

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

Filogenia de Dirhinini (Hymenoptera: Chalcididae)

Max Estefani Vagner Santos

Vitória, ES Março, 2020



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

Filogenia de Dirhinini (Hymenoptera: Chalcididae)

Max Estefani Vagner Santos

Orientador: Marcelo Teixeira Tavares

Tese 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 Doutor em Biologia Animal

Vitória, ES Março, 2020

AGRADECIMENTOS

• Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Marcelo Teixeira Tavares, pelos ensinamentos, paciência, dedicação e exemplo em todos esses anos;

- Agradeço aos meus pais por tudo;
- Agradeço à minha filha, pelo amor e toda felicidade que me proporciona;
- Agradeço à minhas irmãs, companheiras inabaláveis de jornada;
- Agradeço à minha futura esposa, Jordana Neri, por todo amor, força e compreensão;

• Agradeço aos meus amigos Bruno, Fernanda, Fernando, Hélio, João, Juliana, Leonardo, Pâmela e Thales pelo companheirismo ao longo dessa jornada;

• Agradeço aos professores do PPGBAN, especialmente aos doutores Yuri Leite e Albert David Ditchfield por sua atenção e toda sua disponibilidade em ajudar;

• Agradeço as doutoras Ana Dal Molin e Julia Calhau pelos ensinamentos, discussões e amizade;

- Agradeço a Ricieri, técnico da coleção entomológica da UFES, por toda ajuda;
- Agradeço a professora doutora Taissa por toda ajuda e compreensão;

• Agradeço à CAPES pelos dois anos de bolsa de doutorado e pelo investimento através do PROAP;

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista das UTO's utilizadas nas análises de Dirhinini.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. D. anthracia, fêmea, hicria em vista dorsal, com destaque para a chanfradura e dente apical (CEH - carena externa da hicria, CIH - carena interna da hicria, HIC - hicria).
- Figura 2. H. ruficornis, fêmea, cabeça vista dorsal (DEF depressão frontal).
- **Figura 3.** *H. madagascarensis*, fêmea, vista lateral da cabeça, com destaque para o chifre frontal e dente apical (**AGP** ângulo genal posterior)
- Figura 4. H. bakeri, fêmea, vista posterior da cabeça (OCP Occipício, VTC- vértice)
- Figura 5. D.. texanus, fêmea, vista posterior da cabeça (CHP carena hipostomal, CPH carena ponte hipostomal, DOC depressão occipital, PHI ponte hipostomal PPG ponte pós genal)
- **Figura 6.** *D.*. *texanus*, fêmea, vista posterior da mandíbula, com destaque para os dentes interno, médio e externo.
- Figura 7. H. kirbyi, fêmea, propódeo (CAM carena anteromeriana do propódeo, CPM carenaposteromedina do propódeo, CSL carena sublateral, DEP dente espiracular do propódeo, ASb-PRP aréola submediana do propódeo, ASl PRP aréola sublateral do propódeo, ASp PRP aréola supramediana do propódeo).
- Figura 8. H. ruficornis, fêmea, propódeo/ pecíolo em vista lateral, com destaque para o dente basoventral do pecíolo (CAS - carena externa da aréola sublateral do propódeo - carena externa da aréola sublateral do propódeo, CLP - carena latero-ventral do propódeo, JPG – junção pecíolo-gastral).
- **Figura 9.** *H. caerulea*, fêmea, metepisterno em vista posterior (**LEP** lobos emparelhados da borda posteroventral, **CvP-LEP** cavidade posterior dos lobos emparelhados da borda posteroventral, **CrT-LEP** carena transversa dos lobos emparelhados da borda posteroventral).
- Figura 10. D. sp. nov. 18d mesossoma em vista frontal (SMD sulco mesodiscriminal).Figura 11. H. sp. nov. 01m mesossoma em vista frontal (EEP elevação epicnemial).
- Figura 12. H. kirbyi, fêmea, hábito lateral.
- Figura 13. D.. texanus, fêmea, hábito lateral.
- Figura 14. H. cameroni, fêmea, hábito lateral.
- Figura 15. D.. texanus mesossoma em vista dorsal.
- Figura 16. H. sp. nov. 6m, fêmea, mesossoma em vista dorsal.
- Figura 17. H. caerulea, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 18. D. texanus, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 19. A. bakeri, fêmea, cabeça em vista diagonal.

Figura 20. D. claviger, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 21. D. dives, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 22. D. anthracia, fêmea, detalhes da hicria.

Figura 23. *H*. sp. nov. 6m, fêmea, cabeça em vista diagonal.

Figura 24. D. texanus, fêmea, cabeça em vista lateral.

Figura 25. H. cameroni, fêmea, cabeça em vista diagonal.

Figura 26. D. sp. nov. 3d, fêmea, cabeça em vista lateral.

Figura 27. A. bakeri, fêmea, cabeça em vista ventral.

Figura 28. D. himalayanus, fêmea, cabeça em vista ventral.

Figura 29. *H. caerulea*, fêmea, cabeça em vista ventral.

Figura 30. D. texanus, fêmea, cabeça em vista ventral.

Figura 31. H. maculatus, fêmea, cabeça em vista lateral (A) e ventral (B).

Figura 32. H. cameroni, fêmea, cabeça em vista lateral.

Figura 33. H. sp. nov. 6m, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 34. D. auratus, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 35. H. sp. nov. 5m, fêmea, cabeça m vista dorsal.

Figura 36. H. madagascarensis, fêmea, cabeça em vista frontal.

Figura 37. H. bakeri, fêmea, cabeça em vista frontal.

Figura 38. D. texanus, fêmea, detalhes do triângulo ocelar.

Figura 39. H. sp. nov. 9m, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 40. H. sp. nov. 6m, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 41. D. kirbyi, fêmea, cabeça em vista dorsal.

Figura 42. A. bakeri, fêmea, detalhe da área interantenal.

Figura 43. H. alticornis, fêmea, detalhe da área interantenal.

Figura 44. D. texanus, fêmea, mandíbulas em vista posterior.

Figura 45. H. bakeri, fêmea, mandíbulas em vista posterior.

Figura 46. H. kirbyi, fêmea, cabeça em vista posterior, pós-occipício (POC)

Figura 47. D. texanus, fêmea, pós-occipício (POC).

Figura 48. H. sp. nov. 1m, fêmea, cabeça vista posterior.

Figura 49. D. sp. nov. 19d, fêmea, cabeça em vista posterior.

Figura 50. H. carulea (A) e H. ruficornis (B), ambas fêmeas, cabeça em vista posterior.

- Figura 51. D. sp. nov. 21d (A) e H. carulea, ambas fêmeas, pescoço pronotal
- Figura 52. *H.* sp. nov. 6m, fêmea, mesopleura em vista lateral.
- Figura 53. H. sp. nov. 20d, fêmea, mesopleura em vista lateral.
- Figura 54. H. caerulea, fêmea, vista ventral do mesossoma.
- Figura 55. D. reticulatus, fêmea, vista ventral do mesossoma.
- Figura 56. H. schwarzi, fêmea, mesepisterno inferior.
- Figura 57. H. caerulea, fêmea, mesepisterno inferior.
- Figura 58. H. maculatus, fêmea, metaesterno em vista ventral.
- Figura 59. D. reticulatus, fêmea, metaesterno em vista ventral.
- Figura 60. A. bakeri, fêmea, mesossoma em vista dorsal.
- Figura 61. *H. spinosa*, fêmea, mesoescutelo em vista lateral.
- Figura 62. D. sp. nov. 17d, fêmea, mesossoma em vista diagonal.
- Figura 63. H. sp. nov. 6m, fêmea, mesossoma em vista diagonal.
- Figura 64. D. sp. nov. 18d, fêmea, vista da face interna da metacoxa.
- Figura 65. H. sp. nov. 6m, fêmea, vista da face interna do metafêmur e metatíbia.
- Figura 66. D. wohlfahrtiae, fêmea, metafêmur vista ventral.
- Figura 67. D. sp. nov. 23d, fêmea, metafêmur vista ventral.
- Figura 68. D. texanus, fêmea, propódeo em vista dorsal.
- Figura 69. H. kirbyi, fêmea, propódeo em vista dorsal.
- **Figura 70.** *H. cameroni*, fêmea, pecíolo em vista lateral (A), *H. altiornis* pecíolo em vista ventral, em detalhe o par de dentes basoventrais.
- Figura 71. H. ruficornis, fêmea, pecíolo em vista lateral.
- Figura 72. *H. caerulea*, fêmea, metassoma em vista dorsal.
- Figura 73. *H*. sp. nov. 2m (A), *H*. sp. nov. 1m (B) e *D*. *himalayanus* (C) , todas fêmeas, metassoma em vista dosal.
- Figura 74. H. sp. nov. 6m, fêmea, vista ventral do mesossoma, detalhes da procoxa.
- Figura 75. D. sp. nov. 18d, fêmea, vista ventral do mesossoma, detalhes da procoxa.
- Figura 76. D. reticulatus, fêmea, mesepisterno em vista ventral.
- Figura 77. H. maculatus, fêmea, mesepisterno em vista ventral.
- Figura 78. H. sp. nov. 8m, fêmea, detalhes da asa anterior.
- Figura 79. *H. maculatus*, fêmea, detalhes da asa anterior.
- Figura 80. H. caerulea, fêmea, detalhes da asa anterior.

- **Figura A.** Filogenia de Dirhinini. Árvore obtida através de NTS, com pesagem K= 10.239, L = 770 e CI = 24 RI = 76
- **Figura B.** Filogenia de Dirhinini. Árvore mais parcimoniosa obtida através de busca em NTS com pesagem implícita onde k = 20, onde L = 765 passos, IC=24 e RI=76.
- **Figura C.** Filogenia de Dirhinini. Árvore mais parcimoniosa obtida através de busca em NTS com pesagem implícita onde k = 40, onde L = 765 passos, IC=24 e RI=76.
- **Figura D.** Filogenia de Dirhinini. Busca em TS com pesagem implícita K = 10.24, com L = 768, CI = 24 e RI = 76.
- **Figura E.** Filogenia de Dirhinini. Busca em TS com pesagem igual. Consenso estrido de 647 arvores L=815, CI = 22 e RI = 74.

Filogenia de Dirhinini (Hymenoptera: Chalcididae: Dirhininae) MAX ESTEFANI VAGNER SANTOS¹

1Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Espírito Santo, Av. Fernando Ferrari, 514, Prédio Ciências Biológicas, Goiabeiras, Vitória, ES, Brasil, 29.075-910. E-mail: santosmev@gmail.com

RESUMO

As relações internas de Dirhinini nunca foram estudadas à luz da cladística. Esse trabalho apresenta uma filogenia baseada em 166 caracteres morfológicos, com um grupo interno formado por 57 UTOs, além de outras seis no grupo externo. Todos os gêneros da tribo (*Aplorhinus* Masi, *Dirhinus* Dalman, *Eniacomorpha* Giraut, *Pseudeniaca* Masi e *Hontalia* Cameron) e subgêneros de *Dirhinus* (*Dirhinus*, *Hontalia* Bouček e *Pareniaca* Bouček & Narendran) foram contemplados, englobando um amplo espectro da diversidade morfológica da tribo. O aplicativo usado nas buscas filogenéticas foi o TNT. Através dele, são apresentadas cinco árvores que foram recuperadas por diferentes métodos, mas que tiveram topologia muito semelhante, em especial no que se refere a divisão de Dirhinini em três agrupamentos (Clados B+ C+ D). Assim, nesse trabalho, é proposto um novo arranjo da tribo, com os gêneros *Aplorhinus*, *Dirhinus e Hontalia* (**stat. rev**.). *Eniacomorpha*, *Pareniaca, Pseudeniaca* e *Youngaia* são propostos como sinônimos juniores de *Hontalia*. Além disso, clados potencialmente interessantes para a proposição de grupos de espécies são apresentados e discutidos. Por fim, novos termos morfológicos são propostos para o grupo, juntamente com uma lista de caracteres, onde são discutidos.

PALAVRAS-CHAVE: Chalcidoidea, Dirhininae, Cladística, Sistemática.

ABSTRACT

Internal relationships of Dirhinini were never tested with cladistic methods. This thesis presents a phylogenetic study based on 166 morphological characters, internal group with 57 OTUs, and external group with six. Species of all genera (*Aplorhinus* Masi, *Dirhinus* Dalman, *Eniacomorpha* Giraut, *Pseudeniaca* Masi e *Hontalia* Cameron), and subgenus (*Dirhinus*, *Hontalia* Bouček e *Pareniaca* Bouček & Narendran) of the tribe were included in the study, encompassing a wide morphological diversity. The TNT application was used for the phylogenetic searches. Through different search methods it was recovered five phylogenetic trees, with similar topology. In all of trees, Dirhinini was recovered as monophyletic and divided into three clades (B+ (C+ D)). Therefore, it is proposed a new organization of the tribe in three genera: *Aplorhinus, Dirhinus*, and *Hontalia* (**stat. rev.**). *Eniacomorpha*, *Paraeniaca*, *Pseudoeniaca*, and *Youngaia* are proposed as junior synonyms of *Hontalia*. Some infrageneric groups of species recovered from the cladistics analysis are presented and discussed. Finally, new morphological terms are proposed and discussed for the group, together with a character list.

KEYWORDS: Chalcidoidea, Chalcididae, Dirhininae, Cladistics, Systematics.

INTRODUÇÃO

Dirhininae é uma das cinco subfamílias de Chalcididae. Atualmente ela é dividida em duas tribos, Dirhinini e Epitranini, que compartilham, segundo Heraty *et al.* (2013), pelo menos duas sinapomorfias: propódeo plano em relação ao eixo horizontal do corpo e um pecíolo exposto com carenas dorsais. Morfologicamente essas duas tribos podem ser separadas facilmente, já que Dirhinini conta com pelo menos um par de estruturas que se projetam da fronte, semelhantes à chifres. A presença dessas estruturas provavelmente foram a base do ato nomenclatural que deu nome ao gênero mais antigo da tribo, *Dirhinus* (Di = dois/ Rhinos = narizes, cornos).

Originalmente Dirhinini foi proposta por Ashmead (1904a) dentro de Chalcidinae (atualmente Chalcididae), Habu (1960) elevou o táxon ao nível de subfamília e propôs uma subdivisão em duas tribos, Dirhinini e Aplorhinini, esta última baseada em uma única espécie descrita por Masi (1924). Atualmente Dirhinini possui 75 espécies (Noyes, 2020). Elas são distribuídas em quatro gêneros, *Aplorhinus* Masi, 1924, que é monotípico; *Dirhinus* Dalman, 1818, sabidamente cosmopolita e também o mais diverso, com 60 espécies válidas, distribuídas em três subgêneros (*Dirhinus, Hontalia e Pareniaca*); *Eniacomorpha* Girault, 1915, com dez espécies; *Pseudeniaca* Masi, 1936, com três espécies descritas e *Youngaia* Boučeck, 1974, que também é monotípico.

As características usadas para reconhecer as vespas dessa tribo são apresentadas em Bouček & Narendran (1981) como: a presença dos chifres; mandíbulas sub-hexodontes; gena larga e sempre pontuada, sem sulco genal; um corpo alongado e mais ou menos achatado dorsoventralmente; propódeo achatado e plano, dividido em características aréolas; fêmur posterior com pente de dentículos; tíbia posterior com um distinto sulco tarsal e com um espinho apical forte e robusto; asa com um uma forte veia marginal e pequenas veias pós-marginal e estigmal; pecíolo distinto e frequentemente transverso com uma área posterior estendida atrás das laterais do pecíolo, dorsalmente com quatro ou três carenas; gáster sem pontuações profundas e com primeiro tergito com área estriada.

Wijesekara (1997) e Heraty *et al.* (2013) analisaram as relações cladísticas dos táxons supragenéricos da família e que envolveram algumas espécies de *Dirhinus*. Heraty *et al.* (2013), baseados em marcadores morfológicos e moleculares combinados, recuperaram Dirhinini, *sensu* Habu (1960), como monofilético e grupo irmão de Epitranini (até então tratado como uma subfamília), e propuseram que ambas fossem agrupadas em Dirhininae. No entanto, as

relações internas de Dirhinini ainda não foram estudadas e a maioria dos gêneros apresentam limites incertos.

Os últimos trabalhos taxonômicos que envolveram a classificação de algum grupo da tribo foi feita por Bouček & Narendran (1981), que propuseram dois subgêneros em *Dirhinus*, sendo eles *Dirhinus e Pareniaca*. Nesse trabalho, os autores diferiram *Pareniaca* do subgênero *Dirhinus* pela presença ou ausência dos dentes subapicais, que são pequenas projeções localizadas abaixo do chifre frontal. Num outro trabalho, Bouček (1992) propôs *Hontalia* como o terceiro subgênero de *Dirhinus*. Nele, o autor caracteriza o subgênero *Hontalia* se pela presença de uma carena mediana percorrente no propódeo e por uma carena mediana forte no dorso do pecíolo. Recentemente, Delvare *et al* (2019) revalidou o status genérico de *Eniacomorpha* baseado nas proporções da aréola anteromediana do propódeo mais longa que larga e pelas formas alongadas, e expandidas, das carenas dorsais do primeiro tergito gastral.

Pseudeniaca foi definido principalmente por apresentar um par de chifres frontais muito afilados e amplamente separados (Masi, 1936), característica que levou o autor a considerá-lo relacionado a *Pareniaca*, apesar da ausência dos dentes subapicais que também é uma condição encontrada em *Dirhinus*. Outras características apontadas por Masi como diagnósticas para o gênero, são: anellus transverso; pronoto curto; dorso do mesossoma com fóveas esparsas e com pilosidade muito delicada; veias pós-marginal e estigmal curtas; gáster com primeiro tergito sem estrias. Todas essas características são encontradas em outros Dirhinini, o que reforça a necessidade de reavaliação deste táxon.

Youngaia foi caracterizado principalmente pelas longas projeções espalhadas pela superfície do corpo (Bouček, 1974). O autor observou que as projeções da fronte de *Youngaia* se assemelham àquelas encontradas em *Pareniaca*.

Já *Aplorhinus* têm as seguintes características diagnósticas: chifres frontais fusionados dorsalmente; anellus e F1 aparentemente fusionados; mesoescutelo projetado posteriormente (Masi, 1936).

A biologia da tribo só é bem conhecida para *Dirhinus* (Noyes, 2020). Basicamente essas vespas podem se comportar como parasitoides primários de pupas em vários grupos de Diptera (Calliphoridae, Glossinidae, Muscidae, Sarcophagidae, Tachinidae e Tephritidae), mas o comportamento de hiperparasitoidismo também já foi observado em algumas espécies (ex. *D. giffardii* Silvestri, 1913). Além de Diptera, existem registros de hospedeiros das ordens: Hymenoptera, Lepidoptera e Orthoptera. Possivelmente, a relação desses Dirhinini com

Lepidoptera e Orthoptera é de hiperparasitismo, como ocorre com outras espécies de Hymenoptera, como os da família Braconidae.

A tribo tem distribuição geográfica cosmopolita (Noyes, 2020). Em relação aos gêneros, *Aplorhinus* é encontrado na região oriental, *Dirhinus* é cosmopolita, *Eniacomorpha* possui espécies das regiões Etiópica e Australiana, e *Pseudeniaca* e *Youngaia* são da região Etiópica.

Portanto, devido ao desconhecimento das relações filogenéticas internas da tribo que este trabalho nasceu. Sendo seu objetivo geral o de realizar um estudo filogenético com base em morfologia. Já os específicos, foram: testar a monofilia de Dirhininae, estabelecer as relações filogenéticas entre os gêneros e as espécies da tribo e o de adequar a classificação, descrições supraespecíficas e nomenclatura quando necessário. Nele, são analisados todos os gêneros e subgêneros da tribo Dirhinini com representantes da maioria dos padrões morfológicos conhecidos para ela. Com isso, esse estudo pretende colaborar na melhoria do delineamento dos táxons envolvidos, do resgate de sua história evolutiva e numa melhor compreensão de sua morfologia, essenciais para o desenvolvimento de bons trabalhos de α e β taxonomia.

MATERIAIS E MÉTODOS

MATERIAL EXAMINADO

O grupo interno é composto de 57 espécies de Dirhinini. Elas representam todos os gêneros e subgêneros e retratam a maior parte padrões morfológicos conhecidos para a tribo. A reunião de material aconteceu a partir das seguintes coleções/ instituições (listadas abaixo) de vários países, visando obter a maior representatividade possível das várias regiões biogeográficas existentes. Todas as espécies estudadas estão organizadas na **Tabela 1**.

BMNH, *The Natural History Museum*, Londres, Inglaterra;
DCBU, Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, Brasil;
DZUP, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Paraná Brasil;
FIOC, Fundação Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil;
GBFM, *Universidad de Panamá*, Cidade do Panamá, Panamá;
INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coleção Sistemática da Entomologia, Manaus, Brasil;

MLPA, Universidad Nacional de La Plata, Museo de la Plata, La Plata, Argentina;
MNRJ, Universidade do Rio Janeiro, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil;
MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França;
MSNG, Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria", Gênova, Itália;
MPEG, Museu Paraense Emilio Goeldi, Pará, Brasil;
QMB, Queensland Museum, Brisbane, Austrália;
ROM, Royal Ontario Museum, Ontário, Canadá;
UFES, Universidade Federal do Espírito Santo, Departamento de Biologia, Coleção Entomológica, Vitória, Brasil;
UFRRJ, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil;

USNM, *National Museum of Natural History*, Washington, E.U.A.;

ZMHB: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlim, Alemanha.

ANÁLISE CLADÍSTICA

I. Seleção do grupo externo:

Com base na filogenia de Chalcidoidea proposta por Heraty *et al* (2013) foram escolhidas seis espécies para compor o grupo externo. Dessas, quatro são de Epitranini, outra tribo de Dirhininae, *Epitranus erythrogaster* Cameron, 1888, *E. ferrugeneus*, (Cameron, 1912), *E.* sp1 e *E.* sp. 2. As demais são, *Acanthochalcis unispinosa* e *Hockeria bifasciata* que representam, respectivamente, Cratocentrinae, grupo irmão de Dirhininae e Haltichelinae.

As árvores foram enraizadas na espécie Hockeria bifasciata (Haltichelinae).

II. Estudo Morfológico

As observações e as medidas foram feitas por análise direta dos espécimes sob estereomicroscópio Leica M80, dotado de uma ocular de 25X e gratículo com 5mm divididos em 100 partes.

Os caracteres levantados foram expressos segundo Sereno (2007). Inicialmente eles foram levantados a partir da literatura, com seleção e reinterpretação de muitos deles. Além disso, caracteres novos foram buscados ininterruptamente ao longo do trabalho.

O estudo morfológico foi baseado em fêmeas, exceto para *Pseudeniaca schulthessi*, em que o exemplar analisado foi um macho, já que não haviam exemplares fêmeas disponíveis. Por causa disso, especificamente nessa UTO, os caracteres dimórficos foram desligados na matriz para evitar ruídos nas análises, são eles: os relacionados com as proporções dos segmentos flagelares (ex. 29-31) e do comprimento vs largura do pecíolo (147).

Quanto a morfologia os termos seguem *Hymenoptera Anatomy Ontology* (HAO; Yoder *et al.* 2010) e Gibson (1997). Para os termos relacionados a esculturas do tegumento seguiu-se Harris (1979). Nomes de algumas estruturas morfológicas seguiram Bouček & Narendran (1981), Delvare & Copeland (2018) e Habu (1960).

III. Matriz de Caracteres e Obtenção de Filogenia

A matriz foi gerada utilizando o programa DELTA de Dallwitz *et al.* (1993) e exportada no formato Hening 1996 para o programa TNT v1.5 (Goloboff e Catalano, 2016). Para a obtenção das árvores foram utilizados os algoritmos de busca tradicional (TS = *Tradicional Search*) e o de novas tecnologias (NTS = *New Tecnology Search*), com *random seed* 1.. Nas novas tecnologias na fase de perturbação os parâmetros de *Ratched* foram aumentados em até 25X em relação ao default do programa, que é 4, e o número de interações foi aumentado para 1000. Para o parâmetro *Drift* o número de ciclos usado foi de 1000, já para *Sectorial Search* e *Tree Fusing* os valores usados foram os padrões do software. Já na busca tradicional, foi selecionada como regra de colapso de árvores o TBR (*Tree Bisection and Reconnection*) com 5000 pseudoreplicações de árvores de Wagner

. As análises foram feitas com pesagem igual e implícita. Na pesagem implícita, foram feitas análises com valores fixos para K (1, 5, 15, 20 e 40) e pelo algoritmo *setk* de por Salvador-Arias (Instituto Miguel Lilo, Argentina). Já as análises do suporte foram feitas com reamostragem simétrica e com suporte relativo de Bremer (Goloboff e Farris, 2001), com 1000 árvores subótimas. No consenso estrito foi utilizado quando mais de uma árvores igualmente parcimoniosa foi obtida.

Os caracteres codificados foram mapeados no programa Winclada versão 1.00.08 (Nixon, 2002).

ILUSTRAÇÕES

As imagens foram confeccionadas com o sistema de foco estendido Leica ZM16 APO[®] e pelo programa LAS Montage. Os espécimes utilizados foram iluminados em domo, com uma sequência vertical de três campos de LEDs. As imagens obtidas processadas no programa Helicon[®] Focus[®] versão 6 como método de renderização C (pirâmide). As pranchas e ilustrações foram produzidas com os programas Adobe Illustrator e Adobe Photoshop, ambos na versão CS6.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dos 166 caracteres levantados, 111 são inéditos. Já os demais foram reinterpretados ou aproveitados de outras obras que envolveram o grupo como as de Habu (1960), Bouček (1981) e Delvare & Copland (2018). Do total de caracteres, 60 são da cabeça, 83 do mesossoma, 20 do metassoma e três são relacionados ao corpo como um todo. Segue abaixo a lista desses caracteres:

LISTA DE CARACTERES

1. Corpo, alongamento: 0, delgado; 1, robusto.

Foi considerado com estado "0" as proporções do corpo ao menos 4X tão longo quanto alto. Já "1", quando o corpo é menos do que 4X tão longo quanto alto.

De modo geral, Dirhinini apresenta corpo mais alongado do que maioria dos calcidídeos. Aqui, foram relacionados a altura com o comprimento, desconsiderando a largura corporal, por ser menos informativo, já que as proporções obtidas pela largura/ comprimento são muito próximas entre todas as UTOS,

As medidas foram tomadas em vista lateral, nos pontos de maior altura e comprimento do corpo do animal. No primeiro caso, o ponto inferior tomado foi entre o mesepisterno inferior e a mesocoxa, sempre perpendicular ao eixo do comprimento, e o superior na margem posterior do mesoscuto. No segundo, desde o pescoço pronotal até o ponto mais posterior de Gt1

2. Corpo, iridescência: 0, ausente; 1, presente.

Por padrão essas vespas são pretas. Porém, *Hontalia caerulea e H. cameroni* (Fig. 14) exibem cores metálicas.

3. Corpo, cor da pilosidade dorsal do mesonoto:0, prateada; 1, cúprea.

A maioria das UTOs apresentam pilosidade prateada. O estado "1", surgiu duas vezes dentro do clado L com *H. ruficornis*, *H.* sp. nov. 1m que formam um nó (Fig. A) e em sp. nov. 6m onde esse estado aparece de forma independente. Em algumas espécies nota-se um fraco brilho cúpreo na pilosidade prata, nesses casos foi considerado como estado predominante "0".

4. Cabeça, chifres: 0, ausentes; 1 presentes.

A presença de projeções frontais formando uma espécie de "chifre" é tradicionalmente a sinapomorfia mais evidente do grupo interno.

5. Cabeça, chifres frontais, forma da *hicria* em vista dorsal: 0, aguda; 1, arqueada; 2, fundida.

Esse caráter pode ser facilmente observado em vista dorsal e está diretamente relacionado a própria forma da *hicria*, que é a área (ou superfície) dorsal do chifre frontal (Fig. 1). UTOs do clado C apresentam o estado "1", ou seja, possuem *hicria* com contorno mais homogêneo e com a margem superior mais arqueada (Fig. 18). Já no clado D o estado "0" é predominante (Fig. 17), com exceção da *H*. sp. nov. 14d que apresentou o estado "1". Quanto ao clado B, os chifres frontais estão completamente fusionados na superfície dorsal, estado "2", o que dá aspecto unitário a *hicria* (Fig. 19).

Citações: *hicria* é um termo de Burks (1947) (Fig. 1). Esse caráter foi descrito inicialmente por Masi (1936) que observou uma possível relação entre *Pseudeniaca* com indivíduos do gênero *Hontalia*.

6. Cabeça, chifre frontal, pilosidade da *hicria*: 0, totalmente delgada; 1, espessa, tendendo a delgada próximo do ápice do chifre.

Em todas as UTOs com o estado "1" (espesso) ocorre um afinamento da pilosidade da base para o ápice do *hicria*. Em algumas espécies (ex. *H. madagascarensis*) a pilosidade é completamente espessa. Já em outras, é delicada e de difícil observação (ex. *H. altispina*).

7. Cabeça, chifre frontal, carena externa da *hicria***:** 0, menos elevada que a interna; 1, mais elevada que a interna.

Os estados desse caráter são melhor observados em ângulo diagonal (Fig. 1).

8. Cabeça, chifre frontal, chanfradura: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista dorsal esse caráter pode ser descrito como um entalhe/chanfro localizado distalmente na margem interna da carena interna da *hicria*, entre o dente apical e a carena externa da hicria (Fig. 1 e 18). Algumas UTOs tem essa chanfradura bastante reduzida (ex. *D. himalayanus*).

Delvare & Copeland (2018) descreveram duas espécies *D. gigasetosus* e *D. quadrhinus* que têm pares adicionais de chifres frontais. Aparentemente, eles surgem no ponto equivalente ao da chanfradura nas outras espécies do clado C.

Citações: Bouček & Narendran (1981).

9. Cabeça, chifre frontal, dente apical: 0, ausente; 1, presente.

O dente apical é uma estrutura distintamente mais esclerotizada que o restante do chifre (Figs. 1, 2), geralmente é pequeno mas se destaca pela escultura lisa e brilhante. Nas UTOs do clado C essa estrutura se destaca pela presença do chanfradura (8:1), mas fica indiferenciado da carena externa e interna da *hicria* naquelas com ausência de chanfradura (ex. *wohfahrtiae*) e por isso foi considerado ausente.

10. Cabeça, chifre frontal, forma do dente apical: 0, agudo; 1, espatular.

Os estados desse caráter são melhor observados em vista dorsal ou frontal (Figs. 17, 22).

11. Cabeça, chifre frontal, posição dente apical do chifre frontal em vista lateral: 0, mais baixo ou até linha média do olho;1, pouco mais baixo ou tão alto quanto a linha média do olho.

Se refere a posição do ápice do chifre frontal, marcado pelo dente apical, em relação a metade da altura do olho (Figs. 24, 26).

12. Cabeça, chifre frontal, contorno ao longo do comprimento ventral da depressão frontal: 0, arqueado com ápices fusionados; 1, arqueado ligeiramente na forma de ")" - ápices separados pela mesma largura da base do escrobo imediatamente à frente do tórulos; 2, arqueado, com ápices separados por uma largura maior que a da base da depressão frontal à frente dos tórulos, na forma de "("; 3, reto, contornos paralelos desde a base até o ápice dos chifres.

Tomada em vista ventral com depressão frontal em ângulo reto (Figs. 27 - 29).

13. Cabeça, face superior, dente subapical: 0, ausente; 1, presente.

O dente subapical se localiza no espaço paraescobral logo abaixo do chifre frontal (Fig. 3).

Citação: Esse é historicamente o mais importante caráter diagnóstico na separação dos principais gêneros (*Dirhinus e Hontalia*) descritos para *Dirhinini*. A primeira citação para esse caráter vem de Ashmead (1904). Praticamente todos os autores subsequentes utilizaram-no na separação das espécies em algum nível taxonômico.

14. Cabeça, face superior, forma do dente subapical: 0, muito reduzido/ vestigial; 1, robusto.

O dente subapical pode ser vestigial (ex. *H*. sp. nov. 14m e *H. maculatus*), o que exige bastante atenção do observador (Fig. 31).

15. Cabeça, depressão frontal, largura em vista dorsal: 0, mais estreita ou tão larga quanto o chifre; 1, mais larga que o chifre.

A depressão frontal é o espaço criado pela união dos escrobos. Em Dirhinini ele é muito ampliado pela presença dos chifres frontais. A medida desse caráter é tomada em vista dorsal, entre as carenas internas da *hicria*, no ponto que corresponde a margem anterior do olho (Fig. 20, 33).

Citação: Delvare & Copeland (2018) trata essa região como depressão escrobal.

16. Cabeça, depressão frontal, posição da margem dorsal: 0, alinhada com ou posicionada à frente da margem anterior dos olhos; 1, distintamente posterior à linha da margem anterior dos olhos.

Tomada em vista dorsal. As UTOs com estado "1" (Fig. 34) aparentam ter a depressão frontal mais profunda que aquelas com "0" (Fig. 35). As UTOs com o estado "0" formam um clado estável dentro do clado D, com espécies de corpo mais alongado que os demais UTOs analisados.

17. Cabeça, triângulo ocelar, forma: 0, suavemente proeminente; 1, distintamente proeminente

Observada melhor em vista lateral. Nenhuma UTO analisada apresentou triângulo ocelar plano.

Citações: Habu (1960), Bouček & Narendran (1981), Delvare & Copeland (2018).

18. Cabeça, triângulo ocelar, carena interocelar: 0, ausente; 1, presente.

Essa carena fica localizada entre os ocelos posteriores.

19. Cabeça, triângulo ocelar, posição da margem anterior do ocelo mediano: 0, alinhado com a metade anterior do comprimento dorsal do olho; 1, alinhado com a metade posterior do comprimento dorsal do olho.

Tomado em vista dorsal. A posição do triângulo ocelar parece ser relacionada com o comprimento da cabeça, como no caráter 16. UTOs com a "cabeça longa" (ex. *H. cameroni*) apresentam o estado "0", já os de "cabeça curta" tendem ao "1".

20. Cabeça, ocelo mediano, carena anterior: 0, ausente; 1, presente.

Carena que separa o ocelo mediano da depressão escrobal e que liga as carenas internas dos dois chifres anteriores (Figs. 17, 23).

21. Cabeça, ocelo mediano, forma da carena anterior: 0, contínua com as carenas internas das *hicrias*; 1, descontinuada com a carena interna da *hicria*.

Em "0" a carena interna da *hicria* e a carena anterior do ocelo mediano se unem numa angulosidade suave, como se fossem uma só carena. Já no estado "1" a carena interna da *hicria* se une de forma contínua com a carena lateral do ocelo mediano, com isso, forma um ângulo reto com a carena anterior (Fig. 36), dando aspecto descontinuado a elas.

22. Cabeça, ocelo mediano, carena lateral: 0, ausente; 1, presente.

Carena que segue desde a carena interna da *hicria* até a lateral do ocelo mediano (Figs. 37 e 36). No grupo interno, apenas *Aplorhinus* apresenta o estado "0" (Fig. 19).

23. Cabeça, ocelo mediano, posição da carena lateral: 0, afastada do ocelo por uma fossa ou por uma linha de fóveas; "1", rente ao ocelo.

Carena que segue desde a carena interna da *hicria* até a lateral do ocelo mediano. (Figs. 36, 38).

24. Cabeça, ocelo lateral, fossa lateral: 0, ausente; 1, presente.

Essa estrutura é localizada nas laterais dos ocelos laterais (Figs. 38, 39).

25. Cabeça, ocelo lateral, tamanho da fossa lateral: 0, reduzida, mais estreita que o diâmetro das fóveas circundantes; 1, ampla, tão ou mais larga que o diâmetro das fóveas.

26. Cabeça, ocelo lateral, forma da fossa latero-ocelar: 0, com margem irregular recortada;1, com margem regular, não recortada.

São emarginadas as fóveas abertas e que estão ao redor da fossa latero-ocelar (Figs. 40). No estado "1" as fóveas são completas, ou seja, o interstício se fecha ao seu redor (Figs. 41).

27. Cabeça, carena paraescrobal, comprimento: 0, curta, estendida até o dente subapical; 1, longa, estendida até o ápice do chifre frontal.

Carena que margeia a depressão frontal na superfície ventral (Figs. 29, 27).

28. Cabeça, área interantenal, forma: 0, plana; 1, pouco elevada; 2, elevada.

A maioria dos Dirhinini possuem essa região pouco elevada quando comparada a outros grupos de Chalcididae.

Citação: Masi (1924).

29. Cabeça, anellus, limite entre o anellus e F1: 0, não evidente, delicado; 1, evidente.

Em *Aplorhinus* a separação entre o anellus e F1 é muito delicada e sutil, necessitando atenção do observador. Essa dificuldade levou Masi (1924) a descrever esse gênero como possuindo seis segmentos funiculares, muito provavelmente devido a limitações técnicas da época.

Citação: Masi (1924).

30. Cabeça, anellus, comprimento: 0, no máximo tão longo quanto a metade do comprimento de F1; 1, mais longo que a metade do comprimento de F1.

Citações: Esse caráter é recorrente em diversos trabalhos sobre o grupo, sendo as citações mais significativas as de Masi (1939a, b), Masi (1947) e Habu (1960), Bouček & Narendran (1981)

31. Cabeça, clava, forma do ápice: 0, truncada apicalmente; 1, acuminada.

O padrão da tribo é o estado "1". No entanto, *claviger* possui o ápice truncado. Recentemente, Narendran & Achterberg (2016) descreveram a espécie *neoclaviger*, também com o estado "0".

Citações: Bouček & Narendran (1981) e Narendran & Achterberg (2016).

32. Cabeça, tórulos, saliência abaixo do tórulos: 0, não saliente; 1, saliente; 2, muito saliente.

Essa caráter deve ser observado em vista lateral. Em "0" não ocorre nenhuma saliência, ou seja, quando vista lateralmente a margem ventral na região da face superior tem um contorno linear (Fig. 24). Já em "1", nota-se uma pequena sinuosidade, na forma de um calo, nessa margem ventral (Fig. 32). Por fim, em "2" o tórulos forma um calo grande, o que causa uma destacada sinuosidade da margem ventral (Fig. 3).

33. Cabeça, borda inferior do escrobo: 0, sinuosa; 1, retilínea.

Localizada entre os tórulos. Em "0" a presença de uma área interantenal elevada dá um contorno sinuoso a borda inferior do escrobo (Fig. 27). Já em "1" o limite inferior do escrobos tem contorno linear, devido à ausência de uma área interantenal elevada (Fig. 28).

34. Cabeça, borda inferior do escrobo, forma: 0, retilínea; 1, curvilínea (forma de U).

O contorno retilíneo é uma sinapomorfia do clado C (Fig. 28). Já o curvo, na forma de U, no clado D (Fig. 29).

35. Cabeça, borda inferior do escrobo, extensão: 0, mais curta que o diâmetro do tórulos; 1, tão larga quanto o diâmetro do tórulos; 2, mais larga que o diâmetro do tórulos.

O estado "1" é uma sinapomorfia exclusiva do nó entre as UTOs *H. cameroni* e *H. caerulea*. Já "2" é uma sinapomorfia exclusiva do clado A.

36. Cabeça, carena tórulos-clipeal: 0, ausente; 1, presente.

Carena diagonal que se estende do tórulos até o clípeo (Fig. 28). O estado "0" é muito frequente no clado D (Fig. 29).

37. Cabeça, carena pré-orbital: 0, ausente; 1, presente.

Observada melhor em vista ventral. Algumas vezes essa carena é muito delicada e pouco se destaca do interstício ao seu redor.

Citação: Habu (1960).

38. Cabeça, carena pré-orbital, forma: 0, não tocando o dente subapical; 1, tocando o dente subapical.

Esse caráter é melhor observado em vista ventral. Na maioria dos Dirhinini que possuem a carena pré-orbital, ela não se estende até tocar o dente subapical. No entanto, em "1" essa carena o toca (Fig. 29), esse estado aparece como sinapomorfia do nó formado por *H. cameroni* e *H. caerulea*

39. Cabeça, clípeo, escultura: 0, lisa e brilhante; 1, estrigulado.

Citação: Habu (1960).

40. Cabeça, clípeo, cerdas laterais: 0, ausente; 1, presente.

A presença de cerdas no clípeo é uma das sinapomorfias de *Dirhinini*. Reversões ocorreram nas UTOS *H. caerulea* e no ramo formado por *H. spinosa* e *H.* sp. nov. 6m, ambas no clado D.

Citação: Delvare & Copeland (2018). Esses autores codificaram os estados desse caráter baseados em uma distinção de comprimento, assim UTOs com cerdas curtas, ex. *H. schwarzi,* foram codificadas como "ausentes". Aqui, foi usada uma codificação relativa a ausência ou presença efetivas da estrutura.

Foi realizada a tentativa de codificar um caráter relativo ao comprimento dessas cerdas. Porém, existe um gradiente de estados para ele que causou dificuldades. Uma tentativa posterior de codificação será feita.

41. Cabeça, labro, altura: 0, no máximo tão alto quanto o clípeo; 1, mais alto que o clípeo

O estado "0" (Fig. 31B) foi recuperado nos clados B e D. Já o "1" (Fig. 30) é uma sinapomorfia do clado C.

42. Cabeça, labro, pilosidade: 0, glabro ou pouco piloso; 1, piloso.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

43. Cabeça, mandíbula: 0, endodonte; 1, exodonte.

O estado "1" é uma sinapomorfia de Dirhinini.

Citação: Heraty (2013).

44. Cabeça, mandíbula, comprimento vs face inferior (clípeo+ área supraclipial): 0, no máximo tão longa quanto à altura da face inferior; 1, mais longa que a altura da face inferior.

O comprimento da mandíbula é tomado após a remoção da cabeça do espécime, já que em repouso as mandíbulas ficam parcialmente ocultas. A altura da face inferior é tomada medianamente, da margem do clípeo à base do tórulos.

45. Cabeça, mandíbula, dente interno: 0, ausente; 1, presente.

Para a observação dos dentes da mandíbula é necessário, na maioria das vezes, que a cabeça seja destacada do corpo do animal. Isso se dá porque o dente interno da mandíbula é muito reduzido e requer atenção ao ser observado. O dente interno (Fig. 06) corresponde ao dente voltado para a face interna da outra mandíbula.

Dirhinini possui como padrão mandíbula tridentada. Porém, no clado X e em *D*. sp. nov. 4d ocorre a perda dessa estrutura.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

46. Cabeça, mandíbula, forma do dente interno: 0, fraco; 1, robusto.

Os estados desse caráter são estabelecidos pela comparação com o dente médio (Figs. 44 e 45).

Citação: Delvare & Copeland (2018).

47. Cabeça, mandíbula, ápice do dente médio: 0, afilado; 1, arredondado.

O estado "0" (Fig. 45) é mais frequente no clado D. Já o estado "1" (Fig. 44) é mais comum n clado C.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

48. Cabeça, mandíbula, dente externo: 0, posicionado atrás do dente médio, não visível em vista frontal; 1, posicionado na lateral do dente médio, visível em vista frontal.

Em "0", quando em vista frontal, existe a impressão inicial de que trata-se de uma mandíbula bidentada, mas à medida que se gira a estrutura percebe-se que ocorreu um reposicionamento do dente externo atrás do dente médio. Em *D. auratus* ocorre um estado intermediário, mas para efeitos práticos foi tratado aqui como "1".

(Figs. 06, 45 e 47).

Citação: Delvare & Copeland (2018).

49. Cabeça, vértice, forma: 0, suavemente inclinado, algumas vezes plano atrás dos ocelos laterais; 1, escavado imediatamente atrás dos ocelos laterais.

Como a cabeça de Dirhinini sofreu um alongamento da fronte, da gena e de outras estruturas, algumas regiões ficam de difícil delimitação, umas delas é o vértice que é considerado por mim como indicado na Fig. 4.

No estado "0" a região do vértice que ocorre logo atrás dos ocelos laterais é levemente convexa ou muitas vezes plana (Fig. 4). Em "1" a inclinação ocorre de forma muito mais abrupta (Fig. 20).

50. Cabeça, carena occipital: 0, ausente; 1, presente.

A carena occipital em Dirhinini se localiza exatamente acima da depressão occipital (Fig. 47). É necessária a separação da cabeça do corpo, para melhor visualização desse caráter. "1" é uma sinapomorfias do clado C (Fig. 47).

51. Cabeça, depressão occipital, forma: 0, estreita; 1, ampla.

A cavidade apical do occipício só é observável após a separação da cabeça do corpo. Ela se localiza acima do pós-occipício e forame magno (Fig. 5) sendo a estrutura onde se aloja a extremidade anterior do pescoço pronotal. Nas analises, "1" se mostrou mais frequente no para o clado C. Já "0" foi recuperado como uma sinapomorfia não exclusiva para o clado D.

52. Cabeça, depressão occipital, escultura: 0, lisa com faixa imbricada na margem superior;1, totalmente liso e brilhoso.

(Figs. 46, 48).

53. Cabeça, elevação lateral do pós-occipício: 0, estreita; 1, ampla.

Em "1" essa elevação ocorre de forma tubular entre a depressão occipital e a ponte pós-genal (Fig.50B). Já em "0" ela é curta e de difícil visualização (Fig. 49).

54. Cabeça, cavidade do pós-occipício, projeção sublateral: 0, ausente; 1, presente.

O estado "1" se refere a uma projeção, semelhante a um dente, na região sublateral superior da pós-gena, próximo a borda da cavidade-occipital (Fig. 48)

55. Cabeça, cavidade do pós-occipício, forma do ápice da pós-gena: 0, pouco ou não angulosa; 1, angulosa.

No estado "0" a cavidade do pós-occipício é ampla e com profundidade regular (Fig. 50A). Em "1" a cavidade é irregular, já que a região superior da pós-gena parece é angulosa (Fig. 49).

56. Cabeça, pós-gena, pilosidade: 0, pouco pilosa; 1, pilosa.

UTOs que apresentavam menos de dez cerdas foram consideradas como "0".

57. Cabeça, ponte pós-genal, escultura: 0, predominantemente lisa e brilhante; 1, costulado próximo da ponte hipostomal.

Em todos os Dirhinini a ponte pós-genal se estende dentro da cavidade do pós-occipício.

58. Cabeça, ponte hipostomal, profundidade: 0, côncava; 1, plana; 2, convexa.

No estado "0" a ponte é mais profunda que a carena hipostomal. Em "1" ela está no mesmo nível da carena hipostomal. Já em "2" ela é mais proeminente que a ponte hipostomal.

59. Cabeça, ponte hipostomal, forma: 0, estreita; 1, ampla.

Esse caráter deve ser observado em vista posterior. O estado "0" é marcado pela espessura muito fina da ponte hipostomal (Fig. 47). Já "1" é claramente espessa (Fig. 46).

60. Cabeça, carena da ponte hipostomal: 0, ausente; 1, presente.

A carena da ponte hipostomal (Fig. 5 e 47) é localizada na região posterior da ponte hipostomal. Em algumas espécies, como a do clado K, apresentam o estado "0" (Fig. 46).

61. Cabeça, carena hipostomal, processo ventral: 0, ausente; 1, presente.

Visível em vista ventral ou posterior da cabeça. Trata-se de um processo contínuo à carena hipostomal (Fig. 5). No clado D a carena hipostomal é mais curta que o ângulo genal posterior (Fig. 48). O contrário ocorre na maioria das UTOs do clado C onde o processo ventral é mais alongado do que ele (Fig. 49).

62. Cabeça, carena hipostomal, forma da processo ventral: 0, mais longa que o ângulo genal posterior; 1, no máximo tão longa quanto o ângulo genal posterior.

O ângulo genal posterior equivale a "quina" da gena (Fig. 5).

Citação: Esse termo foi retirado de Habu (1960), no original HGA (hind genal angle).

63. Cabeça, lábio, forma: 0, plano; 1, tubular.

No estado "0" o mento e o pré-mento são, aparentemente, fusionados o que dá um aspecto de uniformidade ao lábio (Fig. 50A), nesse estado o lábio é muito esclerotizado e a maxila não recobre o lábio lateralmente. Já em "1" o lábio é pouco esclerotizado e a maxila cobre o lábio lateralmente (Fig. 50B).

64. Mesossoma, dorso, pilosidade: 0, pouco pilosa; 1, pilosa.

"0" é uma sinapomorfia exclusiva Aplorhinus.

65. Mesossoma, dorso, forma da pilosidade: 0, curta, menor ou do diâmetro da fóvea; 1, longa, maior que o diâmetro da fóvea; 2, muito longa, mais que o dobro do diâmetro da fóvea.

No estado "0" a pilosidade é sempre lanceolada. Em "1" elas são grossas e lanceoladas. Já em "2" elas são delgadas.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

66. Mesossoma, pescoço pronotal, lâmina da margem anterior: 0, ausente; 1, presente.

O pescoço pronotal possui, em alguns casos, uma lâmina em sua margem anterior. Ela apresenta-se no plano horizontal, tornando-se bem visível dorsal ou diagonalmente (Fig. 51).

67. Mesossoma, pescoço pronotal, forma da margem anterior: 0, angulosa; 1, arredondada.

Observado em vista dorsal. Todas as UTOs do clado C apresentam "0", já no clado D, em sua maioria apresentam o "1", exceto *H. madagascarensis* e *H.* sp. nov. 4m (Fig. 51).

68. Mesossoma, pescoço pronotal, carena na margem ventral: 0, ausente; 1, presente.

Observada em vista frontal. Essa carena ocorre ao longo de toda margem ventral do pescoço pronotal (Fig. 10). Em algumas espécies do clado D, ex. *H. caerulea*, esse sulco está ausente (Fig. 54).

69. Mesossoma, pescoço pronotal, sulco na margem ventral: 0, ausente; 1, presente.

Observada em vista frontal. Esse sulco se estende internamente à carena ventral do pescoço pronotal (Fig. 10). Assim como no caráter anterior, em algumas espécies do clado D, ex. *H. caerulea*, esse sulco está ausente (Fig. 54).

70. Mesossoma, colar pronotal, calosidade lateral do pronoto: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista frontal ou diagonal. O estado "1" apareceu três vezes no clado D (alguns ramos dos clados **J** e **L**) e, quando presente, dá aspecto retangular ao colar pronotal em vista dorsal ou anguloso em vista frontal (Fig. 54). Algumas UTOs apresentaram essa estrutura reduzida (ex. *H. altispina* e *H. kirbyi*).

Citação: Delvare (1992).

71. Mesossoma, colar pronotal, interstício das fóveas dorsais: 0, mais estreito que o diâmetro das fóveas; 1, tão ou mais largo que o diâmetro das fóveas.

72. Mesossoma, colar pronotal, faixa lisa na margem posterior: 0, mais estreita que o diâmetro das fóveas adjacentes; 1, mais larga que o diâmetro das fóveas adjacentes.

Observada em margem dorsal. Essa faixa, quando presente, se estende ao longo de toda margem posterior do colar pronotal.

73. Mesossoma, colar pronotal, tubérculo mediano: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista lateral ou diagonal. O tubérculo mediano se localiza na região anterior da superfície dorsal do colar pronotal (Fig. 63). O estado apomórfico "1" surgiu pelo menos duas vezes no clado D, um no ramo F e outro no G.

74. Mesossoma, colar pronotal, depressão mediana: 0, ausente; 1, presente.

Observada em vista dorsal/diagonal. A depressão é uma concavidade que ocorre medianamente no colar pronotal (Fig. 63), terminando no tubérculo mediano. Algumas espécies apresentam uma depressão mediana longitudinal no colar pronotal (ex. *H. alticornis*, *H. cameroni* e *H.* sp. nov. 6m).

75. Mesossoma, proesterno, escultura: 0, predominantemente liso; 1, predominantemente imbricado.

Esse caráter só pode ser observado após a retirada de pelo menos uma das procoxas.

76. Mesossoma, procoxa, face interna: 0, pouco pilosa; 1, pilosa.

Para observação do qualquer caráter da procoxa o ideal é que se retire a cabeça ou uma das pernas anteriores. Foi considerado como estado "0" as espécies com pilosidade muito esparsa.

77. Mesossoma, procoxa, cavidade anterior da procoxa: 0, ausente; 1, presente.

A região ventral anterior da procoxa apresenta uma cavidade onde se encaixa a cabeça através do ângulo genal posterior (Fig. 74), ela se apresenta na forma de uma concavidade em semicírculo. A presença dessa cavidade é uma sinapomorfia do clado A.

78. Mesossoma, procoxa, margem interna da cavidade anterior da procoxa: 0, suavemente inclinada; 1, angulosa.

Observado em vista ventral. Algumas vezes, a borda posterior apresenta uma estrutura projetada na forma de uma ruga que cria uma angulosidade na margem interna dessa cavidade (Fig. 74).

79. Mesossoma, procoxa, cavidade posterior da procoxa: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista ventral. A cavidade posterior da procoxa ocorre após a ruga ventral da procoxa (Fig. 74), ela é delimitada por duas carenas sublaterais, uma interna e outra externa, que são mais ou menos paralelas (Fig. 74). No clado D a carena sublateral externa é mais desenvolvida que a interna fazendo com que a cavidade posterior seja inclinada na face interna da procoxa.

80. Mesossoma, procoxa, carena latero-ventral externa: 0, ausente; 1, presente.

Essa carena parte da ruga ventral da procoxa em sentido diagonal na direção a face externa da procoxa (Fig. 74).

81. Mesossoma, procoxa, forma da carena latero-ventral externa: 0, mais fraca que a interna; 1, tão desenvolvida quanto a interna; 2, mais robusta que a interna.

Observado em vista ventral. Em *Epitranus* a carena latero-ventral externa é sempre desenvolvida (Fig. 74). Um estado semelhante ocorre na maioria das UTOs do clado D.

82. Mesossoma, procoxa, carena latero-ventral interna: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista ventral. Essa carena parte da ruga ventral da procoxa em sentido diagonal na direção a face interna da procoxa (Fig. 74).

83. Mesossoma, procoxa, extensão da carena latero-ventral interna: 0, curta; 1, longa.

Observado em vista ventral. Essa carena sempre está ausente nos grupos externos. Ela é bem desenvolvida na maioria dos indivíduos do clado C (Fig. 75). No clado D ela é sempre pouco desenvolvida ou, no mínimo, menos robusta que a externa (Fig. 74).

84. Mesossoma, mesoscuto, amplitude do interstício no lobo lateral: 0, tão largo quanto o do lobo mediano; 1, mais largo que o do lobo mediano em algumas regiões; 2, muito mais largo ou com ausência de fóveas.

Observado em vista dorsal. A amplitude do interstício pode variar dentro dos lobos, o que gera dificuldades na codificação desse caráter. A solução adotada para isso, foi considerar como padrão a largura média.

85. Mesossoma, prepecto, forma do dente medioventral do prepecto: 0, retilíneo ou pouco inclinado posteriormente; 1, muito inclinado posteriormente.

Para observação desse caráter é necessária a retirada de pelo menos uma procoxa. O estado "1" (Fig. 76) aparece na maioria das UTOS do clado C, com exceção da *D*. sp. nov. 5d. Já o estado "0" (Fig. 77) é o predominante no clado D.

86. Mesossoma, prepecto, ápice do dente medioventral: 0, emarginado; 1, contorno regular, não emarginado.

87. Mesossoma, asa anterior, cor: 0, hialina; 1, uniformemente amarelada; 2, amarelada com regiões hialinas.

Citações: Esse caráter foi destacado por diversos autores, em diferentes trabalhos, por exemplo: Ashmead (1904); Girault (1913 e 1915) e Habu (1960), etc.

88. Mesossoma, asa anterior, forma: 0, deltoide; 1, abaulada.

Observado em vista dorsal, sendo necessário que as asas estejam planas. A margem apical definida aqui é aquela que está na área posterior a veia estigmal (Fig. 78). Em "0" essa margem não é completamente arredondada, havendo uma inclinação que dá aspecto de delta (Fig. 78). Já em "1", ela é bem menos angulosa, tendendo a ser arredondada (Fig. 79).

89. Mesossoma, asa anterior, comprimento: 0, não alongada; 1, alongada.

Em "1" (Fig. 80) o alongamento da asa parece acompanhar o do próprio corpo. Essa estado aparece como sinapomorfia do clado J.

90. Mesossoma, asa anterior, contorno apical: 0, simétrico; 1, assimétrico.

Em "0" (Fig. 79) o contorno apical da asa é uniformemente arredondado. Já em "1" ele não é (Fig. 78).

91. Mesossoma, asa anterior, 1m-1cu: 0, ausente; 1, presente.

A observação desse caráter necessita que a asa seja posicionada em um ângulo diagonal em relação a fonte de luz. O estado "0" pode ser observado nas (Figs. 78 e 80) e o "1" na (Fig. 79).

92. Mesossoma, asa anterior, 2m-1cu: 0, ausente; 1, presente.

A observação desse caráter necessita que a asa seja posicionada em um ângulo diagonal em relação a fonte de luz. O estado "0" pode ser observado nas (Figs. 78 e 80) e o "1" na (Fig. 79).

93. Mesossoma, asa anterior, forma de 2m-1cu: 0, completa, ligando a 1Cu a M; 1, incompleta, não se estende até a M.

94. Mesossoma, asa anterior, pilosidade na célula marginal: 0, glabra; 1, pilosa.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

95. Mesossoma, asa anterior, densidade da pilosidade: 0, esparsa; 1, densa.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

96. Mesossoma, asa anterior, pilosidade dorsal: 0, michrotrichiae; 1, machrotrichiae.

Em "0" a pilosidade é muito curta e estreita. A predominância das michrotrichiae em vista dorsal ocorre como sinapomorfia exclusiva do nó entre *D. claviger* + *D. wohfahrtiae*. Em "1" a pilosidade é mais alongada.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

97. Mesossoma, asa anterior, pilosidade ventral: 0, michrotrichiae; 1, machrotrichiae

Citação: Delvare & Copeland (2018).

98. Mesossoma, mesopleura, lâmina apical da acropleura: 0, ausente; 1, presente.

Melhor observada em vista diagonal superior, um pouco abaixo da borda lateral externa da tégula. O estado "0" (Fig. 52) está presente nas UTOs dos clados J (exceto *H. altispina*). Já "1" (Fig. 53) aparece em todos as UTOs clado C e nas demais UTOs do clado D.

99. Mesossoma, mesopleura, depressão femoral, escultura predominante: 0, estrigulada finamente; 1, costulada

(Figs. 57, 55).

100. Mesossoma, mesopleura, mesepisterno, forma da margem anterior: 0, pouco sinuosa;1, acentuadamente sinuosa.

Observado em vista lateral. O estado "0" tem o mesepisternum com contorno regular, não giboso (Fig. 55). Espécies que apresentam o estado "1" tem mesepisterno com superfície irregular (Fig. 57), sendo ventralmente mais giboso do que a região mediana/superior.

101. Mesossoma, mesopleura, mesepisterno superior, tubérculo da margem anterior: 0, pouco visível em vista lateral; 1, visível em vista lateral.

Observado em vista lateral. O tubérculo se localiza na margem anterior do mesepisterno superior. Aparentemente, funciona como um ponto de encaixe, ou mesmo apoio, da procoxa.
No estado "0" o tubérculo é pouco visível (Fig. 10), já no estado "1" ele é claramente destacado do contorno da margem anterior do mesepisterno superior (Fig. 32).

102. Mesossoma, mesopleura, mesepisterno inferior, comprimento: 0, mais curto do que a mesocoxa; 1, tão longo ou até 1,5X mais longo que a mesocoxa; 2, mais que 1,5X mais longo que a mesocoxa.

Observado em vista lateral. A medida do mesepisterno inferior foi tomada ventrolateralmente no ponto de maior comprimento, entre a carena epicnemial e a base da mesocoxa. Já o da mesocoxa foi tomada lateralmente, também no ponto de maior comprimento, que é medianamente desde a base até o ápice do apêndice. O estado "0" é compartilhado entre todas as UTOs do clado C, pelo clado B, e pela UTO do clado D *H*. sp. nov. 14d. Os estados "1" e "2" aparecem nas demais UTOs do clado D, sendo "2" restrito ao clado J (exceto *H. altispina* que apresenta "1").

103. Mesossoma, mesopleura, mesepisterno, carena epicnemial: 0, estendida ao longo da borda anterior do epicnêmio; 1, estendida até o mesepisterno superior.

104. Mesossoma, mesopleura, mesepisterno inferior, carena epicnemial na seção ventral: 0, proeminente; 1, não proeminente.

Observado em vista ventral. No estado "0" as carenas epicnemiais de ambos os lados do corpo convergem e se projetam anteriormente (Fig. 54). Já no estado "1" elas contornam a borda do sulco mesodiscriminal, não são proeminentes e formam uma cavidade semelhante a um \Im (Fig. 55).

Citação: Delvare & Copeland (2018).

105. Mesossoma, mesopleura, mesepisterno inferior, projeção da carena epicnemial seção ventral: 0, pouco projetada; 1, muito projetada.

Observado em vista ventral. Esse caráter se relaciona com o estado "0" do anterior (Figs. 56 e 54).

106. Mesossoma, mesopleura, sulco mesodiscriminal: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista ventral após a retirada de uma das procoxas. A presença do sulco mesodiscriminal é uma importante sinapomorfia de Dirhinini. Em *Hockeria bifasciata* também existe a presença de um sulco, mas ele tem uma posição completamente diferente daquela presente em qualquer Dirhinini. Aparentemente, o sulco mesodiscriminal é um local de encaixe (ou repouso) da mandíbula no mesossoma, já que, parece haver uma correlação entre o comprimento da mandíbula e a profundidade do sulco. Assim, nas UTOs do clado C o sulco é profundo e a mandíbula é longa e no clado D o sulco mesodiscriminal e a mandíbula são curtos.

Citação: O termo sulco mesodiscriminal foi retirado de Delvare & Copeland (2018).

107. Mesossoma, mesopleura, profundidade do sulco mesodiscriminal: 0, raso; 1, profundo

Citação: Delvare & Copeland (2018).

(Figs. 11, 10)

108. Mesossoma, mesopleura, forma do sulco mesodiscriminal: 0, com bordas mais ou menos paralelas; 1, com bordas curvas, em forma de gota; 2, oval.

(Figs. 76, 10, 64)

109. Mesossoma, epicnêmio, inclinação: 0, pouco anguloso com o mesepisterno inferior; 1, muito anguloso com o mesepisterno superior.

Observado em vista ventral/ diagonal. A inclinação do epicnêmio é feita em comparação ao mesepisterno inferior, levando em consideração o plano horizontal do corpo do animal.

110. Mesossoma, epicnêmio, elevação epicnemial: 0, ausente; 1, presente.

Os estados desse caráter podem ser observados por completo quando uma das procoxas é retirada.

Citação: O termo "*mesal elevation of epcnemium*" foi criado por Delvare & Copeland (2018). Houve aqui uma releitura desse caráter, tendo em vista que o limite dos estados propostos por esses autores são subjetivos.

Todas as UTOS do clado D apresentam o estado "1" (Fig. 57), característica essa compartilhada com duas UTOs do grupo externo (*Hockeria bifasciata* e *Acanthochalcis unispinosa*). Já "0" (Fig. 55) é uma sinapomorfia do clado C.

111. Mesossoma, mesocoxa, par de cerdas latero-apicais: 0, ausente; 1, presente.

Melhor observado em vista ventral. Localizadas no ápice da lateral externa, são três cerdas longas e bem espessas encontradas na maioria das UTOs do clado C. Já no clado D elas são muito delicadas e delgadas, ou ausentes.

112. Mesossoma, mesocoxa, comprimento do par de cerdas latero-apicais: 0, longas, no mínimo com 1,5X o comprimento das demais cerdas da mesocoxa; 1, curtas, no máximo pouco mais longas que as demais cerdas da mesocoxa.

113. Mesossoma, mesoescutelo, forma em vista lateral: 0, plano; 1, convexo; 2, giboso.

Os estados "0" e "1" podem gerar alguma confusão tendo em vistas estados intermediários existentes. Em "0", existe ausência completa de curvatura no dorso desse esclerito (Fig. 62), sendo essa uma sinapomorfia do nó formado pelas UTOs *D*. sp. nov. 5d e *D*. sp. nov. 17d. Já "1" foi o de maior ocorrência nos clados C e D (Fig. 13). Enquanto "2" (Fig. 61) surge duas vezes, uma em clado C, com *D*. *dives* e outra num ramo do Clado D, formado pelos nós *H*. sp. nov. 6m + *H*. *spinosa* e *H*. sp. nov. 8m + *H*. *maculatus*.

114. Mesossoma, mesoescutelo, faixa mediana afoveada: 0, ausente; 1, presente.

Em "1", algumas vezes, pode haver uma pequena variação intraespecífica na largura dessa faixa, mas nunca ao ponto que possa ser confundida com "0".

Citação: Bouček & Narendran (1981).

115. Mesossoma, mesoescutelo, forma da margem posterior: 0, não projetada; 1, projetada;2, projetada na forma de um espinho.

Esse caráter é melhor observado em vista dorsal. O estado "0" é o mais comum nas UTOs da tribo. No estado "1" o mesoescutelo se projeta posteriormente de forma mais ou menos uniforme (Fig. 60). No estado "2" a projeção é abrupta, semelhante a um espinho (Fig. 61).

Citações: Masi (1924) e Bouček (1974).

116. Mesossoma, mesoescutelo, margem posterior: 0, no máximo alinhado com a borda anterior aréola mediana propódeo; 1, ultrapassando a borda anterior da aréola mediana do propódeo.

117. Mesossoma, plataforma metapleural, cavidade posterior aos lobos emparelhados da **borda posteroventral:** 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista ventral. Essa cavidade se localiza na borda da metapleura com o metaesterno, entre os lobos emparelhados e a carena mediana do metaesterno (Figs. 58,59 e 9).

Citação: "*posterior paired lobes at posteroventral edge*" é um termo de Heraty *et al* (2013), p. 28 (38).

118. Mesossoma, plataforma metapleural, lobos emparelhados da borda posteroventral: 0, lobo não elevado em relação ao restante do tegumento do metaesterno; 1, lobo elevado em relação ao restante do tegumento do metaesterno.

A observação desse caráter é feita em vista ventral e posterior e é melhor realizada após a retirada da perna posterior. Em "1" (Fig. 59) há uma elevação do tegumento imediatamente abaixo dos lobos, o que não é observado em "0" (Fig. 58).

119. Mesossoma, plataforma metapleural, carena transversa dos lobos emparelhados da **borda posteroventral:** 0, ausente; 1, presente.

A observação desse caráter é feita em vista ventral e é melhor realizada com a retirada da perna posterior. Essa carena é curta e delicada, ela é encontrada na base dos lobos emparelhados, sendo perpendicular à margem do metaesterno (Fig. 59). Seu comprimento equivale aproximadamente a metade da seção posterior dos lobos. Ela está ausente na maior parte das espécies do clado D (Fig. 58).

120. Mesossoma, plataforma metapleural, bifurcação anterior da carena mediana do metaesterno: 0, ausente; 1, presente.

Quando presente, ocorre um afundamento do tegumento abaixo dos lobos emparelhados em relação a carena mediana (Fig. 9).

121. Mesossoma, metacoxa, forma: 0, retangular, 1, cilíndrica.

Observado em vista lateral. Em "0" (Fig. 12) a metacoxa é robusta, possui a superfície lateral externa plana. Já em "1", ela é longa e delgada, sem lateral externa plana (Fig 14).

122. Mesossoma, metacoxa, cerda distal: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista lateral da margem interna distal da metacoxa. A maioria das UTOs do clado A apresentam o estado apomórfico "1". Porém, algumas UTOs do clado J apresentaram homoplasia para "0" (Fig. 63).

123. Mesossoma, metacoxa, pilosidade ventral: 0, pouco densa; 1, muito densa.

Observado em vista lateral/ ventral. O estado "1" é caracterizado por apresentar cerdas adensadas.

124. Mesossoma, metacoxa, carena apical da metacoxa: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista lateral/ ventral. Essa carena é encontrada no ápice da metacoxa (Fig. 64) e se assemelha a uma borda, na espessura de uma lâmina, onde o trocanter se encaixa quando a perna é retraída.

Citação: Delvare (1988).

125. Mesossoma, metafêmur, pente de dentículos: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista lateral. O estado "1" está presente em todas UTOs do grupo interno, muito embora não seja uma característica exclusiva dessa tribo em Chalcididae.

Citações: Habu (1960), Bouček & Narendran (1981) e Delvare & Copeland (2018).

126. Mesossoma, metafêmur, dente basal: 0, indiferenciado; 1, diferenciado.

Observado em vista lateral. No estado "0" a projeção dentiforme possui altura e largura próximas aos dos dentículos adjacentes.

Citações: Habu (1960), Bouček & Narendran (1981) e Delvare & Copeland (2018) citaram a estrutura. No entanto, aqui a codificação dos estados foi feita de forma diferente desses autores.

127. Mesossoma, metafêmur, dente basal: 0, pouco mais alto e aproximadamente 2X tão largo quanto dentículo posterior; 1, entre 2X a 4X tão alto quanto dentículo posterior; 2, aproximadamente 7X tão longo quanto dentículo posterior.

128. Mesossoma, metatíbia, sulco tarsal: 0, até 0, 25X o comprimento da metatíbia; 1, entre 0,25X e 0,50X do comprimento da metatíbia; 2, acima de 0,50X do comprimento da metatíbia.

129. Mesossoma, metatíbia, carena externa ao sulco tarsal: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista ventral/ posterior. Essa carena é paralela, e externa, aquela que delimita o sulco tarsal. Ela forma um segundo sulco, geralmente mais estreito que seu par (Fig. 66).

Citações: Bouček & Narendran (1981) e Delvare & Copeland (2018).

130. Mesossoma, metatíbia, carena externa, forma: 0, formando um sulco externo estreito e pouco visível; 1, robusta, formando um sulco externo quase tão largo quanto o sulco tarsal.

(Figs. 67, 66)

131. Mesossoma, metatíbia, face externa: 0, côncava ou plana no mínimo na metade distal;1, levemente convexa.

132. Mesossoma, metatíbia, linha de calos na superfície posterior: 0, ausente; 1, presente.

O estado "1" é caracterizado por apresentar na superfície apical da metatíbia de muitas UTOs, em especial do clado I, pequenos calos ou rugas (Fig. 65). Das UTOs analisadas, o cladograma indica pelo menos cinco eventos de aparecimento desse estado, sendo uma vez no clado B e no clado C, e três no clado D (clados E e I).

133. Mesossoma, propódeo, forma: 0, plano; 1, convexo.

O propódeo praticamente paralelo ao plano frontal do animal é uma sinapomorfia de Dirhininae.

Citação: Bouček & Narendran (1981).

134. Mesossoma, propódeo, carena anteromediana da aréola: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista dorsal (Fig. 7).

Citação: Bouček & Narendran (1981) tratam dessa estrutura como carena recorrente da aréola mediana.

135. Mesossoma, propódeo, forma da carena anteromediana da aréola: 0, descontínua com a carena posteromediana carena posteromediana da aréola do propódeo; 1, continua com a carena posteromediana.

(Figs. 68, 69).

136. Mesossoma, propódeo, carena sublateral: 0, paralela à carena anteromediana da aréola do propódeo + carena posteromediana da aréola do propódeo; 1, não paralela as carena anteromediana da aréola do propódeo + carena posteromediana da aréola do propódeo.

Nas análises o estado "0" aparece duas vezes no clado D, uma no nó formado por *H. schultessi* e *H. lyncae* e outra no clado J (excetuando-se *H. alticonis* e *H. altispina*) (Fig. 68 e 69).

137. Mesossoma, propódeo, carena posterior da aréola sublateral: 0, ausente; 1, presente.

Observada em vista dorsal essa carena se localiza na borda posterior da aréola anteromediana e a conecta com a sublateral (Fig. 68).

138. Mesossoma, propódeo, carena posterior da aréola espiracular: 0, não bifurcada; 1, bifurcada.

Essa carena margeia a borda posterior da aréola espiracular. Em "0" ela não se bifurca (Fig. 69). Já em "1" ela se bifurca próximo do Dente Espiracular do Propódeo (Fig. 68).

Citação: Aréola espiracular é um termo de Delvare (1988).

139. Mesossoma, propódeo, aréola sublateral: 0, plana, borda interna e externa niveladas; 1, inclinada, com borda externa muito mais baixa que a interna.

Esse caráter é melhor observado em vista lateral/inclinado.

140. Mesossoma, propódeo, pilosidade da aréola sublateral: 0, com pilosidade esparsa; 1, com pilosidade densa.

(Figs. 68, 69).

141. Mesossoma, propódeo, dente espiracular do propódeo: 0, ausente; 1, presente.

Citações: Masi (1947) atribui a essa estrutura o nome de dente lateral. No entanto, o nome usado aqui segue o trabalho de Delvare & Copeland (2018), por ser mais preciso.

142. Mesossoma, propódeo, comprimento do dente espiracular do propódeo: 0, no máximo tão longo quanto a largura máxima da cavidade espiracular; 1, mais longo que o largura máxima da cavidade espiracular.

143. Mesossoma, propódeo, posição do dente espiracular do propódeo: 0, atrás da carena posterior da depressão espiracular; 1, à frente da carena anterior da depressão espiracular.

144. Mesossoma, propódeo, carena latero-ventral do propódeo: 0, ausente; 1, presente.

Ao longo da lateral do propódeo de algumas UTOs do clado D ocorre duas carenas paralelas. A de cima corresponde a carena externa da aréola sublateral. Já a de baixo é a carena lateroventral do propódeo (Fig. 8). Algumas vezes, essa carena está completamente ausente.

145. Mesossoma, propódeo, extensão da carena latero-ventral do propódeo: 0, fusionada com a borda da aréola sublateral do propódeo; 1, não fusionado com a borda da aréola sublateral do propódeo.

Observada melhor em vista lateral/ventral. No estado "1" a carena latero-ventral do propódeo se estende desde o forame metacoxal até a margem posterior do propódeo (Fig. 8). Já em "0" essa carena é descontínua, ou seja, não atinge a margem posterior do propódeo (Fig. 59).

146. Mesossoma, metepisterno, projeção posterior: 0, ausente; 1, presente.

(Fig. 71).

Citação: Delvare & Copeland (2018)

147. Metassoma, pecíolo, carenas: 0, não carenado dorsalmente; 1, carenado dorsalmente.

A presença de carenas na margem superior do pecíolo foi recuperado como uma sinapomorfia entre as UTOS de *Epitranus* + o grupo interno (Fig. 62).

148. Metassoma, pecíolo, razão largura vs. comprimento: 0, tão largo quanto longo; 1, mais longo que largo; 2, mais largo que longo.

Citações: Esse caráter foi amplamente utilizado em trabalhos taxonômicos por diversos autores como Masi (1924), Burks (1947), Habu (1960), Bouček & Narendran (1981), Delvare & Copeland (2018), e etc.

149. Metassoma, pecíolo, superfície dorsal: 0, plana; 1, inclinada.

Esse caráter é melhor visualizado em ângulo superior inclinado. Em "1" a superfície dorsal do pecíolo têm a margem anterior mais elevada do que a posterior, dando um aspecto claro de inclinação.

Citação: Delvare & Copeland (2018) utilizou quatro condições para esse caráter: plano, voltado para trás, inclinado e imperceptivelmente virado para trás No entanto, o limite entre as três últimas condições é subjetiva. Afim de reduzir essa subjetividade a opção adotada aqui foi a de adotar um sistema de estados binários.

150. Metassoma, pecíolo, margem dorsal anterior: 0, emarginado; 1, não emarginado.

Citação: Delvare & Copeland (2018) optaram por três condições (fortemente emarginado, emarginado e não emarginado). Como no caráter anterior, a opção adotada foi a de estados binários devido a difícil delimitação entre os dois primeiros estados desse autor.

151. Metassoma, pecíolo, cerdas na margem anterior: 0, ausente; 1, presente.

Observadas em vista dorsal. Algumas vezes elas podem ser bem delicadas e de difícil visualização.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

152. Metassoma, pecíolo, número de carenas dorsais: 0, duas; 1, três; 2, quatro ou mais carenas.

Citação: Crawford (1913) cita duas condições para esse caráter (com três ou quatro carenas).

153. Metassoma, pecíolo, robustez das carenas dorsais: 0, todas com mesma robustez; 1, mediana(s) mais robustas que as submedianas.

154. Metassoma, pecíolo, junção pecíolo-gastral: 0, ausente; 1, presente.

Esse caráter é observado em vista lateral. No estado "0" a junção não é visível (Fig. 70A). Já em "1" ela é marcada claramente por uma sutura ou por uma carena transversa (Fig. 71).

155. Metassoma, pecíolo, razão altura vs comprimento: 0, tão alto quanto longo; 1, mais alto que longo; 2, mais longo que alto.

Observado em vista lateral. As medidas foram tomadas do maior comprimento e da maior altura, excluindo o processo ventral do pecíolo.

156. Metassoma, pecíolo, dente basoventral: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista lateral (Fig. 70A). Ele foi recuperado nas análises como uma sinapomorfia de Dirhinini.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

157. Metassoma, pecíolo, dente basoventral, quantidade: 0, um, centro-ventral; 1, dois, sublaterais.

A observação do estado "1" deve ser feita em vista ventral. Ele aparece como uma sinapomorfia do nó de *H. alticornis* e *H. altispina* (Fig. 70B).

158. Metassoma, pecíolo, altura do dente basoventral: 0, no máximo 0,25X da altura do pecíolo; 1, mais alto que 0,25X da altura do pecíolo.

Observado em vista lateral. A medida foi tomada desde a base do dente até seu ápice.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

159. Metassoma, gáster, forma Gt1 0, delgado; 1, robusto.

Observado em vista dorsal. Esses estados se referem as proporções relativas entre as medidas de comprimento e largura de Gt1.

160. Metassoma, gáster, carenas dorsais de Gt1: 0, ausente; 1, presente.

O estado "0" (Fig. 72) aparece apenas nas UTO *A. bakeri*, *H. caerulea* e *H. cameroni*. Algumas vezes em "1" as carenas são extremamente curtas, ex. *H. alticornis* e *H. altispina* (Fig. 73A).

Citação: A primeira citação desse caráter foi de Crawford (1913), muitos outros autores o utilizaram em suas descrições.

161. Metassoma, gáster, Gt1, comprimento das carenas dorsais *vs.* **comprimento de Gt1:** 0, até 0,1; 1, entre 0,1 à 0,25; 3, acima de 0,25.

(Figs. 72, 73).

162. Metassoma, gáster, largura da área das carenas de Gt1: 0, tão larga quanto a superfície dorsal do pecíolo; 1, mais larga que a superfície dorsal do pecíolo.

Observado em vista dorsal. A área das carenas de Gt1 é formada pelo espaço que elas ocupam na superfície do esclerito. O estado "0" é caracterizado pela regularidade na largura dessa área, sendo sua largura equivalente ao da superfície dorsal do pecíolo (Fig. 73B). Em "1" a largura ocupada pelas carenas de Gt1 superam a da própria superfície dorsal do pecíolo (Fig. 73C).

163. Metassoma, gáster, Gt1, forma da margem da área posterior das carenas: 0, retilínea;1, convexa; 2, côncava.

(Figs. 73A 73B e 73C).

164. Metassoma, gáster, pilosidade lateral: 0, curta; 1, longa e delgada.

Em "0" a pilosidade lateral do gáster é no máximo tão longa quanto a do dorso do Mesossoma. Já em "1" ela é mais longa e delgada.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

165. Metassoma, gáster, hipopígeo, par de cerdas apicais: 0, ausente; 1, presente.

Observado em vista ventral. Essas cerdas se destacam das demais por seu maior comprimento.

Citação: Delvare & Copeland (2018).

166. Metassoma, gáster, bainha do ovipositor: 0, mais curta que o gáster; 1, mais longa que o gáster.

Bainha do ovipositor alongada é característica do nó entre H. cameroni e H. caerulea (Fig. 14).

ANÁLISE CLADÍSTICA

A análise realizada com novas tecnologias (NTS) e com pesagem implícita obtida através do algoritmo setk, onde K=10.24, recuperou uma árvore (Fig. A), com comprimento (L) de 770 passos (IC=24 e RI=76). Nela, o grupo interno teve suporte de reamostragem simétrica e de Bremer de 100 (Clado A). Nas análises com valor de K atribuídos de forma arbitrária, só houve mudança nas topologias acima de K=20. Porém, nessas árvores, as topologias dos principais clados (A, B, C e D) foram recuperados sempre da mesma maneira (Fig. B e C).

Na busca tradicional (TS) com pesagem (Fig. D), duas árvores igualmente parcimoniosas foram obtidas, com L=768 passos, IC=25 e RI=75 com topologia muito semelhante àquela da filogenia selecionada (Fig. A). Quanto aos resultados para TS com pesagem igual, 647 árvores foram recuperadas. A árvore gerada através de consenso estrito teve L = 815 passos, IC = 23 e RI = 74 (Fig. E).

Com base nos presentes resultados a análise com NTS, pesagem implícita e K=10.24 (Fig. A) foi escolhida para representar as relações internas da tribo, já que os principais clados foram recuperados em todas as análises e a utilização da pesagem via algoritmo reduz a margem de subjetiva no processo cladístico.

Assim, inferimos que a tribo é formada por quatro clados principais (A (B (C e D))), todos eles sempre foram recuperados com boa resolução e estabilidade, como será discutido a seguir.

CLADO A

O clado A reuniu todas as espécies da tribo Dirhinini consideradas neste estudo (Fig. A). Ele teve um alto índice de rearranjo simétrico e de Bremer (100/100 respectivamente). Além disso, foi suportado por doze sinapomorfias exclusivas: **1** - presença de chifres (caráter: estado = 4:1), **2** - borda inferior do escrobo mais larga que o diâmetro do tórulos (35:2); **3** - presença de cerdas clipiais alongadas (40:1); **4** - mandíbula exodonte (43:1); **5** - cavidade anterior da procoxa (77:1); **6** - presença de sulco mesodiscriminal na mesopleura (106:1); **7** - propódeo com carena anteromediana da aréola (134:1); **8** - aréola sublateral do propódeo plana (139:0); **9** - propódeo com dente espiracular (141:1); **10** - pecíolo com pelo menos quatro carenas dorsais (152:2); **11** - pecíolo mais alto que longo (155:1) e **12** - pecíolo com dente basoventral (156:1).

Além delas, outras três sinapomorfias não exclusivas: ocelo lateral com fossa lateral (24:1);
asa anterior com contorno apical simétrico (90:0) e 3 - metafêmur com pente de dentículos (125:1).

CLADO B

Esse clado é formado por uma única espécie, *Aplorhinus bakeri* Masi, 1924, e foi suportado por três autapomorfias exclusivas: **1**- limite entre anellus e F1 não evidente (29:1), **2**- mesossoma pouco piloso (64:0) e **3** - mesoescutelo com margem posterior projetada (115:2). Além delas, sete sinapomorfias não exclusivas: **1** – mesossoma com pilosidade curta, menor ou do diâmetro da fóvea (65:0); **2** - interstício das fóveas dorsais do colar pronotal tão ou mais largo que o diâmetro das fóveas (71:1), **3** - Asa anterior densamente pilosa (95:1); **4** – metatíbia com sulco tarsal até 0,25X o comprimento da metatíbia (128:0); **5** - metatíbia com linha de calos na superfície apical (132:1); **6** - aréola sublateral do propódeo com pilosidade esparsa (140:0); **7** – propódeo com carena latero-ventral (144:0).

CLADO C

Nele foram reunidas parte das espécies atualmente alocadas no gênero *Dirhinus*, mais precisamente, todas as espécies do subgênero *Dirhinus*, que foi proposto por Bouček & Narendran (1981). Esse clado foi recuperado com bons suportes de rearranjo simétrico e de Bremer (95/86 respectivamente) e também foi suportado por quatro sinapomorfias exclusivas: 1 - procoxa com carena latero-ventral externa mais fraca que a interna (81:0); 2 - mesepisterno inferior com sessão ventral da carena epicnemial escavada posteriormente (104:1); 3 - sulco mesodiscriminal profundo (107:1); 4 - elevação epicnemial ausente (110:0) e por três sinapomorfias não exclusivas: 1 - chifre frontal com chanfradura (8:1); 2 - labro mais longo que o clípeo (41:1) e 3 - mesepisterno com margem anterior acentuadamente sinuosa (100:1).

CLADO D

Esse clado reuniu as demais espécies até agora alocadas no gênero *Dirhinus*, particularmente aquelas que formam os subgêneros *Pareniaca* proposto por Bouček & Narendran (1981) e *Hontalia* de Bouček (1992). Nele também foram reunidas três espécies

alocadas no gênero *Eniacomorpha*, duas em *Pseudeniaca* e uma em *Youngaia*. Os suporte de reamostragem simétrica e de Bremer foram baixos (18/ 43 respectivamente), mas o clado teve duas sinapomorfias exclusivas: **1** - *hicria* com forma aguda (5:0) e **2** - margem interna da cavidade anterior da procoxa angulosa (78:1) e cinco sinapomorfias não exclusivas: **1** - chifre frontal com dente apical agudo (10:0); **2** - anellus mais longo que a metade do comprimento de F1 (30:1); **3** - depressão occipital estreita (51:0); **4** - ponte pós-genal com escultura costulada próximo da ponte hipostomal (57:1) e **5** - carena hipostomal sem processo ventral (61:0).

Considerações sobre alguns clados menores / ou internos A, C e D

A seguir são apresentados alguns clados internos aos principais (C e D) que se comportaram de maneira instável nas análises:

Em Dirhinus (clado C)

O clado M é composto por uma única espécie (D. sp. nov 18d). Na filogenia escolhida nesse estudo, ele aparece de forma basal dentro do clado C. Curiosamente esse clado não foi recuperado com nenhum suporte de rearranjo ou de Bremer e também com nenhuma sinapomorfia (Fig. A). Provavelmente essa situação ocorreu devido a quantidade de caracteres não aplicados para essa UTO, uma vez que a cabeça do espécime foi perdida. Em outras filogenias (Figs. B, C e D) a posição dessa UTO variou, no geral sendo recuperada num nó juntamente com D. sp. nov. 7d. Nesses casos esse nó foi suportado por uma sinapomorfia não exclusiva: proesterno com escultura predominantemente imbricada (75:1).

O clado S engloba diversos ramos menores (T, U, V, X e Y). Apesar de apresentar instabilidade na topologia entre as análises realizadas, esse clado foi recuperado na maioria dos casos. Ele não apresentou suportes para rearranjo ou Bremer, no entanto, foi sustentado em três sinapomorfias não exclusivas: dente apical do chifre frontal, em vista lateral, mais baixo ou até linha média do olho (11:0); tórulos não saliente em vista lateral (32:0) e asa anterior com formato deltoide (88:0).

O clado V reuniu 12 espécies (Fig. A), ele foi recuperado na maioria das vezes, mas teve suporte de rearranjo simétrico baixo (9) e nenhum de Bremer. Além disso, foi suportado

por uma sinapomorfia exclusiva: metatíbia com carena externa ao sulco tarsal (129:1), e por duas sinapomorfias não exclusivas: 1 - mesoscuto com interstício no lobo lateral mais largo que o do lobo mediano em algumas regiões (84:1) e **2** - metafêmur, dente basal: 0, indiferenciado; 1, diferenciado (126:1).

Em Hontalia (clado D)

No **clado I** foram agrupadas várias espécies de *Hontalia* ($\mathbf{K} + \mathbf{J}$). Esse clado teve suportes de rearranjo simétrico baixo e Bremer baixos (40 e 25 respectivamente). Além disso, teve cinco sinapomorfias não exclusivas: **1** - carena anterior do ocelo mediano contínua com as carenas internas das *hicrias* (21:0); **2** - acropleura sem lâmina apical (98:0); **3** - metatíbia com sulco tarsal até 0,25X o comprimento da metatíbia (128:0); **4** – metatíbia com linha de calos na superfície posterior (132:1) e **5** – hipopígeo sem par de setas apicais (165:0).

O clado K teve topologia variando em seus clados terminais conforme a análise empregada. Ele não apresentou suporte de rearranjo simétrico e de Bremer, mas foi recuperado com o suporte de duas sinapomorfias não exclusivas: **1** - carena anterior do ocelo mediano ausente (20:0) e **2** - carena paraescrobal curta, estendida até o dente subapical (27:0).

CONSIDERAÇÕES SOBRE A CLASSIFICAÇÃO

Os gêneros

Em todas as análises Dirhinini foi recuperada como agrupamento monofilético. No entanto, a estrutura atual da tribo, formada pelos gêneros *Aplorhinus*, *Dirhinus*, *Eniacomorpha*, *Pseudeniaca* e *Youngaia*, não corresponde exatamente a nenhuma das filogenias recuperadas nesse trabalho.

Assim, comparando a filogenia proposta aqui (Fig. A) com a classificação atual, apenas *Aplorhinus* (**clado B**) se mantém com o status inalterado.

Já o gênero Dirhinus (senso atual) foi recuperado como parafilético (clado C + D).

O **clado C**, foi recuperado em todas as análises com o mesmo conjunto de UTOs e bom suporte, sendo que as topologias recuperadas variaram pouco (Figs. A – E) apresentando, portanto, uma boa estabilidade. Por esse motivo, ele será tratado como gênero e já que este clado incluiria a espécie-tipo, ele conserva o nome de *Dirhinus*. O **clado D** reúne a maior diversidade morfológica da tribo. Ele sempre foi recuperado com as mesmas UTOs, muito embora tenha apresentado suporte menor e maior variação nas topologias entre as filogenias recuperadas (Figs. A–E) quando comparado a seu grupo irmão. Mesmo assim, como o clado foi sempre recuperado, demonstrando estabilidade, ele é proposto aqui como um gênero. Assim, apesar de incluir diversas espécies-tipos de outros gêneros de Dirhinini, o nome mais antigo relacionado a esse grupo é *Hontalia* Cameron, 1884, que tem revalidado, portanto, o seu status genérico. Os gêneros *Eniacomorpha*, *Pseudeniaca* e *Youngaia* sempre foram recuperados dentro de *Hontalia* e aqui serão tratados como sinônimos juniores deste último.

Por fim, as mudanças propostas aqui permitem uma melhor adequação da classificação para *Dirhinini* e contribui para o aprimoramento de seus limites morfológico.

Os subgêneros

Em relação aos subgêneros tratados atualmente na literatura. O subgênero *Dirhinus* teve limite definido por Bouček & Narendran (1981) com duas condições morfológicas: cabeça/chifre sem o dente subapical (13:0) e depressão frontal estreita (15:0), esses caracteres estão presentes em várias UTOs do clado C, mas não foram suficientes para recuperar nenhum grupo. Assim, o subgênero *Dirhinus*, tal qual como foi definido, se mostrou parafilético e fica portanto invalidado.

Em relação aos dois outros subgêneros de *Dirhinus* (senso atual), *Pareniaca* também foi recuperado como parafilético dentro do clado D. Já o subgênero *Hontalia* foi recuperado em todas as análises como monofilético e apesar de não apresentar um bom resultado para rearranjo simétrico e de Bremer foi suportado por várias sinapomorfias.

Como os clados C e D tiveram resolução interna parcialmente inconclusiva, já que houve instabilidade e baixo suporte em diversos nós, não é sugerido aqui a classificação em subgêneros.

Os grupos de espécies

As análises sugerem que alguns clados podem formar bons grupos de espécies, uma vez que eles sempre foram recuperados, apresentam um bom número de sinapomorfias e muitas vezes têm bons suportes de rearranjo simétrico e de Bremer. Além disso, existem correlações entre alguns dos resultados encontrados nesse trabalho com algumas propostas de grupos feitas por Delvare & Copeland (2018). Contudo, outros estudos são necessários para corroborar ou não com o aqui apresentado e, por isso, é feito aqui apenas um apontamento dos clados mais promissores para essa finalidade. Todos eles podem ser observados na Fig. A.

Em Dirhinus (clado C)

Neste gênero, uma sequência de clados monoespecíficos basais foram recuperados em conjunto como parafiléticos a um clado terminal mais diverso, são eles: **M** (sp. nov. 18d), **N** (*D*. sp. nov 13d), **O** (*D*. sp nov. 6d), **P** (*D*. sp. nov. 3d), **Q** (*D*. hesperidum) e **R** (*D*. pusillus). Estes clados foram recuperados em todas as análises como ramos específico e com conjuntos de sinapomorfias não exclusivas (de 3 a 9 sinapomorfias).

No **clado** U foram reunidas duas *D. reticulatus e D. texanus*. Esse grupo foi recuperado em todas as análises, teve suporte de rearranjo simétrico baixo (34) e nenhum de Bremer. O grupo também foi suportado por uma sinapomorfia exclusiva.

No **clado T** foram reunidas duas espécies novas (D. sp nov 5d e D. sp nov 17d). Esse grupo foi recuperado em todas as análises, obteve ótimos suportes e uma considerável quantidade de sinapomorfias. As duas espécies desse clado apresentam corpo muito achatado.

No **clado X** foram agrupadas as espécies *D. himalayanus*, *D. claviger e D. wohfahrtiae*. Esse clado foi recuperado em todas as análises com ótimo suporte. Delvare & Copeland (2018) que proporam, baseados em alfataxonomia, dois grupos de espécie *himalayanus* e *claviger*. No caso de *claviger*, esses autores apontaram as condições: ápice da clava truncado (31:1) e o chifre frontal relativamente largo com ápice alargado (5:2). Já para o grupo *himalayanus*, citaram como condições: a ausência de pilosidade em Rs (94:0), chifres muito largos; presença de chanfradura no ápice do chifre frontal (8:1) e superfície dorsal do pecíolo inclinada (149:1). Assim, os resultados indicam *himalayanus* como grupo irmão do nó formado por *claviger* e *wohfahrtiae* o que corrobora com a proposta dos autores, muito embora seja necessária uma análise da necessidade dos dois grupos e não de apenas um deles associado ao clado **X**. Já o **clado Y** agrupou sete espécies, entre elas *D. anthracia* e *D. giffardii*. Esse clado foi recuperado em todas análises, muito embora com suporte de reamostragem simétrica fraco (22). Assim, os resultados encontrados aqui corroboram com a proposta de Delvare & Copeland (2018) para o grupo de espécies *anthracia*.

Em Hontalia (clado D)

O **clado E** agrupou as duas espécies de *Pseudeniaca* (senso atual). Ele foi recuperado em todas as análises com bom suporte de rearranjo simétrico e com várias sinapomorfias.

Já o **clado F** reuniu as três espécies de *Eniacomorpha* (senso atual). Os suportes de reamostragem simétrica e Bremer foram baixos (respectivamente 4/33), mas o clado foi suportado por quatro sinapomorfias não exclusivas.

Clados G e **H** formaram uma sequência de clados monoespecíficos (**G** - *D*. sp. nov 14d e **H** -*H*. *bakeri*).que foram recuperados em conjunto como parafiléticos a um clado terminal mais diverso. Estes clados foram recuperados em todas as análises como ramos específicos e com conjuntos de sinapomorfias não exclusivas (de 7 a 6 respectivamente).

O **clado J** foi sempre recuperado nas análises e agrupou as espécies do subgênero *Hontalia* (senso atual). Apresentou os suportes de reamostragem simétrica e Bremer de (77, 42 respectivamente) sendo suportado por três sinapomorfias exclusivas e nove sinapomorfias não exclusivas.

No **clado L** foram agrupadas oito espécies, entre ela *H. spinosa*, que sempre foi recuperada juntamente com *H.* sp. nov. 6m num nó suportado por cinco sinapomorfias não exclusivas. O **clado L** teve reamostragem simétrica e Bremer de (38, 42 respectivamente) e foi suportado por dez sinapomorfias não exclusivas.

NOVOS LIMITES GENÉRICOS

Os resultados cladísticos aqui apresentados permitem reorganizar a classificação da tribo em agrupamentos naturais que sejam representados por gêneros. Assim, abaixo é apresentada uma proposta de classificação dos gêneros da tribo, com as respectivas redescrições, listas de sinônimos e comentários.

Gênero Aplorhinus Masi, 1924

Aplorhinus Masi, 1924: 245. Aplorhinus bakeri, Masi Holótipo; por monotipia.

DESCRIÇÃO: Corpo, iridescência ausente; pilosidade dorsal do prateada.

<u>Cabeça</u>: um par de chifres, dorsalmente fundidos (Fig.19); em vista lateral; ápice do chifre frontal mais alto que a linha média do olho; dente subapical ausente; área interantenal muito elevada (Fig. 42); antena, anellus mais curto ou equivalente à metade do comprimento de F1; carena pré-orbital presente; clípeo com cerdas laterais longas.

<u>Mesossoma</u>: Pro e mesonoto glabros e com interstício mais amplo/maior que o diâmetro das fóveas; fóveas rasas (Fig.60). Asa anterior amarelada, deltoide; célula marginal glabra. Mesoescutelo convexo, muito projetado posteriormente, ultrapassando a borda anterior da aréola mediana do propódeo; faixa mediana afoveada ausente. Mesepisterno com margem anterior acentuadamente sinuosa. Metacoxa retangular, face externa plana; pilosidade ventral pouco densa. Metafêmur com dente basal forte, 2–4x tão alto quanto os dentículos posteriores. Metatíbia com sulco tarsal no máximo 0,25X tão longa quando a tíbia; carena externa ausente; face externa levemente convexa. Propódeo com carena anteromediana da aréola irregular, incontínua com a carena posteromediana; aréola sublateral glabra ou com pilosidade esparsa.

<u>Metassoma</u>. Pecíolo mais alto que longo; face dorsal plana; margem dorsal anterior não emarginada, com quatro ou mais carenas dorsais de mesma proporção; dente basoventral no máximo 0,25x a altura do pecíolo. Gáster com pilosidade lateral curta. Gt1 sem carenas dorsais. Bainha do ovipositor curta.

DISTRIBUIÇÃO: Indonésia.

COMENTÁRIOS: Foram recebidas amostragens da fauna de Dirhinini da região Oriental, inclusive da região onde o tipo de *Aplorhinus* foi coletado, mas infelizmente nenhum outro

espécime do gênero foi coletado. O tipo se encontra montado em cartão e energicamente colado, aparentemente numa resina, o que inviabilizou a observação de boa parte região ventral do meso e metassoma. Apesar de várias tentativas, não houve sucesso na diluição do produto e no intuito de preservar o exemplar não houve insistência no processo. Alguns caracteres importantes não puderam, portanto, ser codificados, em especial aqueles localizados na região posterior da cabeça (vistos apenas com a separação dessa do corpo).

Gênero Dirhinus Dalman, 1818

Dirhinus Dalman, 1818: 75. *Dirhinus excavatus*, Dalman Holótipo; por monotipia. *Dirhinoides* Masi, 1947: 49-50. *Dirhinus pachycerus* Masi, 1927 Holótipo; por designação original.

Eniaca Kirby, 1883: 54-57. *Chalcis cornigera*, Jurine, 1807; por designação original. *Eniacella* Girault, 1913:35. *Eniacella rufricornis* Girault; por designação original.

DESCRIÇÃO: Corpo, preto, com pilosidade dorsal do mesossoma prateada.

<u>Cabeça</u>: com um par de chifres frontais (Fig. 13), em vista dorsal arqueados, geralmente com chanfradura (Fig. 01); pilosidade da *hicria* espessa, tendendo a delgada próximo do ápice do chifre; carena externa da *hicria* mais baixa que a interna; fossa latero-ocelar presente, mais estreito que o diâmetro das fóveas, não emarginada; dente subapical ausente (Fig. 13); carena paraescrobal contínua, estendida do ápice do chifre frontal ao tórulos (Fig. 28); antena com anellus mais curto ou equivalente à metade do comprimento de F1; a borda inferior do escrobo, forma retilínea (Fig. 28); carena tórulos - clipeal presente (Fig. 28); labro mais longo que o clípeo; mandíbula mais longa que a face inferior; dente externo visível em vista frontal, posicionado ao lado do dente médio; Cabeça, vértice, forma escavado imediatamente atrás dos ocelos laterais; carena occipital presente; depressão occipital ampla, totalmente liso e brilhoso (Fig. 47); carena ponte hipostomal presente; carena hipostomal com processo ventral mais longo que o ângulo genal posterior.

<u>Mesossoma</u>: colar pronotal com calosidade lateral do pronoto ausente; tubérculo mediano ausente; pescoço pronotal com margem anterior curva (Fig. 51A); procoxa, margem interna da cavidade anterior da procoxa suavemente inclinada (Fig. 76); procoxa com carena latero-ventral externa mais fraca que a interna; prepecto com dente medioventral muito inclinado posteriormente. Mesossoma, prepecto, ápice do dente medioventral emarginado; acropleura com lâmina apical presente; margem anterior do mesepisterno pouco sinuosa; mesepisterno

inferior mais curto do que o maior comprimento da mesocoxa; em vista ventral, com sessão ventral da carena epicnemial escavada posteriormente; sulco mesodiscriminal profundo, com bordas mais ou menos paralelas (Fig. 76 e 55); elevação epicnemial ausente (Fig. 55); plataforma metapleural, seção posterior dos lobos emparelhados da borda posteroventral elevada em relação ao restante do tegumento do metaesterno; carena transversa aos lobos emparelhados presente; metatíbia sem linha de calos na margem posterior; metepisterno com projeção posterior.

<u>Metassoma</u>: pecíolo mais largo que longo e mais alto que longo; hiypopygium com par de setas apicais; bainha do ovipositor curta.

DISTRIBUIÇÃO: cosmopolita.

COMENTÁRIOS: Três grupos de espécies para Dirhinus foram propostos alfataxonomicamente por Delvare & Copeland (2018), são eles: ehrhorni, inflexus e quadrhinus que englobam um conjunto restrito de espécies. Foram realizadas algumas simulações com os caracteres disponibilizados por esses autores e os resultados foram compatíveis para grupo quadrhinus. Os caracteres sugeridos como sinapomorfias para o grupo ehrhorni (como asas muito esfumaçadas com regiões hialinas (87:3), fileira de cerdas muito próximas da veia marginal e dente basoventral do pecíolo na forma de gancho aparecem nas análises como muito homoplásticos, sendo que estes dois últimos foram retirados da matriz final por serem pouco elucidativos. Situação semelhante ocorre com o grupo inflexus, que teve o caráter "esfumaçamento da célula marginal" retirado da matriz pelo mesmo motivo. Já o afinamento gradual do chifre e o epicnêmio posteriormente elevado com sulco mesodiscriminal bastante estreito, são estados que se apresentaram como uma sinapomorfias para todo o clado D. Sendo assim, devido a incongruências dos resultados desses autores com os analisados aqui e, até, o aparecimento de uma filogenia com melhor resolução, não é justificável a manutenção dos grupos de espécie ehrhorni, inflexus.

Gênero Hontalia Cameron, stat. rev.

Hontalia Cameron, 1884. *Hontalia caerulea* Cameron, 1884: 113. Holótipo ♀; por designação original.

Dirrhinoidea Girault, 1912. Dirrhinoidea maculata, Girault, 1912:165; por designação original.

Eniacomorpha Girault, 1915. *Eniacomorpha vultur* Girault, 1915: 365; por monotipia e designação original.

Pseudeniaca Masi, 1936. *Pseudeniaca lyncae* Masi, 1936:126-128; por designação original. **syn. nov.**

Youngaia Bouček, 1974. Youngaia spinosa Bouček, 1974:330-331; por monotipia. Syn. nov.

DESCRIÇÃO: corpo preto, mas algumas espécies apresentam iridescência; pilosidade dorsal prata ou cúprea.

<u>Cabeça</u>: chifres frontais agudos em vista dorsal, sem chanfradura, com dente apical, de forma aguda (Fig. 02); pilosidade da *hicria* espessa, tendendo a delgada próximo do ápice do chifre; em vista lateral com ápice mais alto que a linha média do olho; levemente arqueado em vista ventral com ápices separados por uma largura maior que a da base do escrobo logo à frente dos tórulos; dente subapical presente na maioria das espécies (Fig. 12), algumas podem tê-lo muito reduzido ou mesmo ausente; depressão frontal mais larga que mais larga que o chifre (Fig. 02); ocelo mediano separado da carena lateral por uma fossa ou por uma linha de fóveas; antena com anellus mais longo que a metade do comprimento de F1 borda inferior do escrobo presente; borda inferior do escrobo, forma curvilínea (forma de U) (Fig. 29); labro no máximo tão longo quanto o clípeo, glabro ou pouco piloso; mandíbula no máximo tão longa quanto a face inferior; dente médio com ápice agudo; dente externo posicionado atrás do dente médio, não visível em vista frontal; carena occipital ausente; depressão occipital estreita (Fig. 46); carena hipostomal sem processo ventral.

<u>Mesossoma</u>: pescoço pronotal com margem anterior retilínea; cavidade anterior da procoxa (com margem interna da angulosa; sessão ventral do mesepisterno inferior com carena epicnemial projetada anteriormente (Fig. 56); sulco mesodiscriminal presente, raso; de forma ovalar(pit) ou de gota (Fig. 11); elevação epicnemial presente (Fig. 57); plataforma metapleural com seção posterior dos lobos emparelhados da borda posteroventral não elevado em relação ao restante do tegumento do metaesterno; carena transversa dos lobos emparelhados da borda posteroventral ausente na maioria das espécies (Fig. 58); metatíbia sem carena externa, linha apical de calos na margem posterior presente na maioria das espécies (Fig. 65).

<u>Metassoma</u>: pecíolo com superfície dorsal plana, margem dorsal anterior não emarginada, sem cerdas na margem anterior; bainha do ovipositor na maioria das espécies curta, porém em algumas espécies neotropicais como *H. caerulea* pode ser muito longo (1,15x tão longo quanto o gáster) (Fig. 14).

DISTRIBUIÇÃO: Cosmopolita.

COMENTÁRIOS: Alguns caracteres que se apresentam como sinapomorfias não exclusivas e apresentam variações interessantes são: o dente apical do chifre frontal que é agudo na maioria das espécies do clado D é espatular em *H*. sp. nov. 5m (10:1); presença de dente subapical é um caráter que requer atenção já que em algumas espécies ele é muito reduzido e de difícil visualização (ex. *H*. sp. nov. 14d, *H*. sp. nov. 8m e em *H. maculatus*), em outras vezes ele estão ausentes, como *H. lyncae e H. schultessi* (13:1), portanto, apesar de ser, classicamente, um dos caracteres mais usados para separação de táxons em *Dirhininni* demonstrou não ser tão preciso quanto esperado; a razão entre a largura do chifre vs da depressão frontal (15:1) onde a *H. sp.* nov. 4m tem o chifre tão largo quanto a depressão frontal, estado incomum em *Hontalia* e o comprimento do anellus vs F1 (30:1) onde *H. spinosa* e *H. maculatus* tem anellus mais curto ou tão longo quanto a metade do comprimento de F1.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Alguns trabalhos morfológicos importantes foram realizados com a tribo, a maioria deles sobre *Dirhinus*, e merecem destaque, como: Habu (1960), Bouček & Narendran (1981) e recentemente Delvare & Copeland (2018). Neles estruturas morfológicas importantes foram descritas e nomeadas.

Quanto a distribuição dos gêneros, a maior diversidade de *Hontalia* está no Novo Mundo. Já *Dirhinus* tem distribuição mais ampla, no entanto, uma interessante diversidade parece ocorrer na região Etiópica, como aquela evidenciada por Delvare & Copeland (2018), que encontraram indivíduos com até quatro chifres frontais definidos por esses autores como pertencentes ao grupo de espécie *quadrirhinus*. A presença desse par adicional de chifres parece se relacionar com o chanfradura entre as carenas interna e externa da *hicria*, como discutido aqui no caráter 8, e que está presente na maior parte das espécies de *Dirhinus*.

Outro ponto de destaque em relação a diversidade da tribo está na região Oriental, onde duas espécies peculiares (*H. altispina* Bouček & Narendran, 1981 e *H. alticornis* Masi, 1927) possuem padrão corporal semelhantes as demais espécies do clado **J**, que são neotropicais, indicando ou uma forte convergência evolutiva ou algum padrão de distribuição biogeográfica ainda inexplorada pela ciência.

Ao longo do desenvolvimento do trabalho foram percebidas dificuldades comuns entre os autores que se dispuseram a estudar o grupo. Um exemplo disso foi determinar o limite específico de algumas espécies que possuem variabilidade morfológica sutis, mas consideráveis, como em *D. anthracia e D. giffardii*, duas importantes espécies usadas em programas de controle de pragas. Nelas, caracteres como quantidade de sensórios dos quatro primeiros segmentos funiculares, quantidade de cerdas no dorso do pecíolo, entre outros, têm grande variação. Assim, tomando por base o material estudado e que está relacionado a essas espécies, nota-se uma grande confusão taxonômica, tanto nos trabalhos descritivos, como naqueles relacionados a organização e identificações dos espécimes para as coleções entomológicas. Ao cruzar esses dados e compara-los com a quantidade de hospedeiros relacionados a *D. anthracia* (25 hospedeiros primários de três ordens de insetos diferentes) e outros tantos para *D. giffardii*, nota-se aí, um possível grupo de espécies crípticas que vem causando grande confusão entre os taxonomistas. Portanto, é necessário, além o aprimoramento do conhecimento morfológico, a aplicação dos preceitos da taxonomia integrativa com o intuito de elucidar melhor casos assim.

REFERÊNCIAS

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–XII, 225–551.

BOUČEK, Z. 1974. On some Chalcididae and Pteromalidae (Hymenoptera), with descriptions of new genera and species from Africa and one species from Asia. Journal of the Entomological Society of Southern Africa, 37(2): 327–343.

BOUČEK, Z. 1992. The New World genera of Chalcididae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 53, 49–117.

BOUČEK, Z. & NARENDRAN, T.C. 1981. Indian chalcid wasps (Hymenoptera) of the genus *Dirhinus* parasitic on synanthropic and other Diptera. **Systematic Entomology.** 6: 229–251.

BURKS, B.D. 1936. The Nearctic Dirhinini and Epitranini (Hymenoptera, Chalcididae). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, Washington. 22:283–287.

BURKS, B.D. 1947. Nearctic species of the genus *Dirhinus* (Hymenoptera - Chalcidoidea). **Proceedings of the Entomological Society of Washington.**49(5):136–140.

CAMERON, P. 1884. Fam. Chalcididae. [continued]. **Biologia Centrali-Americana. Insecta. Hymenoptera (Families Tenthredinidae-Chrysididae).** 1: 97–120.

CAMERON, P. 1888. Descriptions of one new genus and some new species of parasitic Hymenoptera. **Proceedings of the Manchester Literary & Philosophical Society.** 26:117–136.

CAMERON, P. 1912. On a collection of parasitic Hymenoptera (chielfy bred) made by Mr. Walter W. Froggatt F.L.S., in New South Wales, with descriptions of new genera and species. Part ii. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales.** 36:636-655

CRAWFORD, J.C. 1913. Descriptions of new Hymenoptera. No 7. Proceedings of the United States National Museum. 45: 309–317.

DALMAN, J.W. 1818. Några nya Genera och Species af Insecter beskrifna. **Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar.** 39: 69–89.

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. http://biodiversity.uno.edu/delta/.

DELVARE, G. 1988. Some important morphological features of the Chalcidini (Hymenoptera: Chalcididae) and their implications in the classification of the tribe. Advances in Parasitic Hymenoptera Research: Proceedings of the Second Conference on the Taxonomy and Biology of Parasitic Hymenoptera, Gainsville, November 1987. :25-64 (Ed: Gupta, V.K.) E.J. Brill, Leiden, Netherlands.

DELVARE, G. 1992. A reclassification of the Chalcidini with a checklist of the New World species, *Memoirs of the American Entomological Institute*, 53, 119–441.

DELVARE, G. & COPELAND, R. S. 2018. Four-horned wasps, description of some remarkable *Dirhinus* (Hymenoptera, Chalcididae) from Kenya, with a discussion of their taxonomic placement. **Zootaxa.** 3: 301–349.

DELVARE, G., COPELAND R.S. & TANGA, M.C. 2019. Description of *Eniacomorpha hermetiae* Delvare sp. n. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Chalcididae) a pupal parasitoid of *Hermetia illucens* (L.) (Diptera, Stratiomyidae), and a potential threat to mass production of the fly as a feed supplement for domestic animals. **Zootaxa**. 4638 (2): 237–254

GIRAULT, A.A. 1912. New chalcidoid genera and species from Paraguay. Archiv für Naturgeschichte (A). 78(9):160–177.

GIRAULT, A.A.1913. A few new chalcidoid Hymenoptera Hymenoptera from Queensland, Austrália. Bulletin of the Wisconsin Natural History Society (new series). 11: 35–48.

GIRAULT, A.A. 1915. Austrálian Hymenoptera Chalcidoidea - XIV. The family Chalcididae with descriptions of new genera and species. **Memoirs of the Queensland Museum.** 4: 314–365.

GOLOBOFF, P.A. & FARRIS, J.P. 2001. Methods for quick consensus estimation. **Cladistics**, 17, 26–34.

GOLOBOFF, P., FARRIS, J. & NIXON, K. 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. **Program and documentation**. Disponível em www.zmuc.dk/public/phylogeny.

GOLOBOFF, P.A. & CATALANO, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, 32, 3, 221–238.

HABU, A. 1960. A revision of the Chalcididae (Hymenoptera) of Japan with description of sixteen new species. **Bulletin of National Institute of Agricultural Sciences, Tokyo (C)** 11: 131–363.

HARRIS, R.A. 1979. A glossary of surface sculpturing. **Occasional Papers in Entomology**, Bekerley. 28: 1–31.

HERATY, J. M., *et al.* 2013. A phylogenetic analysis of the megadiverse Chalcidoidea (Hymenoptera). **Cladistics**, v. 29(5):1–77p.

KIRBY, W.F. 1883. On the genera of the subfamily Chalcidinae, with synonymic notes and descriptions of new species of Leucospidinae and Chalcidinae. **Journal of the Linnean Society** (**Zoology**). 17:53–78.

MASI, L. 1924. Nuove genere di Chalcididae affine al *Dirhinus*. **Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria.** Genova. (3) 10(50):244–248.

MASI, L. 1927. Contributo alla conoscenza dei Dirhinini orientali (Hym. Chalc.). **Eos. Revista Española di Entomologia.** Madrid. 3(1):29-48

MASI, L. 1936. Chalcidinae raccolte del dott. Alberto Mochi nell'Eritrea (Hymen.). Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova. 59(14):118–135

MASI, L. 1937. A new Dirhinus from Japan (Hymenoptera). Mushi 10(2):103-104

MASI, L. 1939a. Descrizione di una nuova specie di *Pseudeniaca* (Hymen. Chalcididae). **Bollettino della Società Entomologica Italiana 71(5)**:96–98

MASI, L. 1939b. Descrizione di un nuovo *Dirhinus* in Cipro con note sulle specie paleartiche del genere (Hymen. Chalcididae). **Bollettino della Società Entomologica Italiana 71(8)**:166–168

MASI, L. 1947. Nuovo contributo all conoscenza dei Dirhinini (Hymen. Chalc.). **Eos. Revista Española di Entomologia.** 23:39–78.

NARENDRAN, T.C. & ACHTERBERG, C. VAN 2016. Revision of the family Chalcididae (Hymenoptera, Chalcidoidea) from Vietnam, with the description of 13 new species. **Zookeys** 576:1-202

NIXON, K.C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.

NOYES, J.S. 2020. Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids.

SERENO, P.C. (2007) Logical basis for morphological characters in Phylogenetics. Cladistics, 23: 565–587.

SILVESTRI, F. 1913. Viaggio in Africa per cercare parassiti di mosche dei frutti. **Bollettino** del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della R. Scuola Superiore d'Agricoltura, Portici.8:1–164.

YODER M.J., MIKÓ I., SELTMANN K.C., TERTONE M.A., DEANS A.R. 2010. A Gross Anatomy Ontology for Hymenoptera. **PLoS ONE** 5 (12): e15991.

MATRIZ DE CARACTERES

Hockeria bifasciata 1000??????????0000?0?100?211110?001?10100????10001001111011112001100000?00? 0120?001200100??01111000?000???1111000????0001010???1010???0110????00???0??1?0 ??10???000

Epitranus erythrogaster

Epitranus sp2

Epitranus ferrugineus

Epitranus sp4

Acanthochalcis unispinosa

???001

Aplorhinus bakeri

20?0??100000?01101111010010111??1011?00?0?0111100?11010111001010??1101020111 0010???010

Dirhinus anthracia

Dirhinus auratus

Dirhinus claviger

1001100111110?01001101110011100010211?0111110?11011110010001101121111011000 11011011210000100?01001101011?11010111001010111?2110001011001011210 0201110011210110

Dirhinus dives

Dirhinus giffardii

Dirhinus hesperidum

Dirhinus himalayanus

Dirhinus pusilus

Dirhinus reticulatus

Dirhinus texanus

Dirhinus wohfahrtiae

Dirhinus sp. nov. 3d

Dirhinus sp. nov. 4d

Dirhinus sp. nov. 5d

Dirhinus sp. nov. 6d

Dirhinus sp. nov. 7d

Dirhinus sp. nov. 13d

Dirhinus sp. nov. 14d

Dirhinus sp. nov. 17d

Dirhinus sp. nov. 18d

Dirhinus sp. nov. 19d

Dirhinus sp. nov. 22d

Dirhinus alticornis

Dirhinus altispina

Dirhinus bakeri

Dirhinus buscki

Dirhinus caerulea

Dirhinus cameroni

Dirhinus kirbyi

Dirhinus maculatus
Eniacomorpha hermetiae

Eniacomorpha madagascarensis

Eniacomorpha vultur

Dirhinus ruficornis

Dirhinus schwarzi

Dirhinus sp. nov. 1m

Dirhinus sp. nov. 2m

74

Dirhinus sp. nov. 8m

0201010011100010

Dirhinus sp. nov. 6m 0201010111211010

Dirhinus sp. nov. 12m 0110210101100000

Dirhinus sp. nov. 11m 111111100011110110101100012100102110?10000000110110?00?110110000010011012010110210101100000

Dirhinus sp. nov. 5m 110010101200000

Dirhinus sp. nov. 4m 0110210101101000

0110210101100010

Dirhinus sp. nov. 13m

Pseudeniaca lyncaea

Pseudeniaca schultessi

Youngaia spinosa



Figuras 1-6: 1 - *D. anthracia* hieria em vista dorsal (CEH - carena externa da *hieria*, CIH - carena interna da hieria, HIC - *hieria*,). **2** - *H. ruficornis* cabeça vista dorsal (DEF - depressão frontal) **3** - *H. madagascarensis* - vista lateral da cabeça (AGP - ângulo genal posterior) . **4** - *H. bakeri* vista posterior da cabeça (OCP - Occipício, VTC - vértice). **5** - **6**. *D. texanus* vista posterior da cabeça (DOC - depressão occipital, CHP - carena hpostomal, CPH - carena ponte hipostomal, PPG - ponte pós genal), vista posterior da mandíbula



Figuras 7-11: 7 – *H. kirbyi* propódeo (CAM – carena anteromeriana do propódeo, CPM – carena posteromediana do propódeo, CSL – carena sublateral, DEP – dente espiracular do propódeo, ASb-PRP - aréola submediana do propódeo, AS1 – PRP - aréola sublateral do propódeo, ASp – PRP - aréola supramediana do propódeo). **8** – *H. ruficornis* propódeo/ pecíolo em vista lateral (CAS - carena externa da aréola sublateral do propódeo, CLP - carena latero-ventral do propódeo). **9** – *H. caerulea* metepisterno em vista posterior (LEP – lóbos emparelhados da borda posteroventral, CvP-LEP – cavidade posterior dos lóbos emparelhados da borda posteroventral, CrT-LEP – carena transversa dos lóbos emparelhados da borda posteroventral). **10** – *D.* sp nov 18d - mesossoma em vista frontal (SMD - sulco mesodiscriminal). **11** – *H.* sp nov 01 m – mesossoma em vista frontal (EEP - elevação epicnemial).



Figuras 12-17: 12 - *H. kirbyi* hábito lateral. **13 e 15** – *D. texanus* hábito lateral, mesossoma em vista dorsal. **14** - *H. cameroni* hábito lateral. **16** – *H.* sp nov 6m mesossoma em vista dorsal. **17** - *H.caerulea* cabeça em vista dorsal



Figuras 18-23: **18** – *D. texanus* cabeça em vista dorsal. **19** - *A. bakeri* cabeça em vista diagonal. **20** – *D. claviger* cabeça em vista dorsal. **21** - *D. dives* cabeça em vista dorsal. **22** - *D. anthracia* – detalhes da *hicria*. **23** - *H.* sp nov 6m cabeça em vista diagonal



Figuras 24-29: 24 – *D. texanus* cabeça em vista lateral. **25** – *H. cameroni* cabeça em vista diagonal. **26** – *D.* sp nov 3d cabeça em vista lateral. **27** – *A. bakeri* cabeça em vista ventral. **28** – *D. himalayanus* cabeça em vista ventral. **29** – *H. caerulea* cabeça em vista ventral



Figuras 30-35: 30 – *D. texanus* cabeça em vista ventral. **31** – *H. maculatus* cabeça em vista lateral. **32** – *H. cameroni* – cabeça em vista lateral. **33** – *D.* sp nov 6m cabeça em vista dorsal. **34** – *D. auratus* cabeça em vista dorsal. **35** – *H.* sp nov 5m cabeça em vista dorsal



Figuras 36-41: 36 - *H. madagascarensis* cabeça em vista frontal. **37** – *H.bakeri* cabeça em vista frontal. **38** – *D. texanus* detalhes do triângulo ocelar. **39** – *H.* sp nov 9m cabeça em vista dorsal. **40** – *H.* sp nov 6m cabeça em vista dorsal. **41** – *H. kirbyi* cabeça em vista dorsal



Figuras 42-47: 42 – *A.bakeri* detalhe da área interantenal. **43** – *H. alticornis* detalhe da área interantenal. **44** – *D. texanus* mandíbulas. **45** – *H. bakeri* mandíbulas. **46** – *H. kirbyi* cabeça em vista posterior, pós-occipício. **47** – *D. texanus* cabeça em vista posterior, pós-occipício



Figuras 48-53: 48 - *H*. sp nov 1m cabeça vista posterior. **49** – *D*. sp nov 19d cabeça vista posterior. **50** – *H*. *cameroni* (A) e *H*. *ruficornis* (B) em vista posterior da cabeça . **51** – *D*. sp nov 21d (A) e *H*. *caerulea* (B) pescoço pronotal. **52** – *H*. sp nov 6m mesopleura em vista lateral. **53** – *D*. sp nov 20d mesopleura em vista .lateral



Figuras 54-59: 54 – *H. caerulea* vista ventral do mesossoma. **55** – *D. reticulatus* vista ventral do mesossoma. **56** – *H. schwarzi* mesepisterno inferior. **57** – *H. caerulea* mesepisterno inferior. **58** – *H. maculatus* metasterno vista ventral. **59** - *D. reticulatus* metasterno vista ventral.



Figuras 60-65: 60 - *A. bakeri* mesossoma em vista dorsal. **61** – *H. spinosa* mesoescutelo em vista lateral. **62** - *D.* sp nov 17d mesossoma em vista diagonal. **63** – *H.* sp nov 6m mesossoma em vista lateral. **64** - *D.* sp nov 18d metacoxa em vista interna. **65** - *H.* sp nov 6m metacoxa e metatíbia em vista interna



Figuras 66-71: 66 – *D. wohlfahrtiae* metafêmur vista ventral (CIM - carena interna da metatíbia, CEM - carena externa da metatíbia). **67** – *D.* sp. nov. 23d metafêmur vista ventral. **68** – *D. texanus* propódeo vista dorsal. **69** – *H. kirbyi* propódeo vista dorsal. **70** – *H. cameroni* pecíolo vista lateral (A), *H. altcornis* pecíolo em vista ventral, destaque para o par de dentes basoventrais (B) . **71** – *H. ruficornis* pecíolo vista lateral



Figuras 72-77: 72–*H. caerulea* gaster em vista dorsal . **73** – Detalhes do metassoma em vista dorsal (A – *H.* sp nov 2m, B – *H.* sp nov 1m, C – *D. himalayanus*). **74** – *H.* spnov 6m detalhes da procoxa (**RVP** – ruga ventral da procoxa, **CLE** – carena lateroventral externa da procoxa, **CLI** – carena lateroventral interna da procoxa). **75** – *D.* spnov 18d detalhes da procoxa . **76** – *D. reticulatus* mesosoma vista ventral. **77** – *H. ma*– *culatus* vista ventral do mesepisterno



Figuras 78-80: Detalhes da asa anterior. 78 – H. sp nov 8m. 79 – H. maculatus. 80 - H. caerulea



Fig. A. Filogenia de Dirhinini. Árvore obtida através de NTS, com pesagem K= 10.239, L = 770 e CI = 24 RI = 76. Os números correspondem ao suporte simétrico/ Bremer. Círculos preenchidos correspondem a sinapomorfias e os não preenchidos as homoplasias.



Fig. B. Filogenia de Dirhinini. Árvore mais parcimoniosa obtida através de busca em NTS com pesagem implícita onde k = 20, onde L = 765 passos, IC=24 e RI=76.



Fig. C. Filogenia de Dirhinini. Árvore mais parcimoniosa obtida através de busca em NTS com pesagem implícita onde k = 40, onde L = 765 passos, IC=24 e RI=76.



Fig. D. Filogenia de Dirhinini. Busca em TS com pesagem implícita K = 10.24, com L = 768, CI = 24 e RI = 76.



Fig. E. Filogenia de Dirhinini. Busca em TS com pesagem igual. Consenso estrito de 647 arvores L=815, CI = 22 e RI = 74.

| | Táxon | Sexo analisado | Distribuição |
|----|---------------------------|----------------|----------------------|
| GI | Acanthochalcis unispinosa | F | Neártica e Oriental |
| GE | Epitranus erythrogaster | F | Oriental |
| GE | Epitranus ferrugineus | F | Australiana e |
| GE | Epitranus sp2 | F | Oriental Oriental |
| GE | <i>Epitranus</i> sp4 | F | Oriental |
| GE | Hockeria bifasciata | F | Paleártica |
| GI | Aplorhinus bakeri | F | Oriental |
| GI | Dirhinus alticornis | F | Oriental |
| GI | Dirhinus altispina | F | Oriental |
| GI | Dirhinus anthracia | F | Cosmopolita |
| GI | Dirhinus auratus | F | Oriental |
| GI | Dirhinus bakeri | F | Oriental |
| GI | Dirhinus buscki | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus caerulea | F | Neotropical |

Tabela 1. Lista de UTOs utilizadas nesse trabalho e suas respectivas distribuições geográficas.Acronímias: GE = grupo externo, GI = grupo interno.

Tabela 1. Continuação.

| | Táxon | Sexo analisado | Distribuição |
|----|------------------------|----------------|------------------------------------|
| GI | Dirhinus cameroni | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus claviger | F | Etiópica e Oriental |
| GI | Dirhinus dives | F | Oriental |
| GI | Dirhinus giffardii | F | Cosmopolita |
| GI | Dirhinus hesperidum | F | Paleártica |
| GI | Dirhinus himalayanus | F | Oriental e Paleártica |
| GI | Dirhinus kirbyi | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus maculatus | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus pusilus | F | Australiana e |
| GI | Dirhinus reticulatus | F | Oriental Neotropical |
| GI | Dirhinus ruficornis | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus schwarzi | F | Neártica e |
| GI | Dirhinus texanus | F | Neotropical Neártica e |
| GI | Dirhinus wohfahrtiae | F | Neotropical Etiópica e Oriental |
| GI | Eniacomorpha hermetiae | F | Etiópica |

| | Táxon | Sexo | Distribuição |
|----|------------------------------|------|--------------|
| GI | Eniacomorpha madagascarensis | F | Etiópica |
| GI | Eniacomorpha vultur | F | Australiana |
| GI | Pseudeniaca lyncaea | F | Etiópica |
| GI | Pseudeniaca schultessi | М | Etiópica |
| GI | Youngaia spinosa | F | Etiópica |
| GI | Dirhinus sp. nov. 1m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 2m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 3d | F | Australiana |
| GI | Dirhinus sp. nov. 4d | F | Etiópica |
| GI | Dirhinus sp. nov. 4m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 5m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 5d | F | Oriental |
| GI | Dirhinus sp. nov. 6d | F | Etiópica |
| GI | Dirhinus sp. nov. 6m | F | Neotropical |

Tabela 1. Continuação.

| | Táxon | Sexo | Distribuição |
|----|-----------------------|------|--------------|
| GI | Dirhinus sp. nov. 7d | F | Oriental |
| GI | Dirhinus sp. nov. 8m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 9m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 10m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 11m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 12m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 13d | F | Oriental |
| GI | Dirhinus sp. nov. 13m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 14d | F | Etiópica |
| GI | Dirhinus sp. nov. 14m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 15m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 16m | F | Neotropical |
| GI | Dirhinus sp. nov. 17d | F | Oriental |

Tabela 1. Continuação.

| | Táxon | Sexo | Distribuição |
|----|-----------------------|------|--------------|
| GI | Dirhinus sp. nov. 18d | F | Oriental |
| GI | Dirhinus sp. nov. 19d | F | Etiópica |
| GI | Dirhinus sp. nov. 20d | F | Oriental |
| GI | Dirhinus sp. nov. 21d | F | Oriental |
| GI | Dirhinus sp. nov. 22d | F | Etiópica |
| GI | Dirhinus sp. nov. 23d | F | Oriental |
| GI | Dirhinus sp. nov. 24d | F | Oriental |