres de Delvare. Apesar das sinapomorfias do clado C serem diferentes, a relação entre as espécies desse clado foi a mesma. Isso sugere que tais espécies sejam de fato muito próximas.

A seguir são apresentadas as discussões dos grupos de espécie recuperados nesse trabalho:

Grupo *chrysonera*:

O grupo *chrysonera* foi recuperado como um grupo monofilético suportado por alto índice de Bremer em todas as análises. As sinapomorfias desse grupo são: inserção interantenal no nível da margem inferior do olho (3:0); intumescência na área paraescrobal presente (5:1); F6, F7 e clava com micropilosidade ventral (8:1; exclusiva); face inferior sem carenas transversas (16:0); dente superior da mandíbula com ápice na linha média (19:0); carenas do sulco malar não paralelas (26:0; exclusiva); carena pós-orbital interrompida depois de 1/3 do comprimento do olho (28:0); margem da gena não paralela ao olho (30:0); lâmina genal estreita na boca (32:0); procoxa arredondada (55:0); procoxa sem carena anterior (56:0), procoxa sem carena dorsal (57:0), procoxa com carena posterior em até metade do comprimento da procoxa (58:1), célula basal com densidade alta de pelos (68:1), bainha do ovipositor pontiaguda (86:0). Duas sinapomorfias exclusivas são apresentadas para o grupo (8:1; 26:0), dentre elas a presença de micropilosidade em F6, F7 e na clava é nova, apesar de Delvare (1992) utilizar esse caráter na diagnose do grupo o mesmo não foi codificado em sua análise. A outra sinapomorfia exclusiva também foi encontrada pelo referido autor, mas sua interpretação difere da apresentada nesse trabalho conforme explicado nos comentários desse caráter.

Dois caracteres considerados como sinapomorfia por Delvare (1992) foram interpretados de forma diferente nesse trabalho: 1) carena abaixo do tórulo regredida, 2) área supraclipeal não bojuda. A carena abaixo do tórulo está presente nas espécies desse grupo, apesar de sua porção mediana não ser tão elevada quanto nas espécies do restante do clado B. A área supraclipeal é bojuda, entretanto a área está um pouco mais reduzida nesse grupo quando comparado com as espécies do restante do clado B, o que pode atrapalhar na visualização da sua convexidade.

A posição do grupo *chrysonera* no clado *set 2* (Fig. 1) não foi corroborada, antes ele foi recuperado no clado D juntamente com *Co. sp. 8* e *Co. sp. 9*. As sinapomorfias desse clado são: depressão foraminal ausente (35:0), proexterno não recurvado (40:0), carena posterior da procoxa completa (58:2). O grupo *chrysonera* é suportado por várias sinapomorfias, muito distinto de *Co. sp. 8* e *Co. sp. 9*, dessa forma essas espécies não serão incorporadas no referido grupo, sendo tratadas como espécies *sola*.

Grupo *similis*:

Conura similis foi recuperada com *Co. sp. 7* no clado E, formando um grupo monofilético. As sinapomorfias do grupo *similis* são: aréola espiracular comprida (51:0) e dentes do metafêmur achatado (77:0; exclusiva). Para Delvare (1992), o tamanho reduzido do escapo antenal e a “regressão” da carena ventral da mesopleura para uma condição ausente seriam as sinapomorfias do grupo, mas nenhum desses caracteres foi recuperado como sinapomorfia. O padrão de achatamento dos dentes do metafêmur (77:0) não foi analisado por aquele autor, contudo as ilustrações daquele trabalho e o estudo morfológico sugerem que seja uma característica presente em todas as espécies do grupo.

O grupo *similis* foi recuperado como grupo irmão do clado F, que engloba as espécies dos grupos *exinaniens*, *referator* e *leucotela*. Suas sinapomorfias são: carena transversa entre os ocelos ausente (1:0), inserção interantenal no nível da margem inferior do olho (3:0), margem da gena não paralela à margem do olho (30:0), sulco pronotal presente (39:1), carena da margem anterior da mesopleura distintamente elevada (62:1), fôvea do Gt1 rasa (84:0).

Grupo *exinaniens*:

Apesar do cladograma de Delvare (1992) (Fig. 1) recuperar o grupo *exinaniens* numa politomia com (*referator* + *leucotela*) + set 1, o referido autor considera *exinaniens* o grupo mais primitivo desse complexo. Aqui o grupo *exinaniens* foi recuperado como um clado derivado com as espécies dos grupos *referator* + *leucotela*. Para aquele autor a única sinapomorfia exclusiva do grupo era a falobase com abertura ventral completamente aberta. Esse caráter não foi avaliado nesse trabalho, pois foram encontrados poucos machos passíveis de serem dissecados. No entanto a monofilia do grupo foi recuperada com base em: metafêmur com dentes de tamanho intermediário (76:1). Apenas esse caráter sustenta a monofilia desse grupo que possui um índice de Bremer relativamente baixo. Talvez a análise da genitália dos machos do complexo pudesse elucidar melhor essas relações.

As sinapomorfias de *exinaniens* + clado G são: sensilas do escapo antenal dos machos espalhadas pelo comprimento do mesmo (7:1), carena arqueada do painel lateral do pronoto ausente (53:0), dentes ou intumescência interna do metafêmur ausente (75:0).

Grupo *leucotela*:

A monofilia do grupo *leucotela* foi recuperada com base em: carena do tórulo ausente (10:0), carena genal não se estendendo dorsalmente (33:0), área occipital não elevada (34:0), margem anterior do colo pronotal não recurvada (38:0), sulco do colo pronotal ausente (39:0), carena pronotal ausente no dorso (42:0), cóstula anterior interrompida no meio (52:1), procoxa sem carena dorsal (56:0), procoxa sem carena posterior (58:0), procoxa com cerda (59:1), carena anterior da mesopleura não elevada (62:0), metacoxa sem fôveas na face ventral (73:0), metafêmur com dentes de tamanho pequeno (76:0), lâmina ou carena basal dorsal do pecíolo ausente (81:0). Duas sinapomorfias estabelecidas por Delvare (1992) não foram utilizadas por tratarem de genitália dos machos, os quais não foram encontrados para esse grupo. Contudo foram acrescentadas mais oito sinapomorfias para o grupo (34:0, 42:0, 52:1, 56:0, 58:0, 59:1, 64:0, 81:0), conferindo uma boa sustentação para esse clado.

O grupo *leucotela* foi recuperado como irmão do grupo *referator*, corroborando com a hipótese proposta por Delvare (1992). As sinapomorfias desse clado são: carena genal estreita próximo à boca (32:0), quadrante anterior direito do lobo mediano do mesoesquito com mais de 80 umbílicos (48:2), célula basal da asa anterior com densidade alta de pelos (49:1), metacoxa delgada (72:0), nível do Gt1 do gáster distintamente mais elevado que o pecíolo (85:1; exclusiva). Nenhum desses caracteres foram considerados sinapomorfias por Delvare (1992), de fato para esse autor uma cabeça transversa dorsalmente, tórax amplo e robusto e dígito volselar de comprimento normal e emarginado na extremidade externa e a carena ventral da mesopleura regredida para uma condição ausente. Nesse contexto nenhuma das sinapomorfias encontradas por Delvare (1992) foram recuperadas nessa análise, mas o mesmo clado foi recuperado sugerindo que essa relação de proximidade realmente exista.

Grupo *referator*

A monofilia do grupo *referator* foi recuperada, baseada em apenas uma sinapomorfia: a presença de uma carena mediana no dorso do pecíolo (83:1). Esse caráter foi mencionado por Delvare (1992) como sendo um dos caracteres derivados para o grupo, contudo o mesmo não foi codificado na matriz. Aquele autor recuperou esse clado com base em outras sinapomorfias: calosidade lateral do pronoto presente, metafêmur com 5-9 dentes longos e largos, e gáster muito longo. Naquela matriz uma calosidade lateral do pronoto seria qualquer modificação na lateral do pronoto, de modo que tanto um calo quanto uma apófise lateral foram codificados da mesma forma. Tais estruturas não são monofiléticas e não foram avaliadas como tal. O calo lateral do pronoto pode ainda ocorrer de duas formas, apenas como uma reentrância anterior ou como uma reentrância anterior e posterior. A presença de um calo com reentrância anterior e posterior foi considerada sinapomorfia de *referator* por aquele autor, contudo isso não ocorreu nessa análise. Um metafêmur com 5-9 dentes grandes se enquadra no caráter (74:3) metafêmur com dentes de tamanho grande, sendo recuperado como uma das sinapomorfias do complexo não do grupo *referator*.

Grupo *vesicula*

O grupo *vesicula* aqui representado por *Conura vesicula* Delvare, 1992, suas autapomorfias são: lâmina da projeção interantenal ampla (4:1), parte de trás da cabeça elevada (34:1), carena pronotal completa no dorso (43:1) e pecíolo grande (82:2). Esse resultado também corrobora com os resultados de Delvare (1992) agregando mais três sinapomorfias para o grupo (34:1, 43:1, 82:2).

Esse grupo foi recuperado como grupo irmão do grupo *surumuae* em todas as análises, com base nas sinapomorfias: fórmula mandibular 3.3 (17:2), dente mediano da mandíbula do mesmo tamanho que o dente superior (18:1), ápice do dente superior na linha média do dente (19:0), forame da cabeça delimitado (36:1), quarto superior direito do lobo mediano do mesoesquito com menos de 40 umbílicos (48:0), carena da margem anterior da mesopleura ausente (61:0), depressão da parte anterior da mesopleura presente (64:1; exclusiva), carena diagonal da mesopleura ausente (65:0). Delvare (1992) aponta uma mandíbula com fórmula 3.3, simétrica, de tamanho normal, dentes de mesmo comprimento e com lâmina grande em sua margem ventral como a sinapomorfia exclusiva desse clado. Mas ainda tinha dúvidas se esse caráter era uma sinapomorfia verdadeira ou uma sinapomorfia subjacente (*underlying synapomorphie*). Talvez por

isso esse autor não tivesse confiança na posição do grupo *surumuae*, destacado pela linha tracejada na árvore 1. Aqui esse clado foi recuperado com alto índice de Bremer e com uma sinapomorfia exclusiva nova, corroborando com os dados daquele autor.

Grupo *surumuae*

A monofilia do grupo *surumuae* foi recuperada com base nos caracteres: sulco pós-orbital ausente (27:0), margem da gena não paralela à lateral do olho (30:0), procoxa arredondada (55:0), carena anterior da procoxa ausente (56:0), carena dorsal da procoxa ausente (57:0), sem cerda na asa posterior (69:0), dente proximal do metafêmur médio ou grande (74:1). Esses caracteres conferem uma boa sustentação para esse clado e corroboram com a hipótese de monofilia desse grupo, ainda que nenhum dos caracteres apresentados anteriormente considerados sinapomorfia foram recuperados.

Grupo *huberi*

A monofilia de *huberi* foi recuperada com base nos caracteres: dente inferior da mandíbula esquerda truncado (20:1), dente inferior da mandíbula esquerda menor que o superior (21:0), sulco pós-orbital largo (29:1; exclusivo), carena pronotal completa (43:1), cóstula anterior interrompida medialmente (52:1), carena arqueada do painel lateral do pronoto ausente (53:0), procoxa com cerda (59:1), ápice do esporão apical da metatíbia do mesmo tamanho que o ápice do espinho apical (80:0). Com exceção do caráter 43:1, todos os outros são sinapomorfias novas e há a adição de uma sinapomorfia exclusiva 29:1, a qual confere uma robustez para o grupo. Para Delvare (1992), o dente inferior da mandíbula esquerda das espécies desse grupo eram do mesmo tamanho e forma que o dente superior, contudo um trabalho de revisão do grupo mostra que todas essas espécies possuem esse dente truncado (Tavares, comunicação pessoal). Há ainda a suspeita que o dente inferior da mandíbula direita também seja truncado, mas não foi possível visualizar esse caráter para todas as espécies.

Esse grupo de espécies foi recuperado no clado H baseado nas sinapomorfias: calosidade lateral do pronoto com reentrância anterior (46:1), carena do meio da fôvea da mesopleura ausente (63:0), lâmina dorsal basal do pecíolo ausente (81:0). Tal relação filogenética corrobora a relação proposta para o clado *set 4* de Delvare (1992) (Fig. 3), mesmo que nenhuma das sinapomorfias anteriormente propostas tenha sido trabalhada aqui. É importante lembrar que a inclusão e posição do grupo *huberi* na proposta de Delvare (1992) foi uma suposição do autor e não um resultado de sua análise.

Grupo *transidiata*

A monofilia de *transidiata* foi recuperada em todas as análises, suas sinapomorfias são: área paraescrobal com intumescência (5:1), face inferior com pontuação densa (14:1) e profunda (15:1), fórmula mandibular 3.3 (17:2), dente superior da mandíbula com ápice na linha mediana (19:0), dente inferior da mandíbula esquerda menor que o superior (21:0), depressão foraminal ausente (35:0), colo pronotal com sulco (39:1), carena pré-apical presente (45:1), fôvea da mesopleura pouco visível (60:0), esporão metatibial do mesmo tamanho que o espinho apical da metatíbia (80:0). Com exceção da fórmula

mandibular, todas as outras sinapomorfias são novas para o grupo, que apesar de não possuir uma sinapomorfia exclusiva tem uma boa sustentação com um índice de Bremer alto.

O clado J recuperou a relação de proximidade dos grupos *transidiata* e *dimidiata*, corroborando o trabalho de Delvare (1992). Nesse trabalho as sinapomorfias que definiram o clado J foram: metacoxa delgada (72:0), metafêmur com dentes pequenos (76:0), presença de apenas uma cerda entre os dentes do metafêmur (78:0), peciolo longo (82:2). Além das sinapomorfias previamente apontadas, foi recuperada aqui mais uma sinapomorfia para esse clado (78:0). Delvare (1992) trata a projeção interantenal muito proeminente e carenada acima como outra sinapomorfia do clado *transidiata* + *dimidiata* (Fig. 1). Esse caráter não foi utilizado nessa análise, contudo, com base no material estudado, é possível afirmar que a projeção interantenal das espécies do grupo *dimidiata* é, no máximo, suavemente convexa e não se enquadra no estado anteriormente proposto. Apesar disso o clado J corrobora com as relações previamente propostas.

Grupo *dimidiata*

A monofilia do grupo *dimidiata* foi recuperada baseada nas seguintes sinapomorfias: carena do tórulo presente (10:1), espaço malar longo (24:1), parte de trás da cabeça elevada (34:1), mesoescuto estrigoso (47:1), dorselo com cerdas (50:1), sem carena arqueada no painel lateral do pronoto (53:0), procoxa com carena posterior completa (58:2), sem cerda na asa posterior (69:0), fóvea do Gt1 rasa (84:0). Delvare (1992) recuperou a sinapomorfia carena genal não continuada no dorso da cabeça (33:0). Das seis espécies aqui analisadas apenas *Co. coccinata* (Cresson, 1872) não possui essa carena no dorso da cabeça. Da mesma forma essa espécie é a única desse grupo que possui a margem do colo pronotal recurvada dorsalmente.

O clado I foi recuperado baseado em quatro sinapomorfias: sensilas do escapo antenal de machos não exclusivas ao seu ápice (7:1), fórmula mandibular 2.2 (17:0), carena diagonal do painel lateral do pronoto presente (54:1) e metapleura muito proeminente (70:1). Esse clado corrobora o proposto *set 5* de Delvare (1992) [*transitiva* + (*transidiata* + *dimidiata*)] e uma de suas sinapomorfias, fórmula mandibular 2.2.

Grupo *transitiva*

A monofilia do grupo *transitiva* foi recuperada em todas as análises baseada nas seguintes sinapomorfias: lâmina da projeção interantenal ampla (4:1), forame da cabeça completamente delimitado (36:1), procoxa arredondada (55:0), procoxa sem carena anterior (56:0), procoxa sem carena dorsal (57:0), dentes do metafêmur com sulco e feixe de cerdas na face interna (79:1; exclusiva). Duas sinapomorfias encontradas por Delvare (1992) foram recuperadas nesse trabalho (4:1 e 36:1), as demais sinapomorfias encontradas são novas para o grupo.

Considerações finais

Em todas as análises o complexo *exinaniens* e seus grupos foi monofilético, seus grupos de espécie foram também monofiléticos, considerando as diferentes metodologias utilizadas, a topologia e as relações entre os grupos dentro do complexo foram muito similares àquelas apresentadas por Delvare (1992). A utilização das novas metodologias de buscas de árvores filogenéticas e de caracteres distintos dos analisados anteriormente trouxeram mais resolução à topologia das árvores para o complexo, eliminando politomia e sanando incertezas quanto a posições de alguns clados. Ainda é cedo propor algum tipo de ato nomenclatural, pois esse clado é um de três complexos de espécies de *Spilochalcis*, um dos três subgêneros de *Conura*. Mas é possível que estudos mais abrangentes com os complexos ou os subgêneros de *Conura*, associados com as novas buscas de árvores filogenéticas e novos caracteres, possam trazer melhor resolução às relações cladísticas das espécies do gênero. Assim, talvez seja possível melhorar a classificação e as definições dos táxons internos ao gênero.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ashmead, W.H. (1904) Classification of the chalcid-flies of the superfamily Chalcidoidea with descriptions of new species in the Carnegie Museum, collected in South America by Herbert H. Smith. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 1(4): i-xxi + 225-551.
- Aguiar, A.P., Deans, A.R., Engel, M.S., Forshage, M., Huber, J.T., Jennings, J.T., Johnson, N.J., Lelej, A.S., Longino, J.T., LohrMann, V., Mikó, I., Ohl, M., Rasmussen, C., Taeger, A., & Yu, D.S. (2013) Order Hymenoptera. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: 1-82.
- Bouček, Z. (1988) *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A Biosystematic Revision of Genera of Fourteen Families, with a Reclassification of Species*. CAB International Institute of Entomology, The Cambrian News Ltd., Aberystwyth, 832 pp.
- Cameron, P. (1909) A contribution to the knowledge of the parasitic Hymenoptera of Argentina. *Transactions of the American Entomological Society*, 35: 419-450.
- Cresson, E.T. (1865) On the Hymenoptera of Cuba. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, 4: 1-200.
- Cresson, E.T. (1872) Synopsis of the North American species belonging to the genera *Leucospis*, *Smicra* and *Chalcis*. *Transactions of the American Entomological Society*, 4: 29-60.
- Dallwitz, M.J.; Paine, T.A.; Zurcher, E.J. (1993) User's guide to the DELTA system: a general system for processing taxonomic descriptions. 4th edition. Disponível em: <<http://delta-intkey.com/www/programs.htm>>. Acesso em: 05 de setembro de 2014.

- Delvare, G. (1988). Some important morphological features of the Chalcidini (Hymenoptera: Chalcididae) and their implications in the classifications of the tribe. *In: Gupta, V.K. (Ed.) Advances in Parasitic Hymenoptera Research: Proceedings of the Second Conference on the Taxonomy and Biology of Parasitic Hymenoptera*, 25-64.
- Delvare, G. (1992) On the New World Chalcididae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 466pp.
- De Pinna, M.G.G. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7:367-394.
- Farris, J.S. (1983) The logical basis of phylogenetic analysis. *In: Advances in Cladistics* proceedings of the second meeting of the Willi Hennig Society (N. I. Platnick and V. A. Funk, eds.). Columbia University Press, New York, 1 – 36p.
- Fabricius, J.C. (1798) Supplementum Entomologiae Systematicae ... 2 + 572 pp. Hafinae.
- Gibson, G.A.P., Huber, J.T., & Woolley, J.B. (1997) Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). NRC Research Press, Ottawa, 794pp.
- Gibson, G.A.P. (2003). Phylogenetics and classification of Cleonyminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) *Memoirs on Entomology, International*. Volume 16.
- Goloboff, P., Farris, J. & Nixon, K. (2008). T.N.T., a free program for phylogenetic analysis. Disponível em <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt/>, visualizado em: 29/07/2013.
- Harris, R.A., (1979) A glossary of surface sculpturing. *Occasional Papers in Entomology*, 28, 1-31.
- Heraty, J.M.; Burks, R.A.; Cruaud, A.; Gibson, G.A.P.; Liljebad, J.; Munro, J.; Rasplus, J.-Y.; Delvare, G.; Jansta, P.; Gumovsky, A.; Huber, J.; Woolley, J.B.; Krogmann, L. (2013) A phylogenetic analysis of the megadiverse Chalcidoidea (Hymenoptera). *Cladistics* 29:466-542.
- Nixon, K.C. (2002) WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.
- Noyes, J.S. (2014) Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids>. Último acesso em 06 de Fevereiro de 2015.
- Rasnitsyn, A.P. (1988) An outline of evolution of hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects* 22, 115–145.
- Walker, F. (1841a) Descriptions of some new species of Chalcidites, in the collection of John Curtis, Esq., F.L.S. *The Entomologist*, I: 133-135.
- Walker, F. (1841b) Description of Chalcidites. (Continued). *The Entomologist*, 1(14);217-220.
- Walker, F. (1842) Descriptions of Chalcidites (Continued). *The Entomologist*, 1: 334-339.

Walther, J.R. (1981) Cuticular sense organs as characters in phylogenetic research. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 3: 146-150

Walther, J. R. (1983) Antenal Patterns of sensilla of Hymenoptera – A complex charecter of phylogenetic reconstruction. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 26 373-392.

Wijesekara, G.A.W. (1997) Phylogeny of Chalcididae (Insecta: Hymenoptera) and its congruence with contemporary hierarchical classification. *Contributions of the American Entomological Institute* 29(3):61pp.

Yoder M.J., Mikó I, Seltmann K.C., Bertone M.A., Deans A.R. (2010) A Gross Anatomy Ontology for Hymenoptera. *PLoS ONE*, 5 (12): e15991.

Tabela 1. Lista de OTU's (grupo interno e externo) utilizadas na análise.

Gênero	Subgênero	Complexo de espécie	Grupo de espécie	OTU's
<i>Brachymeria</i>				<i>B. mnestor</i>
<i>Chalcis</i>				<i>Ch. pilicauda</i>
<i>Conura</i>	<i>Conura</i>		<i>nigricornis</i>	<i>Co. nigricornis</i>
	<i>Spilochalcis</i>		<i>blanda</i>	<i>Co. sp. 1</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>xanthostigma</i>	<i>xanthostigma</i>	<i>Co. sp. 2</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>xanthostigma</i>	<i>discolor</i>	<i>Co. sp. 3</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>exinaniens</i>	<i>Co. exinaniens</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>exinaniens</i>	<i>Co. pylas</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>exinaniens</i>	<i>Co. sp. 4</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>referator</i>	<i>Co. referator</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>referator</i>	<i>Co. sichelata</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>referator</i>	<i>Co. sp. 5</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>leucotela</i>	<i>Co. leucotela</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>leucotela</i>	<i>Co. sp. 6</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>chrysonera</i>	<i>Co. chrysonera</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>chrysonera</i>	<i>Co. scissa</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>similis</i>	<i>Co. similis</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>similis</i>	<i>Co. sp. 7</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>espécie sola</i>	<i>Co. sp. 8</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>espécie sola</i>	<i>Co. sp. 9</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>surumuae</i>	<i>Co. sp. 10</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>surumuae</i>	<i>Co. sp. 11</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>vesicula</i>	<i>Co. vesicula</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>huberi</i>	<i>Co. huberi</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>huberi</i>	<i>Co. sp. 12</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>huberi</i>	<i>Co. sp. 13</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>huberi</i>	<i>Co. sp. 14</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>huberi</i>	<i>Co. sp. 15</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. accila</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. decisa</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. destinata</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. dorsata</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. eubule</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. foveata</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. phoenica</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. transitiva</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. sp. 16</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. sp. 17</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. sp. 18</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. sp. 19</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. sp. 20</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. sp. 21</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transitiva</i>	<i>Co. sp. 22</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transidiata</i>	<i>Co. transidiata</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transidiata</i>	<i>Co. sp. 23</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>transidiata</i>	<i>Co. sp. 24</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>dimidiata</i>	<i>Co. coccinata</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>dimidiata</i>	<i>Co. dimidiata</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>dimidiata</i>	<i>Co. masus</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>dimidiata</i>	<i>Co. sp. 25</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>dimidiata</i>	<i>Co. sp. 26</i>
	<i>Spilochalcis</i>	<i>exinaniens</i>	<i>dimidiata</i>	<i>Co. sp. 27</i>

Tabela 2. Matriz de caracteres analisados para o complexo *exinaniens*, com nomes das espécies e número dos caracteres. Estados de caráter marcados com (?) não foram determinados.

TÁXONS	00000000 123456789	111111111 0123456789	222222222 0123456789	333333333 0123456789	444444444 0123456789	555555555 0123456789	666666666 0123456789	777777777 0123456789	8888888 0123456
<i>Br. mnestor</i>	00000?00	0?0?000101	01001????	0111111000	1010100011	0100111120	?????00000	0010000100	0000001
<i>Ch. pilicauda</i>	000001000	0?10001101	10001????	00?0010?00	?110000010	1111100000	1100010011	0000000100	1110101
<i>Co. nigricornis</i>	001000?00	0?0?11011?	010111102?	1101111000	?110001010	1100000000	1100001011	0000010100	0110101
<i>Co. sp. 1</i>	11110?00	0?0?000101	0011111110	0110010?00	?110100012	1101001000	0101011101	0110010100	1110101
<i>Co. sp. 2</i>	000011000	0?0?000011	0111111110	10?0010?00	?110000010	1001100000	1100011111	0010010100	0110101
<i>Co. sp. 3</i>	000001000	0?0?000101	0101111110	10?0010?00	?10?000?1	0010000001	00???00011	0210010100	111000?
<i>Co. exinaniens</i>	01000?01	1011001101	0111111110	0111110?11	?110000012	0100011010	1111011000	0011001100	1110001
<i>Co. pylas</i>	010001101	1011001101	0111111110	0111110?11	?110000012	0100010010	1111011000	0011001100	1110001
<i>Co. sp. 4</i>	01000?01	1011001101	0111111110	0111110?11	1110000012	0100011111	1111011000	0011001100	1110001
<i>Co. referator</i>	01000?01	1111001111	0111111110	0101110?11	?110002021	0100011010	1111011010	0001102110	1101010
<i>Co. sichelata</i>	010001101	1111001111	0111111110	0101110?11	?110002021	0100011010	1111011010	0001102110	1101010
<i>Co. sp. 5</i>	010001101	1111001101	0111111110	0101110?11	1110002020	0100011010	1111011010	0001102110	1101010
<i>Co. leucotela</i>	01000?01	0?11001101	0111111110	0100010?00	?10?00021	0110000001	1101011010	0000000100	1000010
<i>Co. sp. 6</i>	01000?01	0?11001111	0111111110	0100010?00?	10?020210	0010010001	1101011010	0000000100	1010011
<i>Co. chrysonera</i>	110011011	1011000120	0111110100	0100001000	0010000012	0101000010	1100011010	0011112110	1110100
<i>Co. scissa</i>	110011011	1011000120	0111110100	0100001000	?010000012	0101000010	1100011010	0011112110	1110100
<i>Co. similis</i>	01000?01	1011001101	0111111110	0111110?11	1110000012	0001011110	1111011110	1011112010	1110000
<i>Co. sp. 7</i>	010001001	1011001101	0111111110	0111110?11	?110000012	0001011110	1111011110	0011112010	1110001
<i>Co. sp. 8</i>	111000?01	1011001101	0111111110	1111100?00	0110000012	0101011120	1101011000	0211112110	1110101
<i>Co. sp. 9</i>	01100?01	10110010?1	0111111110	1110001000	?010100012	0101011120	1100011000	0011102110	1110101
<i>Co. sp. 10</i>	111001000	0?10000210	01110110??	0110011110	1010100002	0001000010	10?1101100	0111102110	1110101
<i>Co. sp. 11</i>	111001000	0?10000210	01110110??	0110011110	?010100002	0001000010	10?1101100	0111102110	1110101
<i>Co. vesicula</i>	11110?00	0?10000210	0111011110	1110111010	1011?00002	0101011110	10?1101101	0110002110	1120101
<i>Co. huberi</i>	111001000	0?10000101	1011001111	1100010?10	?111?00022	0010011111	1100011101	0011002110	0010101
<i>Co. sp. 12</i>	11100?00	0?10000101	1011001111	1110010?00	?111?011?2	0010011011	1100011101	0111002110	0110?01
<i>Co. sp. 13</i>	11100?00	0?10000101	1011011111	1110010?10	1011?011?2	0010011111	1100011101	0111002110	0010101
<i>Co. sp. 14</i>	11100?00	0?10000101	1011001111	1110010?10	?111?01012	0010010011	1100011001	0111002110	0010101
<i>Co. sp. 15</i>	11100?00	0?10000101	1011001111	1110010?10	?111?001?2	0010011111	1100011101	0111002110	0010101
<i>Co. accila</i>	11110?00	0?100000?1	0111011110	1110011110	1010101012	0001100000	1100011011	1100102111	1010?01
<i>Co. decisa</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010110012	0001100010	1100011101	1110102111	1010101
<i>Co. destinata</i>	111101100	0?100000?1	0111111100	0100011110	1010110012	0001000000	1100011100	1110102111	1010001
<i>Co. dorsata</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010101012	0101100010	1100011101	1110002111	1010101
<i>Co. eubule</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010100012	0101100010	1100011101	1100102101	1010101
<i>Co. foveata</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010101012	0101100010	1100011101	1110002111	1010101
<i>Co. phoenica</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010100012	0101100000	1100011101	1110002111	1010101
<i>Co. transitiva</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010101012	0101100000	1100011101	1110102111	1010101
<i>Co. sp. 16</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010111012	0001100010	1100011101	1100102111	1010101
<i>Co. sp. 17</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	1010101012	0001100010	1100011101	1110002111	1010101
<i>Co. sp. 18</i>	11110?00	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010111012	0111100000	10?0011101	1101102111	1020101
<i>Co. sp. 19</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010110012	0001100000	1100011101	1110102111	1010101
<i>Co. sp. 20</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010101012	0001100010	1100011101	1100102101	1020101
<i>Co. sp. 21</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010101002	0101100010	1100011101	1110002111	1010101
<i>Co. sp. 22</i>	111101100	0?100000?1	0111011110	1110011110	?010101012	0001100010	1100011101	1110002111	1010101
<i>Co. transidiata</i>	111010?00	0?10110200	0011011110	1110000?11	?110111012	0001111110	0101001111	1100000100	0020101

Tabela 2. Continuação. Matriz de caracteres analisados para o complexo *exinaniens*, com nomes das espécies e número dos caracteres. Estados de carácter marcados com (?) não foram determinados.

TÁXONS	000000000	111111111	222222222	333333333	444444444	555555555	666666666	777777777	8888888
	123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456
<i>Co. sp. 23</i>	11111?00	0?10110200	0011011110	1110000?11	0110111012	0001111110	0100011111	1100000100	0020101
<i>Co. sp. 24</i>	11111?00	0?10110200	0011011110	1110000?11	?110111002	0001111110	0100011111	1100000100	0020101
<i>Co. coccinata</i>	011001100	10100000?1	0111111110	1110110?10	?1101011?2	1000111120	1101011100	1100000100	1020001
<i>Co. dimidiata</i>	111001101	10100000?1	0111111110	1111110?00	11101011?2	1000011120	1100011110	1100000100	1020001
<i>Co. masus</i>	111001101	10100000?1	0111111110	0111110?00	11100021?2	1000011120	1100011110	1100000100	1020001
<i>Co. sp. 25</i>	111001100	10100010?1	0111111110	1111110?00	?1101021?2	1000011120	1101011110	1200000100	1020001
<i>Co. sp. 26</i>	111001100	10100010?1	0111111110	1111100?00	?1101011?2	1000011120	1100011100	1000000100	1020001
<i>Co. sp. 27</i>	011001100	10100010?1	0111111110	1111110?00	?1100001?2	1000100000	1110011110	1100000100	1020001

Figura 1, Cladograma modificado da árvore do complexo *exinaniens* de Delvare (1992).

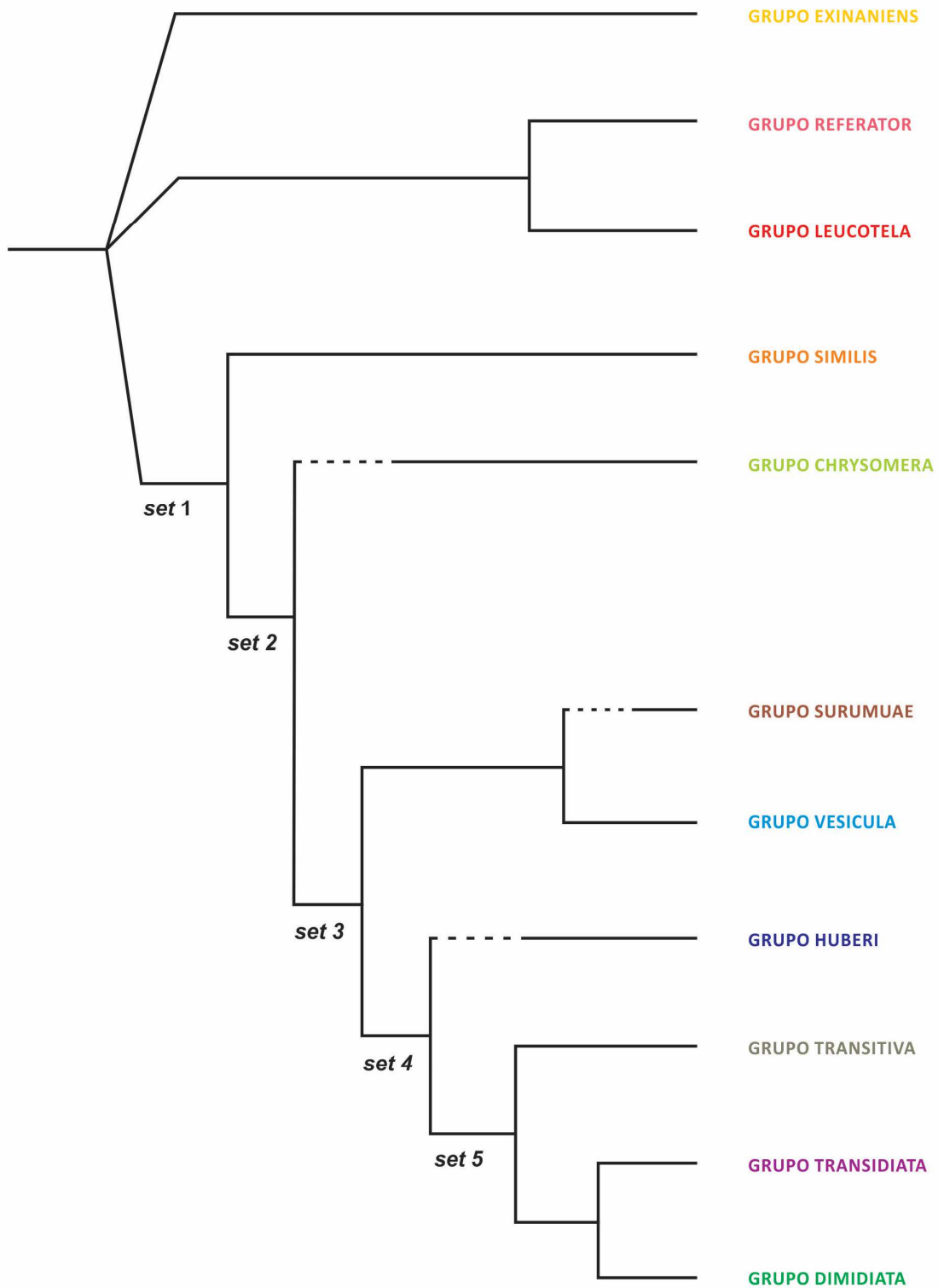


Figura 2. Árvore de pesagem implícita, $k = 1$, $Ci: 26$, $Ri: 73$, $L: 360$. Círculos preenchidos indicam sinapomorfias exclusivas. Círculos em branco indicam sinapomorfias não exclusivas.

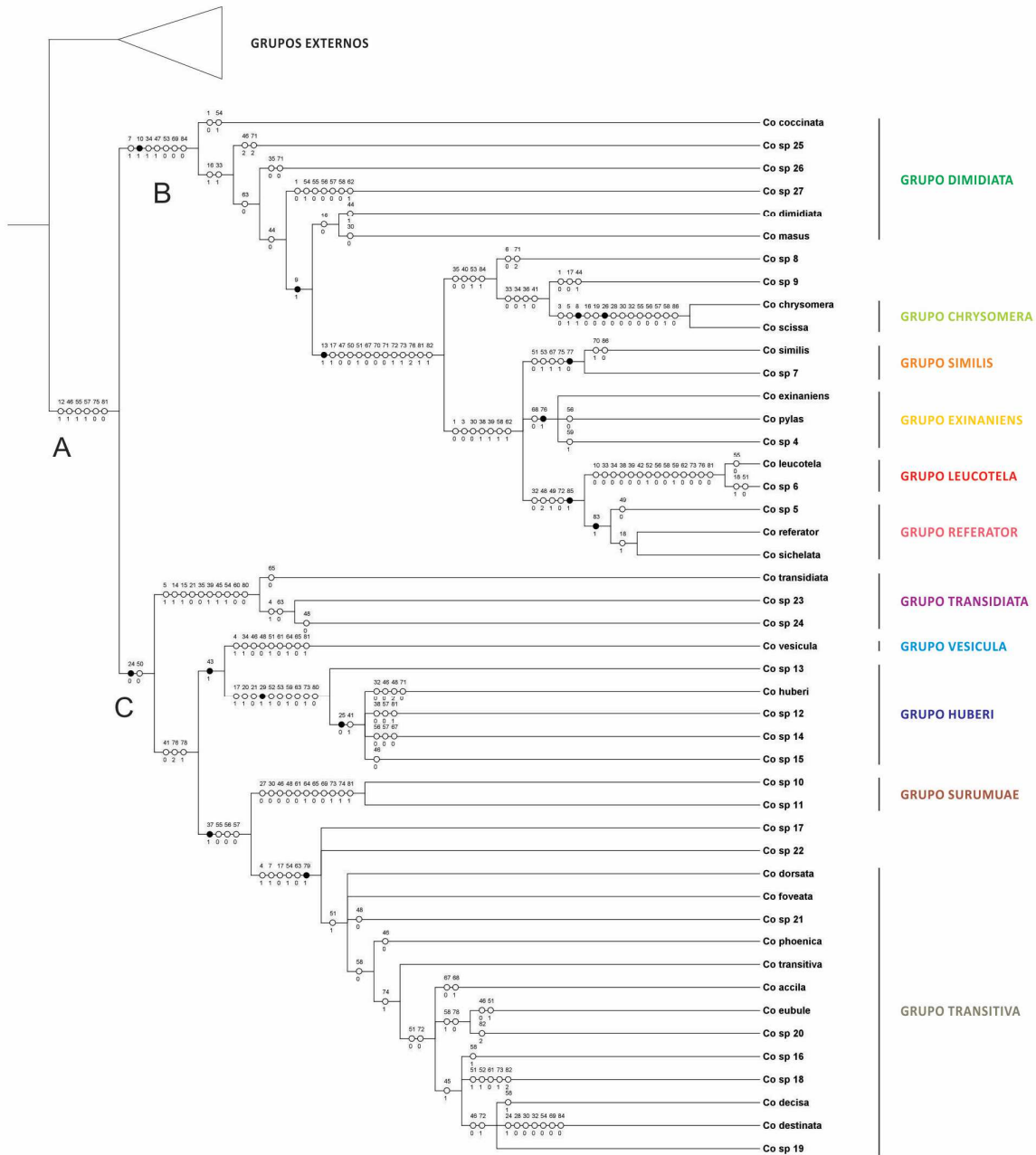
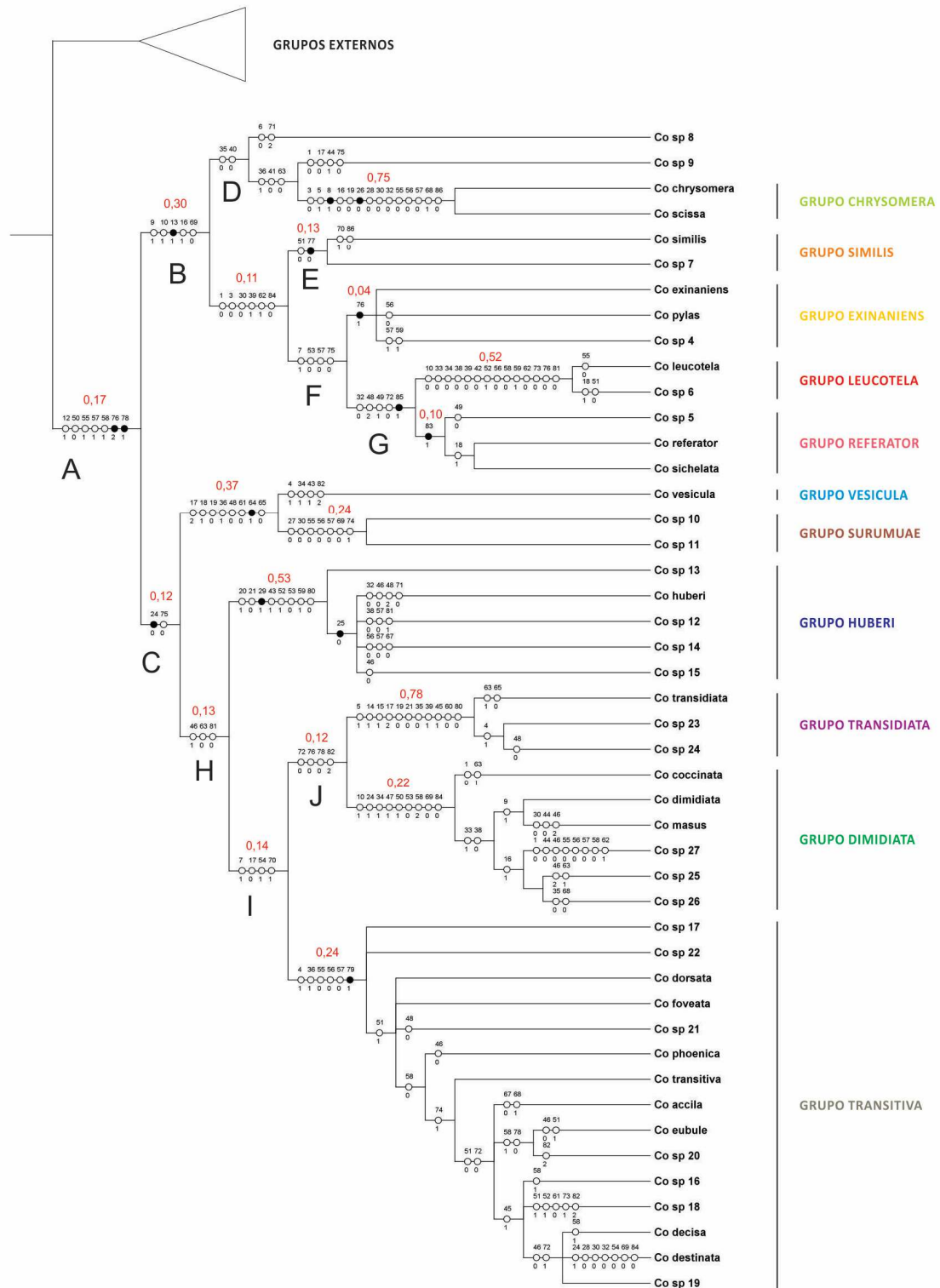
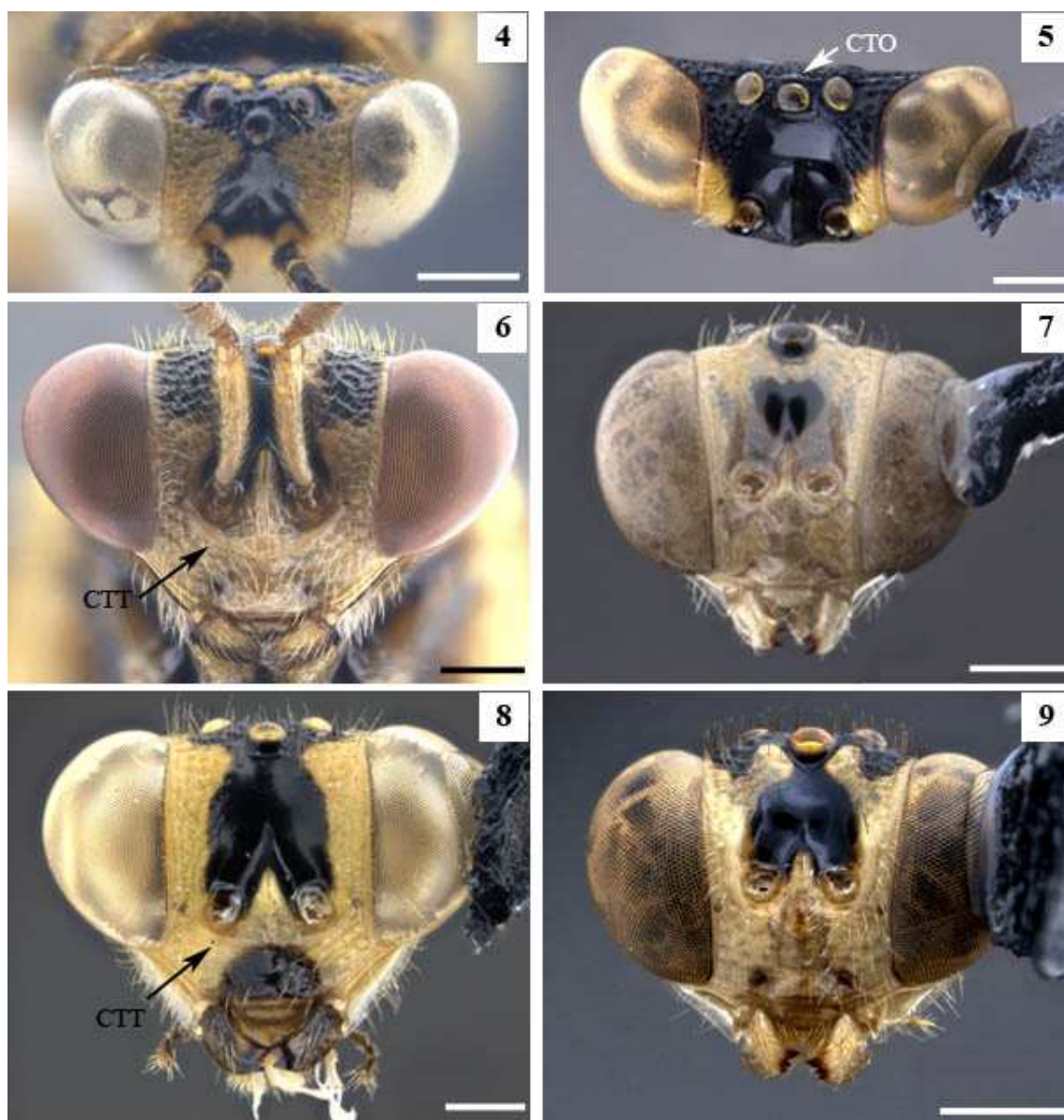
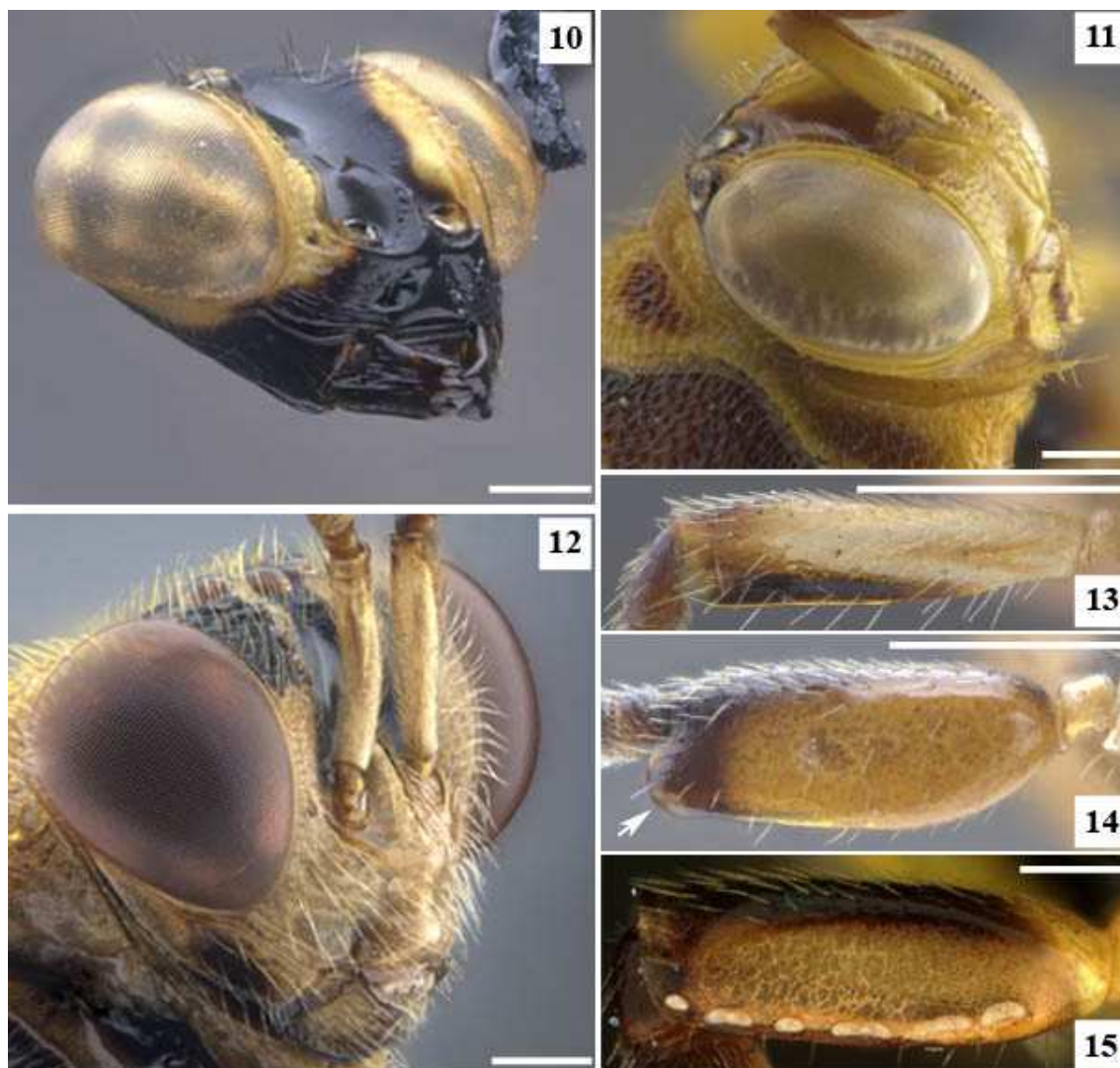


Figura 3. Árvore de pesagem implícita, $k = 8,5938$, $Ci: 28$, $Ri: 75$, $L: 340$. Círculos preenchidos indicam sinapomorfias exclusivas. Círculos em branco indicam sinapomorfias não exclusivas. Números em vermelho são os valores dos índices de Bremer dos ramos.

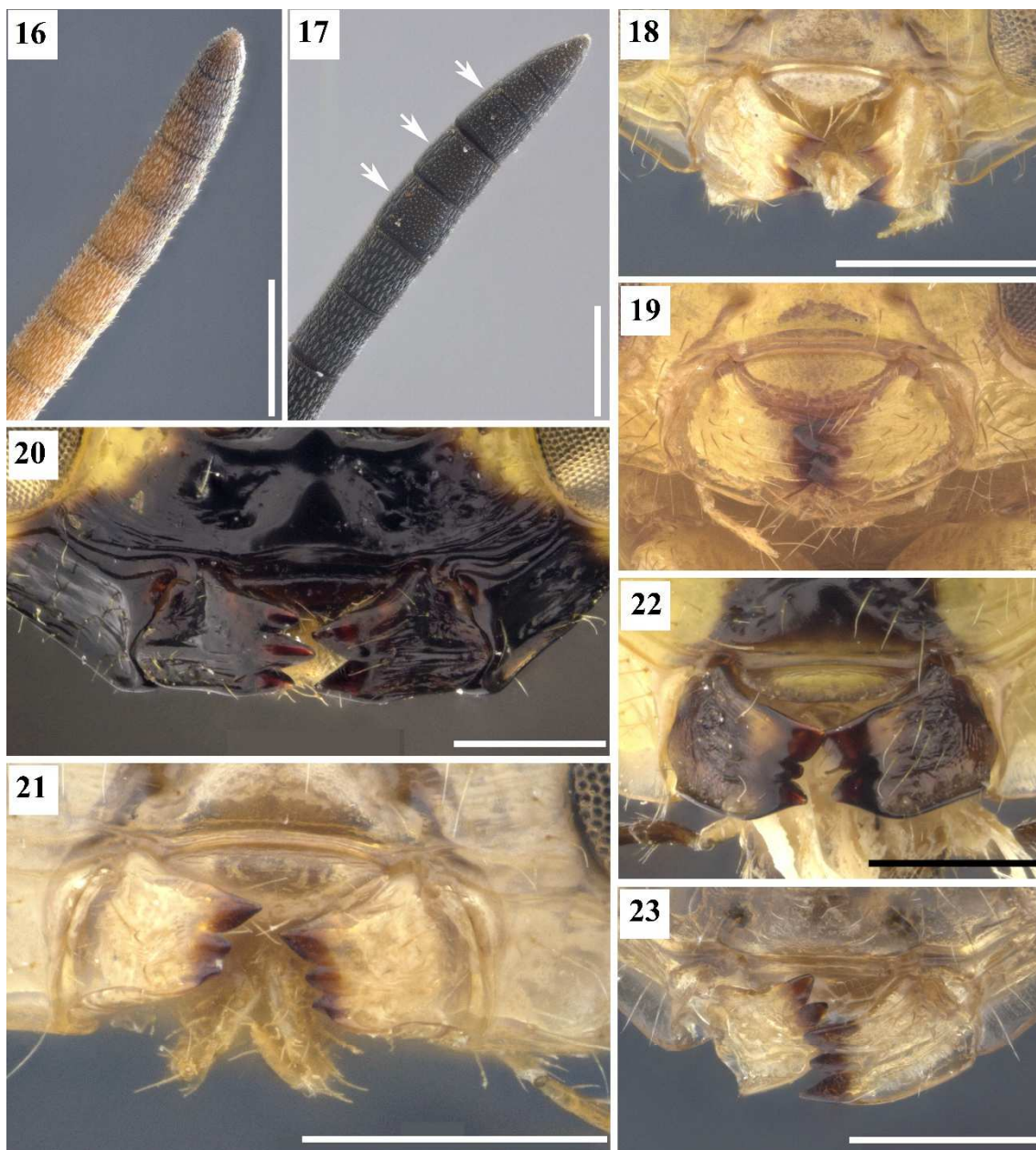




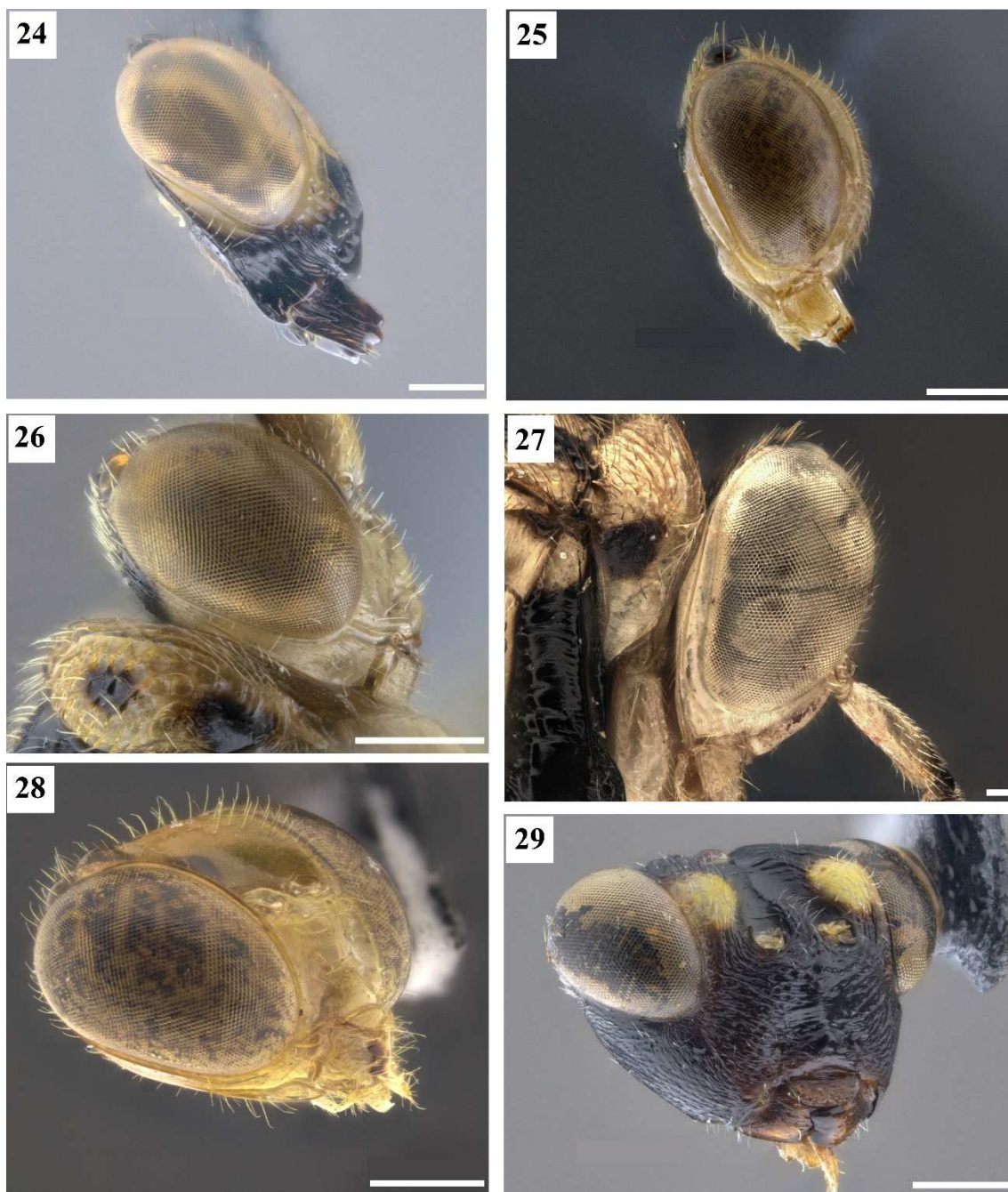
Figs 4-9. 4-5 cabeça vista dorsal. 4, *Comura similis* (Ashmead, 1904), grupo *similis*, fêmea. 5, *Comura chrysomera* (Walker, 1861), grupo *chrysomera*, fêmea. 6-7 cabeça vista frontal. 6, *Comura referator* (Ashmead, 1904), grupo *referator*, fêmea. 7, *Comura decisa* (Walker, 1962), grupo *transitiva*, fêmea. 8-9 cabeça vista lateral; 8, *Chalcis pilicauda* (Cameron, 1909), fêmea. 9, *Comura eubule* (Cresson, 1865), grupo *transitiva*, fêmea. CTO. Carena transversa entre os ocelos posteriores; CTT. Carena transversa abaixo do tórulo. Escala 100 μ m.



Figs. 10-15. 10-12 cabeça vista lateral. 10. *Conura chrysonera* (Walker, 1861), grupo *chrysonera*, fêmea; 11. *Conura eubule* (Cresson, 1865), grupo *transitiva*, fêmea. 12. *Conura referator* (Ashmead, 1904), grupo *referator*, fêmea. 13-15 lateral interna do escapo antenal de macho. 13. *Conura* sp. 8, espécie sola, escapo antenal sem sensila. 14. *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, sensila concentrada no ápice do escapo antenal (seta). 15. *Conura destinata* (Walker, 1864), grupo *transitiva*, sensilas em todo o corpo do escapo antenal. Escala 100 μ m.



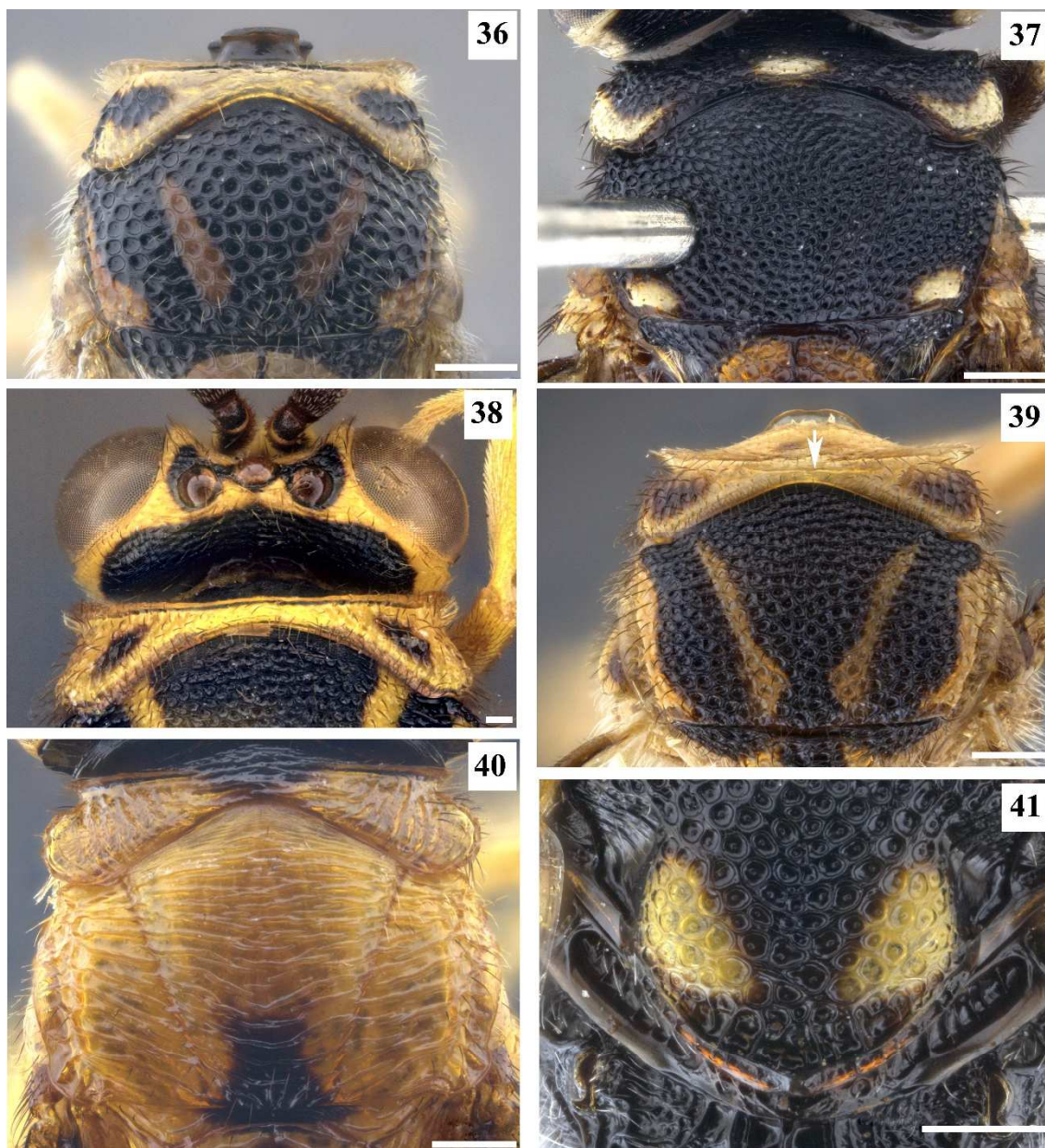
Figs. 16-23. 16-17. Ventre dos flagelômeros antenais. 16. *Conura decisa* (Walker, 1862), grupo *transitiva*, fêmea, Fu6, Fu7 e clava sem micropilosidade ventral; 17. *Conura chrysonera* (Walker, 1861), grupo *chrysonera*, fêmea, Fu6, Fu7 e clava com micropilosidade ventral (setas). 18-23. mandíbulas. 18. *Conura decisa*, fêmea. 19. *Conura huberi* Delvare 1992, grupo *huberi*, fêmea. 20. *Conura chrysonera*, fêmea. 21. *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea. 22. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea. 23. *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea. Escala 100 μ m.



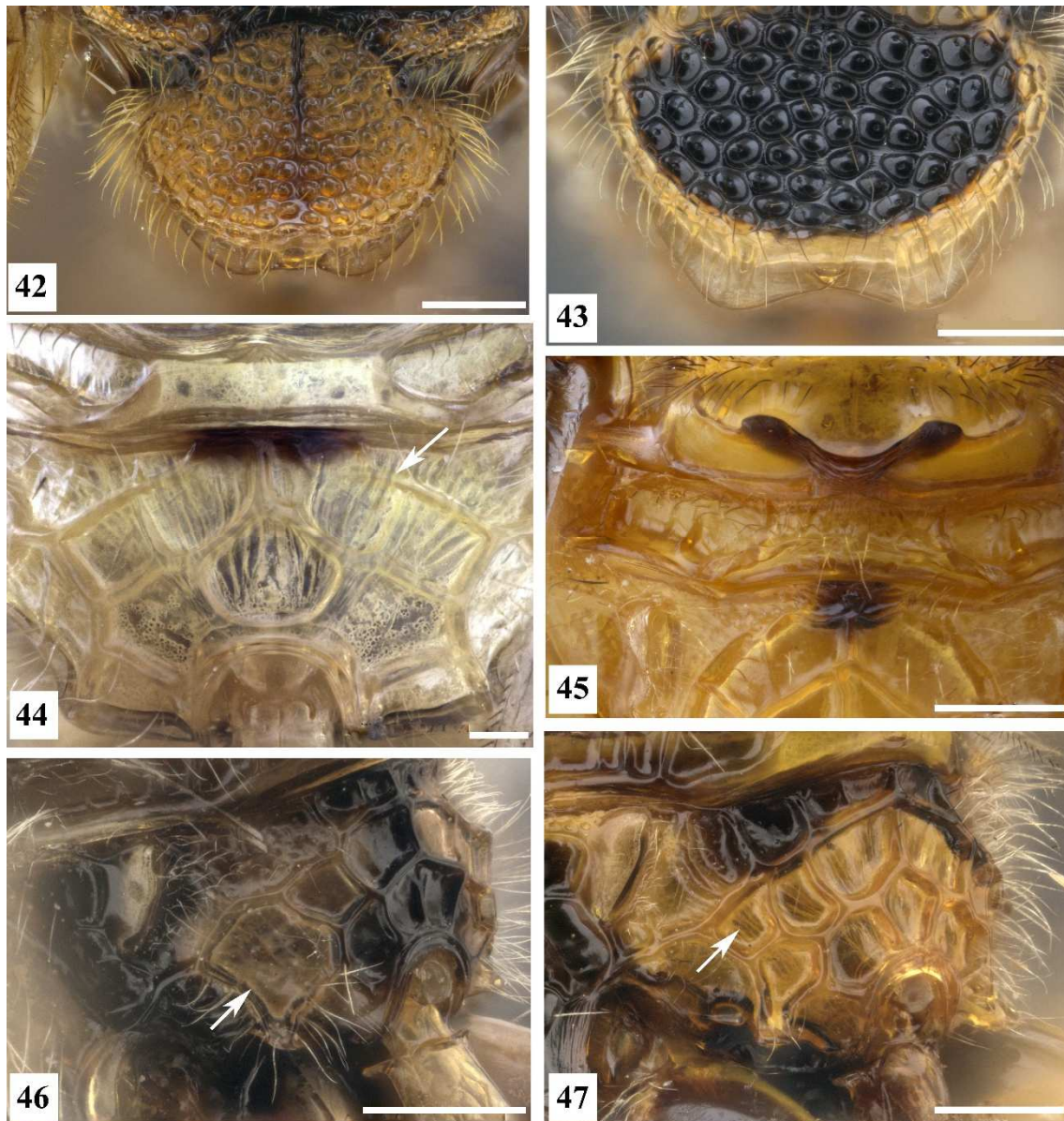
Figs. 24-29. cabeça vista lateral. **24.** *Conura chrysonera* (Walker, 1861), grupo *chrysonera*, fêmea. **25.** *Conura decisa* (Walker, 1862), grupo *transitiva*, fêmea. **26.** *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea. **27.** *Conura* sp. 14, grupo *huberi*, fêmea. **28.** *Conura decisa*, fêmea. **29.** *Chalcis pilicauda* (Cameron, 1909), fêmea. Escala 100 μ m.



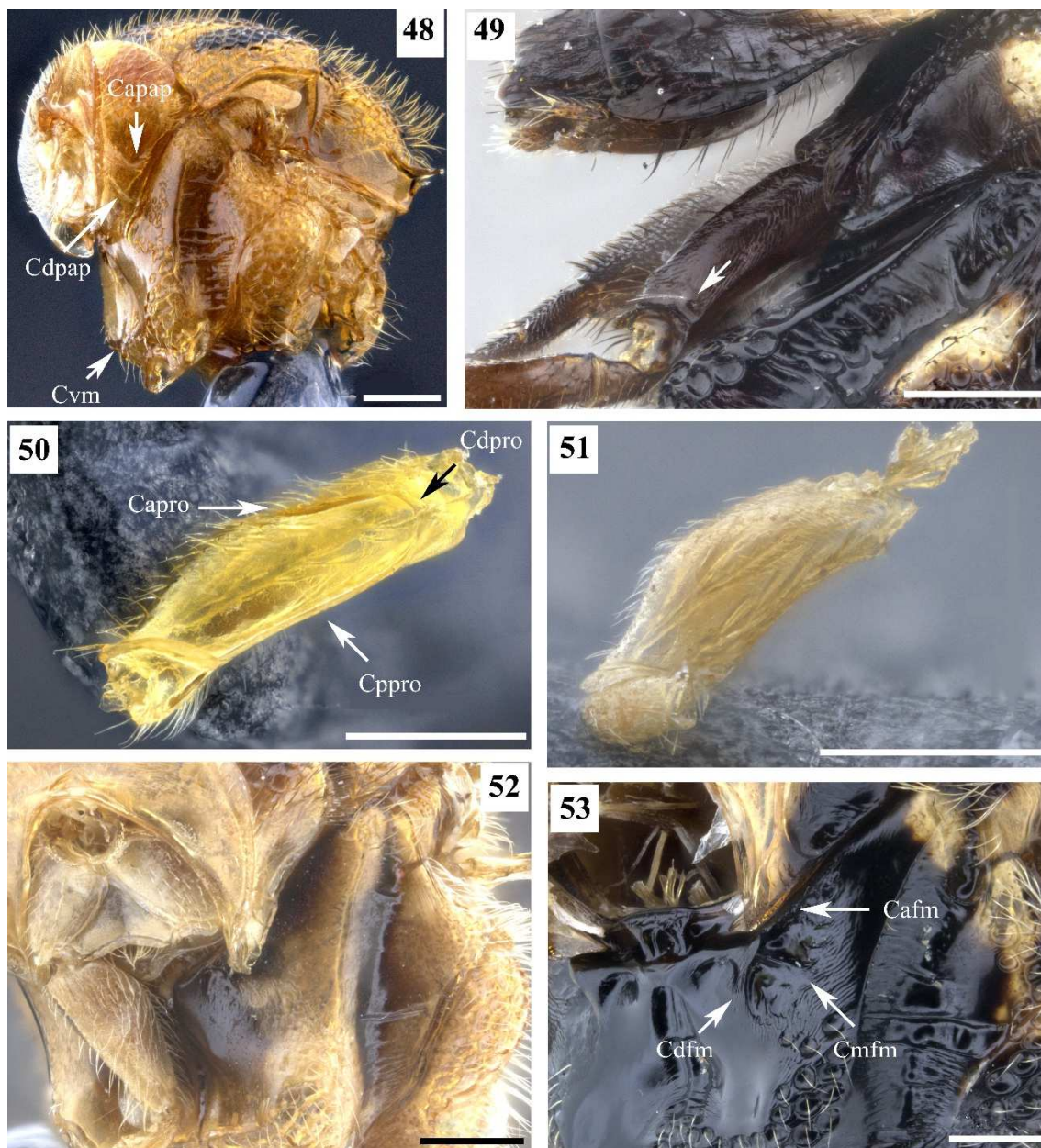
Figs. 30-35. 30-32 cabeça vista posterior. 30. *Conura chrysomera* (Walker, 1861), grupo *chrysomera*, fêmea. 31. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea. 32. *Conura decisa* (Walker, 1862), grupo *transitiva*, fêmea. 33. *Conura chrysomera*, fêmea, mesossoma. 34. *Conura* sp. 4, fêmea, pronoto vista dorsal. 35. *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea, mesossoma vista lateral. Escala 100 μ m.



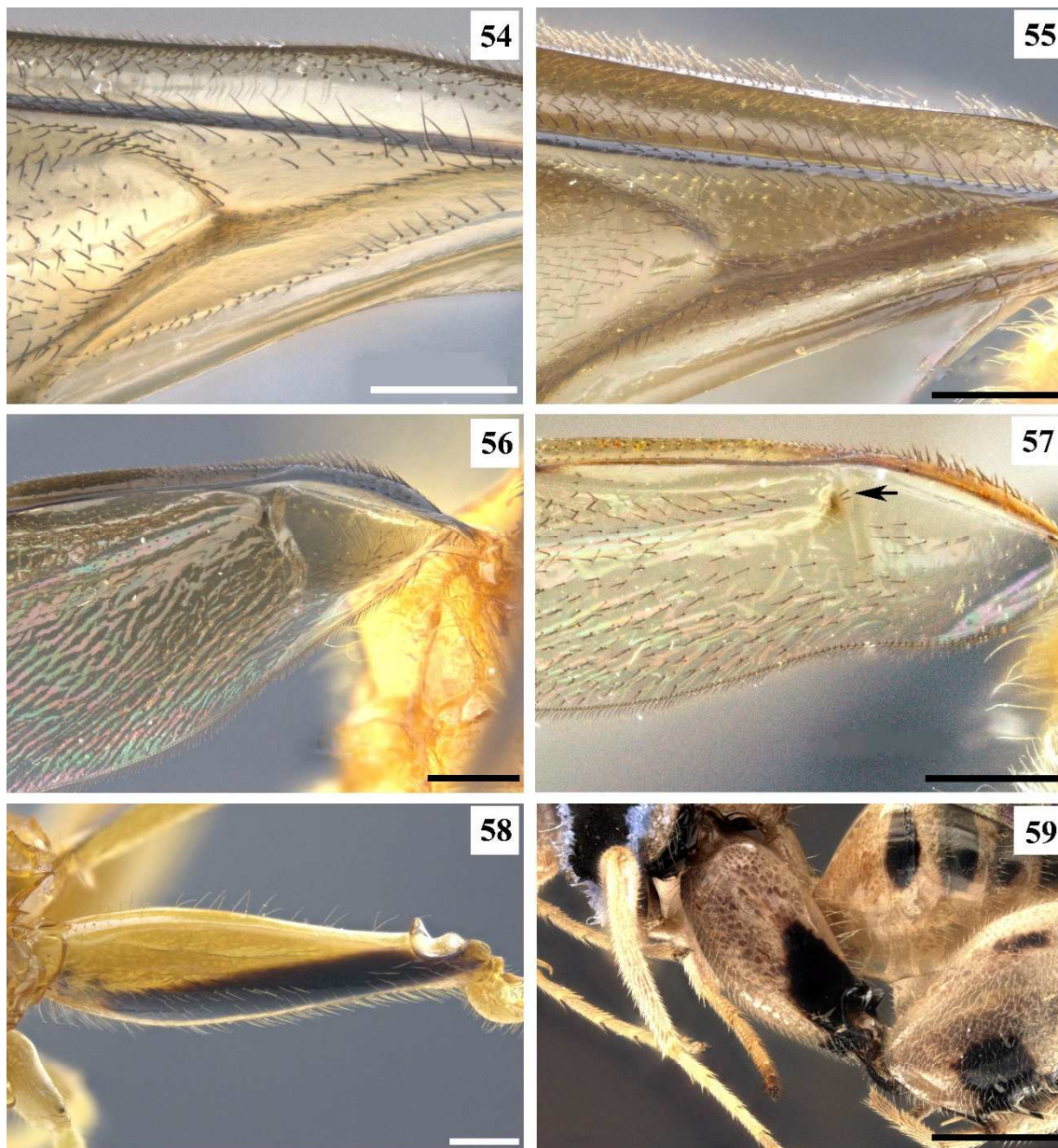
Figs. 36-41. 36-37 pronoto e mesoescuto vista dorsal. 36. *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea. 37. *Conura* sp. 6, grupo *leucotela*, fêmea. 38. *Conura huberi* Delvare 1992, fêmea, pronoto vista dorsal. 39-40 pronoto e mesoescuto vista dorsal. 39. *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea, destaque para carena pré-apical (seta). 40. *Conura masus* (Walker 1841), grupo *dimidiata*, fêmea. 41. *Chalcis pilicauda* (Cameron, 1909), fêmea, escutelo vista dorsal. Escala 100 μm .



Figs. 42-47. 42-43 escutelo, vista dorsal. 42. *Conura referator* (Ashmead, 1904), grupo *referator*, fêmea. 43. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea. 44. *Conura* sp. 15, grupo *huberi*, fêmea, propódeo vista dorsal, destaque para a cóstula anterior interrompida no meio (seta). 45. *Conura masus* (Walker, 1841), grupo *dimidiata*, fêmea, dorselo vista posterior. 46-47 propódeo vista lateral. 46. *Conura* sp. 10, grupo *surumuae*, fêmea, destaque na aréola espiracular comprida (seta). 47. *Conura* sp. 4, fêmea, destaque na aréola espiracular curta (seta). Escala 100 μ m.



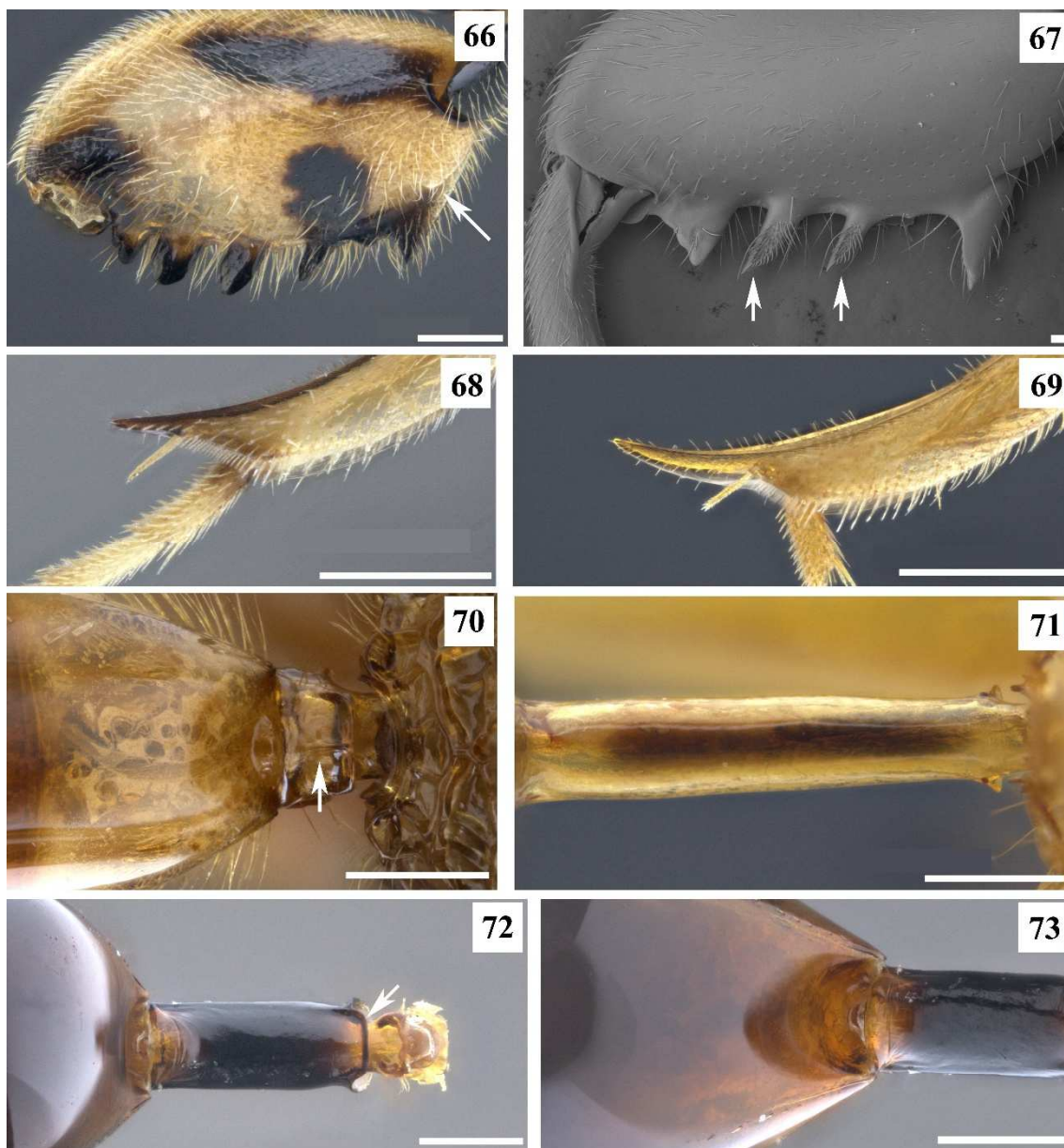
Figs. 48-53. 48. *Conura decisa* (Walker, 1862), grupo *transitiva*, fêmea, mesossoma vista lateral. 49-51 procoxa vista lateral. 49. *Conura* sp. 6, grupo *lectotela*, fêmea, procoxa, destaque cerda modificada (seta). 50. *Conura masus* (Walker, 1841), grupo *dimidiata*, fêmea. 51. *Conura decisa*, fêmea. 52-53 mesopleura vista anterior. 52. *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea. 53. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*. Cafm: carena anterior da fôvea da mesopleura. Capap: carena arqueada do painel lateral do pronoto. Capro: carena anterior da procoxa. Cdpap: carena diagonal do painel lateral do pronoto. Cdfm: carena diagonal da fôvea da mesopleura. Cdpro: carena dorsal da procoxa. Cmfmm: carena mediana da fôvea da mesopleura. Cppro: carena posterior da procoxa. Cvm: carena ventral da mesopleura. Escala 100 μ m.



Figs. 54-59. 54-55 asa anterior vista dorsal. 54. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea. 55. *Conura masus* (Walker, 1841), grupo *dimidiata*, fêmea. 56-57 asa posterior vista dorsal. 56. *Conura masus*, fêmea. 57. *Conura* sp. 20, grupo *transitiva*, fêmea, destaque nas cerdas modificadas (seta). 58-59 metafêmur vista lateral. 58. *Conura masus*, fêmea. 59. *Conura* sp. 15, grupo *huberi*, fêmea. Escala 100 μm .



Figs. 60-65. 60-61 metacoxa vsita ventral. 60. *Conura decisa* (Walker, 1862), grupo *transitiva*, fêmea. 61. *Conura* sp. 4, grupo *exinaniens*, fêmea. 62-65 metafêmur vistal lateral externa. 62. *Conura* sp. 14, grupo *huberi*, fêmea, destaque no dente proximal (seta). 63. *Conura similis* (Ashmead, 1904), grupo *similis*, fêmea. 64. *Conura* sp. 23, grupo *transidiata*, fêmea. 65. *Conura* sp. 4, fêmea. Escala 100 μ m.



Figs. 66-73. 66-67 metafêmur face interna. 66. *Conura similis* (Ashmead, 1904), grupo *similis*, fêmea, destaque na presença do dente interno (seta). 67. *Conura eubule* (Cresson, 1865), grupo *transitiva*, fêmea, destaque nas cerdas modificadas dos dentes do metafêmur (setas). 68-69 espinho e esporão da metatíbia vista lateral externa. 68. *Conura* sp. 14, grupo *huberi*, fêmea. 69. *Conura decisa* (Walker, 1862), grupo *transitiva*, fêmea. 70. *Conura referator* (Ashmead, 1904), grupo *referator*, fêmea, pecíolo e gáster vista dorsal, destaque na carena mediana do pecíolo (seta). 71-72 pecíolo vista dorsal. 71. *Conura masus* (Walker, 1841), grupo *dimidiata*, fêmea. 72. *Conura chrysonera* (Walker, 1861), grupo *chrysonera*, fêmea, destaque para a lâmina dorsal basal (seta). 73. *Conura chrysonera*, fêmea, fóvea do Gt1. Escala 100 μ m.



Figs. 74-75 gáster vista lateral. **74.** *Conura masus* (Walker, 1841), grupo *dimidiata*, fêmea. **75.** *Conura referator* (Ashmead, 1904), grupo *referator*, fêmea. Escala 100 μ m.