

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

ANA LAURA SOARES GOMES

Morfologia Comparada e Evolução do Pigídio em Apionini (Coleoptera, Brentidae, Apioninae)

Cuiabá, Mato Grosso
2022

ANA LAURA SOARES GOMES

Morfologia Comparada e Evolução do Pigídio em Apionini (Coleoptera, Brentidae, Apioninae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Profa. Dra. Marinêz Isaac Marques
Coorientador: Prof. Dr. Wesley Oliveira de Sousa

Cuiabá, Mato Grosso
2022

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

G633m Gomes, Ana Laura Soares.
Morfologia Comparada e Evolução do Pigídio em Apionini
(Coleoptera, Brentidae, Apioninae) / Ana Laura Soares Gomes. --
2022
91 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientadora: Marinêz Isaac Marques.
Co-orientador: Wesley Oliveira de Sousa.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Mato
Grosso, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em
Zoologia, Cuiabá, 2022.
Inclui bibliografia.

1. Curculionoidea. 2. Mapeamento. 3. Reconstrução ancestral.
I. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a)
autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
PRÓ-REITORIA DE ENSINO DE PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
FOLHA DE APROVAÇÃO

TÍTULO: “ Morfologia Comparada e Evolução do pigídio em Apionini (Coleoptera, Brentidae, Apiuninae) ”

AUTORA: Ana Laura Soares Gomes

Dissertação defendida e aprovada em **08 de setembro de 2022**.

COMPOSIÇÃO DA BANCA EXAMINADORA

1. Profa. Dra. Marinêz Isáac Marques (Orientadora)

INSTITUIÇÃO: PPGZOO - Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT

2. Prof. Dr. Amazonas Chagas Júnior (1º Titular/Presidente da Banca/Examinador Interno)

INSTITUIÇÃO: PPGZOO - Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT

3. Dr. Leandro Lourenço Dumas (2º Titular/Examinador Externo)

INSTITUIÇÃO: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

4. Profa. Dra. Geane Brizzola dos Santos (3º Titular/Examinador Externo)

INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT

5. Prof. Dr. Peterson Rodrigo Demite (1º Suplente)

INSTITUIÇÃO: PPGZOO - Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT

6. Dr. Lucas Silveira Lecci (2º Suplente)

INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Rondonópolis – UFR

Cuiabá, 08 de setembro de 2022.



Documento assinado eletronicamente por **MARINEZ ISAAC MARQUES, Docente da Universidade Federal de Mato Grosso**, em 24/09/2022, às 09:39, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **AMAZONAS CHAGAS JUNIOR, Docente da Universidade Federal de Mato Grosso**, em 26/09/2022, às 09:54, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Leandro Lourenço Dumas**, **Usuário Externo**, em 27/09/2022, às 09:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **GEANE BRIZZOLA DOS SANTOS**, **Docente da Universidade Federal de Mato Grosso**, em 29/09/2022, às 11:02, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.ufmt.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **5149584** e o código CRC **511177AE**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à UFMT e à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Zoologia em nome de todos os docentes, técnicos e demais servidores pelas contribuições acadêmica e científica e pelo apoio administrativo e institucional.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de estudo.

À Professora Dra. Marinêz Isaac Marques, pelo apoio, paciência e disponibilidade em me orientar, e pelos ensinamentos durante o Mestrado.

Ao Professor Dr. Wesley Oliveira de Sousa pela disponibilidade em me co-orientar, e pelo constante apoio e incentivo à minha carreira acadêmica.

Aos curadores das Instituições que forneceram material biológico para este estudo.

Ao doutorando Felipe Barbosa, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, auxílio nas análises filogenéticas, pelo conhecimento compartilhado e no esclarecimento de dúvidas.

À Professora Dra. Simone Loverde pela disponibilização dos equipamentos necessários para confecção das ilustrações do pigídio.

A todos os colegas do PPG Zoo, pelos compartilhamentos científicos. Agradeço em especial à minha amiga Jaiane, por me receber em sua casa, pelo apoio em momentos difíceis e pela sua amizade.

Aos amigos Rosana, Sandreli, Maria Eduarda, André, Ítalo, Ana Silvia e Filipe, pelos cafés, conversas e descontrações nos intervalos de trabalho.

À Aline Lira, pelo apoio e orientação durante o processo de seleção do mestrado.

À minha prima e terapeuta Rosemeire, por me auxiliar e apoiar em momentos difíceis.

À enfermeira Francyele, pela acolhida e orientações.

Ao Dr. Marcelo, pelo profissionalismo com que fui tratada e pelo seu diagnóstico atempado.

À psicóloga Júlia Vieira, pelo acompanhamento nesses dois últimos anos, fundamental para a concretização dessa etapa.

Ao meu companheiro Rogério, por todo o apoio e compreensão durante o meu percurso acadêmico, e à toda minha família, pelo apoio financeiro e emocional mesmo a distância. Agradeço em especial à minha mãe, Salviana, e ao meu pai Ivan (in memoriam), por me acolherem como filha, pelos ensinamentos de vida e por todo o esforço investido na minha educação.

RESUMO

Apioninae (Coleoptera: Brentidae) é um grupo monofilético, com aproximadamente 2.200 espécies de insetos fitófagos de tamanho diminuto, distribuídas em todas as regiões biogeográficas do planeta. Os estudos morfológicos comparativos e filogenéticos são preliminares para a subfamília, refletindo em um sistema de classificação considerado controverso e carente de compreensão evolutiva, a exemplo da inconsistente divisão dos Apioninae nas supertribos Aspidapiitae e Apionitae com base em dois padrões morfológicos gerais do pigídio: tipo aspidapionine e apionine, respectivamente, o que dificulta a compreensão das relações de parentesco e delimitação dos táxons que compõem Apionini, grupo que reúne 90% da diversidade dos Apioninae. A compreensão detalhada e comparada da morfologia do pigídio, é fundamental para a taxonomia, estabilização do sistema de classificação e desenvolvimento de estudos sobre as relações de parentesco entre os táxons que compõem Apioninae e, portanto, necessita ser revisada. Diante dessas questões, foi realizada uma análise filogenética baseada em dados moleculares e morfológicos de 170 espécies de Brentidae, sendo 28 espécies do grupo externo, pertencentes a Nanophyinae, Brentinae, Cyladinae, Eurhynchinae, e Apioninae [Antliarhinitae, Rhadinocybitae (Rhadinocybini) e Rhinorhynchidiini], e 142 espécies do grupo interno, representando 13 das 14 subtribos válidas de Apionini: Aplemonina, Apionina, Trichapiina, Piezotrachelina, Exapiina, Ixapiina, Malvapiina, Aspidapiina, Kalcapiina, Ceratapiina, Catapiina, Metapiina e Oxystomatina. A reconstrução filogenética e as relações de parentesco obtidas foram utilizadas para inferir a evolução de 25 caracteres morfológicos do pigídio, levantados da literatura e/ou do exame de espécimes obtidos por empréstimo. Os resultados propõem, de forma inédita, uma hipótese sobre a possível condição plesiomórfica do pigídio para o ancestral comum hipotético dos Apionini, com os seguintes estados de caracteres: 1) pigídio parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e margem do 5º ventrito, 2) sulco transversal presente, 3) flange apical presente, 4) borda apical distinta, pontuada e pubescente, e 5) processo em forma de lingueta ausente. Além disso, a reinterpretação dos caracteres do pigídio e os resultados apresentados sugerem o abandono do uso dos tipos de pigídio na delimitação de táxons e na proposição de relações de parentescos entre os Apionini, por demonstrarem-se inconsistentes na delimitação de grupos basais e apicais de Apioninae, e reforça a necessidade de estudos morfológicos com descrições mais detalhadas sobre a morfologia do pigídio, fundamentais para a delimitação de táxons e na elucidação das relações de parentesco entre os grupos de Apioninae.

Palavras-chaves: Curculionoidea, mapeamento, reconstrução ancestral.

ABSTRACT

Apioninae (Coleoptera: Brentidae) is a monophyletic group, with approximately 2,200 species of phytophages insects, distributed over the continents. Comparative morphological and phylogenetic studies are preliminary for the subfamily, reflecting on a classification system considered controversial and lacking in evolutionary understanding, such as the inconsistent division of the Apioninae into the supertribes Aspidapiinae and Apioninae based on two general morphological patterns of the pygidium: aspidapionine type and apionine type, respectively, which makes it difficult to understand of the phylogenetic relationships and delimitation of Apionini taxa, a group that comprises 90% of the diversity of the Apioninae. The detailed and comparative understanding of pygidium morphology is fundamental for taxonomy, stabilization of the classification system and development of studies about the relationships between the taxa of Apioninae and, therefore, needs to be revised. Taking this into account, a phylogenetic analysis was carried out based on molecular and morphological data of 170 species of Brentidae, 28 species of the outgroup, belonging to Nanophyinae, Brentinae, Cyladinae, Eurhynchinae, and Apioninae [Antliarhinitae, Rhadinocybitae (Rhadinocybini) and Rhinorhynchidiini], and 142 ingroup species, representing 13 of the 14 valid Apionini subtribes: Aplemonina, Apionina, Trichapiina, Piezotrachelina, Exapiina, Ixapiina, Malvapiina, Aspidapiina, Kalcapiina, Ceratapiina, Catapiina, Metapiina, and Oxystomatina. The phylogenetic reconstruction and relationships obtained were used to infer the evolution of 25 morphological characters of the pygidium, collected from the literature and/or from the examination of specimens of museums. The findings suggest, in an unprecedented way, a hypothesis about the possible plesiomorphic condition of the pygidium for the hypothetical common ancestor of the Apionini, with the following character states: 1) partially exposed pygidium between the elytral apices and the margin of the 5th ventrite, 2) transverse sulcus present, 3) apical flange present, 4) distinct, punctate, pubescent apical rim, and 5) tongue-like process absent. Furthermore, the reinterpretation of the pygidium characters and the results presented suggest the abandonment of the use of pygidium types in the delimitation of taxa and in the proposition of relationships among the Apionini, as they are inconsistent in the delimitation of basal and apical groups of Apioninae, and reinforces the need for morphological studies with more detailed descriptions of the pygidium morphology, fundamental for the delimitation of taxa and for the elucidation about the relationships between groups of Apioninae.

Keywords: Ancestral reconstruction, Curculionoidea, Mapping.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	REVISÃO DE LITERATURA	12
2.1	Breve Histórico Taxonômico e Sistemático dos Apioninae	12
3	MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1	Morfologia Comparada	14
3.1.1	Táxons Estudados	14
3.1.2	Estudo Morfológico e Ilustração do Pigídio	15
3.1.3	Classificação e Terminologia Morfológica do Pigídio	15
3.1.4	Caracteres Morfológicos, Termos e Explicações sobre o Pigídio em Apioninae.....	15
3.1.5	Levantamento e Codificação dos Caracteres do Pigídio	17
3.1.6	Critérios para Escolha dos Táxons dos Grupos Externo e Interno	17
3.2	Análises Filogenéticas.....	19
3.2.1	Táxons Amostrados	19
3.2.2	Alinhamento e Análises Filogenéticas.....	19
3.3	Reconstruções de Estados de Caracteres Ancestrais	20
4	RESULTADOS	21
4.1	Morfologia Comparada	21
4.1.1	Morfologia do Pigídio nos Táxons Basais de Apioninae	21
4.1.2	Morfologia do pigídio nos táxons apicais de Apioninae (Apionini)	22
4.1.3	Lista de caracteres	32
4.2	Análises Filogenéticas.....	33
4.3	Análises de Reconstrução Ancestral	33
5	DISCUSSÃO.....	37
6	CONCLUSÕES.....	42
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	43
	APÊNDICES.....	48

1 INTRODUÇÃO

Os Apioninae são cosmopolitas, ocorrendo em todas as regiões biogeográficas; são fitófagos, alimentam-se de tecidos vegetais vivos, com os adultos, normalmente, preferindo folhas e frutos, enquanto as larvas, endófagas, alimentam-se de raízes, caules, folhas, botões florais, frutos ou sementes em desenvolvimento, ou formam galhas (Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, De Sousa *et al.* 2019). Um pequeno número de espécies está associado às linhagens basais de gimnospermas e Magnoliófitas, enquanto a maior diversidade pertence a supertribo Apionitae e tribo Apionini, estão relacionadas a 15 ordens e 23 famílias de angiospermas, sendo todas dicotiledôneas (Bouchard *et al.* 2011, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, De Sousa *et al.* 2019).

Apioninae compreende mais de 2.200 espécies, 205 gêneros e sete supertribos ou tribos dependendo do autor (Bouchard *et al.* 2011, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, Wanat 2021): Antliarhinitae, Cybebitae, Mecolenitae, Myrmacicelitae, e Tanaitae englobam menos que 60 espécies distribuídas na África e/ou região Austral-Pacífico; Rhadinocybitae, possui mais de 400 espécies, cerca de 40 gêneros encontrados em quase toda a região Austral-Pacífico; e Apionitae, com quase 90% da fauna mundial distribuída em cinco tribos, sendo Apionini a mais diversificada com 13 subtribos (Wanat 2001, Bouchard *et al.* 2011, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, Alonso-Zarazaga *et al.* 2017).

Crowson (1955) e Morimoto (1976) reconheceram os Apioninae, tratada a nível de família, como um grupo natural, e indicaram uma relação estreita com Brentidae (Alonso-Zarazaga & Wanat 2014). Kuschel (1995) corroborou essa relação na primeira classificação filogenética das famílias de Curculionoidea, incluindo Apioninae como uma subfamília de Brentidae. Essa proposta foi mantida nos diversos estudos morfológicos e moleculares subsequentes (Farrell 1998, Marvaldi & Morrone 2000, Wanat 2001, Marvaldi *et al.* 2002, 2009, Winter *et al.* 2017). Atualmente, a monofilia de Apioninae é sustentada, principalmente, pelo palpo labial com um segmento, redução parcial ou completa da estria elitral 10, venação alar uniforme, alongamento dos trocânteres e inserção ventral do duto espermatecal na bolsa copulatória (Alonso-Zarazaga 1989, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014).

Wanat (2001), em uma análise filogenética empregando dados morfológicos, sugeriu uma divisão dos Apioninae em dois clados, um basal incluindo Antliarhinitae, Cybebitae, Mecolenitae, Myrmacicelitae, Tanaitae e Rhadinocybitae, e um apical com Apionitae+Aspidapiitae (Bouchard *et al.* 2011, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014), o último sustentado pela redução da 10ª estria elitral, mudança no padrão enrugado da parede da espermateca, e presença de um sistema de acoplamento apical dos élitros. Até o momento, as relações de parentesco entre os táxons do clado basal são preliminares, pois, apenas uma representação parcial das linhagens foi incluída na matriz de dados analisada por Wanat (2001), que na ocasião, excluiu táxons relictuais de regiões biogeográficas consideradas áreas de refúgio da fauna Gonduânica, a exemplo da África do Sul, Madagascar, Austrália, Nova Zelândia, Nova Caledônia e sul da América do Sul (Wanat 2001, 2021).

A sistemática dos Apioninae do clado apical (Apionitae+Aspidapiitae), também é controversa e carente de compreensão evolutiva. Dependendo do autor, os táxons são agrupados em supertribos separadas (Apionitae e Aspidapiitae) (Alonso-Zarazaga 1990, Wanat 1995, 2001), ou reunidos em

Apionitae (Apionitae+Aspidapiitae) (*sensu* Bouchard *et al.* 2011). Aspidapiitae e Apionitae foram delimitadas por Alonso-Zarazaga (1989, 1990), com base em dois padrões gerais do pigídio; e posteriormente sustentadas na filogenia de Wanat (1995, 2001) com base em caracteres homoplásticos. Em Aspidapiitae, o padrão de pigídio denominado “tipo aspidapionine”, foi considerado plesiomórfico e caracterizado como inteiramente encoberto entre o ápice dos élitros e a margem apical do 5º ventrito (Fig. 1A), expondo no máximo, a borda apical do pigídio, com um sulco transversal fraco (Fig. 1C), ou ausente, e a margem correspondente ao 5º ventrito arredondada, pouco ou não distinta da forma arredondada da fêmea. Em Apionitae, o padrão do pigídio denominado “tipo apionine” foi considerado apomórfico e caracterizado por possuir 1/3 da sua estrutura exposta entre o ápice dos élitros e a margem apical do 5º ventrito (Fig. 1B), a borda apical é exposta, larga ou estreita, separada da parte encoberta do pigídio por um sulco transversal forte e completo, que alcança as margens ventrolaterais do pigídio, e a margem correspondente do 5º ventrito é sub-truncada, bi-sinuada ou emarginada, distinta da forma arredondada da fêmea (Alonso-Zarazaga 1990, Wanat 2001). Estes autores citaram, também, formas intermediárias entre os tipos aspidapionine (Fig. 1F) e apionine (Figs. 1G,H), mencionando, por exemplo, um tipo intermediário, denominado tipo aspidapionine exposto, cujo pigídio é amplamente exposto quando em repouso, caracterizado pela ausência de um sulco ou borda separando as partes exposta e encoberta, ou a separação é obsoleta, visível apenas nas laterais do pigídio; e um tipo apionine intermediário na subtribo Ixapiina, com borda apical larga e sulco transversal incompleto (Fig. 1F), não alcançando as margens ventrolaterais do pigídio (Alonso-Zarazaga 1990, Wanat 2001). Atualmente são considerados três padrões gerais de pigídio: tipo aspidapionine encoberto, tipo aspidapionine exposto e tipo apionine (Alonso-Zarazaga & Wanat 2014).

Winter *et al.* (2017), é o único estudo filogenético molecular extensivo em termos de táxons amostrados de Apioninae, que demonstrou cinco clados, correspondentes às cinco subfamílias de Brentidae, e cinco grandes clados dentro de Apionini, que se revelaram incongruentes com a subdivisão Aspidapiitae e Apionitae propostas por Alonso-Zarazaga (1990) e Wanat (2001) elaboradas com base nos dois padrões/tipos de pigídio. Os resultados de Winter *et al.* (2017) levantaram um questionamento sobre inconsistências na utilização dos tipos de pigídio e suas formas intermediárias para a delimitação dos táxons, compreensão evolutiva e estabelecimento de um sistema de classificação natural para os Apioninae. Desta forma, seguindo a classificação atual (*sensu* Alonso-Zarazaga *et al.* 2017) e as relações de parentesco entre as subtribos de Apionini (Winter *et al.* 2017), observa-se que o pigídio, do tipo aspidapionine, ocorre em subtribos de Apionini não relacionadas filogeneticamente, tais como Aspidapiina, Ceratapiina, Kalcapiina, Malvapiina e Metapiina. Situação semelhante é encontrada para o pigídio do tipo apionine subtribos de Apionini não relacionadas filogeneticamente, tais como Apionina, Aplemonina, Catapiina, Exapiina, Ixapiina, Oxystomatina, Piezotrachelina e Trichapiina, tornando Aspidapiitae e Apionitae táxons polifiléticos.

Estudos taxonômicos, morfológicos e filogenéticos (Alonso-Zarazaga 1990, Wanat 1995, 2001, 2021, Winter *et al.* 2017) preliminares, demonstram uma lacuna no conhecimento sobre os padrões morfológicos e evolutivos do pigídio, bem como sobre as relações de parentesco e hipóteses evolutivas entre as linhagens de Apioninae. Desta maneira, torna-se fundamental revisar e

reinterpretar o pigídio dos Apioninae por meio de um estudo morfológico comparativo e evolutivo, contendo dados morfológicos consistentes para a delimitação de táxons, bem como para o estabelecimento de uma classificação natural do grupo. Estudos evolutivos envolvendo dados morfológicos e moleculares, com táxons representativos de linhagens distribuídas em diferentes regiões biogeográficas, são fundamentais e permitem elaborar hipóteses filogenéticas robustas (Wanat 2021).

Desta forma, esta pesquisa objetivou: (i) apresentar um estudo morfológico comparativo do pigídio entre táxons de Apioninae, com ênfase no clado Apionini, (ii) reconstruir os estados de caracteres ancestrais do pigídio a partir de uma hipótese filogenética baseada em dados moleculares, e (iii) propor hipóteses sobre a evolução do pigídio dentre as linhagens do clado Apionini, combinando dados moleculares e morfológicos.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Breve Histórico Taxonômico e Sistemático dos Apioninae

Linnaeus, 1758, descreveu a primeira espécie de Apioninae como *Curculio frumentarius*. Por mais de dois séculos este nome foi alvo de muitas controvérsias devido, principalmente, à ausência do material-tipo, até Thompson e Alonso-Zarazaga (1988) elucidarem a identidade e tipificação da espécie no gênero *Apion* Herbst, 1797 (Thompson & Alonso-Zarazaga 1988, Alonso-Zarazaga 1989, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014).

Em 1823, Schoenherr estabeleceu o grupo como família, Apionides, e designou *Apion aeneum* (Fabricius, 1775), como espécie-tipo. Shuckard, em 1840, elevou o grupo ao nível taxonômico de família, embora, durante o século XIX, o grupo tenha sido comumente tratado como tribo de Curculionidae (Alonso-Zarazaga & Wanat 2014).

Durante os séculos 18 e 19, poucas mudanças ocorreram na taxonomia dos Apioninae. Algumas propostas de classificações foram apresentadas, mas não se consolidaram. No período de 1893 a 1896, Desbrochers des Loges, em uma revisão das espécies do ocidente Paleártico da tribo Apionides, considerou dois gêneros: *Oxystoma* Duméril, 1805 e *Apion* Herbst, 1797, este com 14 grupos, e a maioria classificada de maneira artificial (Alonso-Zarazaga 1989).

As primeiras divisões do gênero *Apion* pertencem a Shilsky (1901, 1902, 1906a, b), nas quais descreveu 15 subgêneros, em que apenas *Kalcapion* Schilsky, 1906b, não foi aceito por autores, devido às interpretações de designação do tipo (Alonso-Zarazaga 1989). Crowson (1955), apesar de não ter realizado um estudo morfológico detalhado, contribuiu com observações sobre a posição dos Apioninae, considerando-os como uma família próxima de Brentidae (Zimmerman 1994).

Morimoto (1962), ao estudar comparativamente a morfologia e taxonomia das famílias de Curculionoidea, encontrou semelhanças entre Apioninae (tratada como família) e Brentidae. Mais tarde, em 1976, publicou uma classificação revisada, em que tratou Apioninae como uma família (Apionidae) distinta de Brentidae (Morimoto 1976).

Kissinger (1968), em seu estudo sistemático dos Apioninae da América do Norte (tratada como subfamília de Curculionidae), revisou brevemente os Apioninae do mundo. Nesse estudo, incluiu ilustrações, mapas de distribuição das espécies nos Estados Unidos e na América Central, plantas hospedeiras e chaves para os gêneros. Além disso, discutiu a posição de Apioninae em Curculionidae, e forneceu uma tabela incluindo todas as tribos e gêneros de Apioninae em escala mundial; dividiu os Apioninae nas tribos: Ithycerini (anteriormente com os Belinae), Eurhinini *nom. nov* para Euryhynchinae, Cyladini (anteriormente como Cyladinae), Nanophyini, Aplemonini *trib. nov* (para 11 gêneros, alguns dos quais novos), e Apionini (com as 2 subtribos: Tanaonina e Apionina). Kissinger (1968), foi o primeiro pesquisador a apontar a importância do tégmen da genitália masculina, embora tenha usado essa estrutura de forma artificial na delimitação dos táxons amostrados em sua obra (Alonso-Zarazaga 1989).

Alonso-Zarazaga (1990), publicou uma revisão dos táxons supraespecíficos paleárticos de Apionitae e Aspidapiitae. Neste estudo, mesmo sem apresentar uma análise filogenética, definiu vários caracteres como plesiomórficos e apomórficos, incluindo o pigídio do tipo aspidapionine, plesiomórfico, e o pigídio do tipo apionine, apomórfico. Com base nos estados de caracteres do pigídio, definiu e delimitou, em uma chave de identificação taxonômica, as duas supertribos previamente mencionadas, 11 tribos, 52 gêneros e 23 subgêneros para a região paleártica, propôs novos sinônimos para gêneros válidos e elevou vários subgêneros para gêneros.

Thompson (1992), em um rico estudo morfológico, discutiu estruturas importantes utilizadas na classificação dos Curculionoidea como: tergitos abdominais, ventritos, 8º esternito do macho, ápice da tíbia posterior e processos da mandíbula. Embora este estudo não tenha uma análise filogenética formal, fez alterações na composição e *status* de táxons, efetuou transferências e sugeriu alterações na classificação. Além disto, incluiu uma chave de identificação para 50 subfamílias e famílias de Curculionoidea, tratando Apioninae como subfamília de Brentidae.

Zimmerman (1994), ao estudar os Curculionoidea da Austrália, reconheceu 19 famílias, e manteve Apioninae como uma família separada de Brentidae. Kuschel (1995) propôs a primeira classificação filogenética para as famílias de Curculionoidea, confirmando Apioninae como uma subfamília de Brentidae (Alonso-Zarazaga & Wanat 2014). Essa classificação e relação de parentesco foram corroboradas por estudos morfológicos e moleculares subsequentes (*e.g.*, Farrell 1998, Marvaldi & Morrone 2000, Marvaldi *et al.* 2002, 2009, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, Winter *et al.* 2017).

Wanat (2001) elaborou uma reconstrução da filogenia das principais linhagens de Apioninae com base em dados morfológicos e no contexto de toda a família Brentidae (“complexo brentóide”). Neste estudo, a monofilia de Apioninae foi bem suportada, principalmente, por características do aparelho bucal, redução parcial da estria elitral 10, inserção ventral do duto espermatecal na bolsa copulatória, trocânteres alongados e venação uniforme da asa. Além disso, propôs também uma divisão de Apioninae (tratada como família) em sete subfamílias, atualmente consideradas como supertribos ou tribo, dependendo do autor: Antliarhinitae, Tanaitae, Mecolenitae, Cybebitae, Myrmacelitae, Rhadinocybitae e Apionitae (*sensu* Bouchard *et al.* 2011) (Wanat 2001, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, Wanat 2021). Nesse mesmo estudo corroborou a divisão em duas

supertribos, Aspidapiitae e Apionitae, proposta por Alonso-Zarazaga (1990), baseado nos dois padrões de pigídio: aspidapionine e apionine, respectivamente.

Bouchard *et al.* (2011), no catálogo de nomes de grupo-família de Coleoptera, incluíram Apioninae como subfamília de Brentidae, dividindo-a em cinco supertribos, fundindo Aspidapiitae e Apionitae na supertribo Apionitae. Segundo esses autores, Apionitae é subdividida em cinco tribos: Chilapiini Wanat, 2001, Noterapiini Kissinger, 2004, Podapiini Wanat, 2001, Rhinorhynchidiini e Apionini com 15 subtribos.

Alonso-Zarazaga *et al.* (2017), no catálogo de nomes válidos do grupo-gênero da fauna paleártica de Curculionoidea, seguiu a proposta de Bouchard *et al.* (2011) para a classificação dentro de Apionitae, considerando Apionini como tribo válida, subdividida em 13 subtribos devido a sinonimização de Synapiina e Oxystomatina.

Wanat (2021), ao descrever novos gêneros e espécies do sul da África e propor novas tribos para os Apioninae considerados ancestrais ou grupos relictuais, mencionou que a classificação geral dos Apioninae é muito preliminar e dependente de estudos filogenéticos que incluam linhagens de regiões biogeográficas não amostradas em estudos filogenéticos anteriores (e.g. Wanat 2001, McKenna *et al.* 2009, Gunter *et al.* 2016, Winter *et al.* 2017, Shin *et al.* 2018), tais como de áreas consideradas refúgio da fauna Gonduânica como Madagascar, Austrália, Nova Zelândia, Nova Caledônia e sul da América do Sul. Com base nesses argumentos, o autor considerou prematura qualquer tentativa de propor táxons ao nível de supertribos para Apioninae sem hipóteses bem fundamentadas filogeneticamente, ou seja, com uma maior amostragem de táxons representativos de todas as regiões biogeográficas. Desta forma, esse autor propôs o abandono do uso de supertribos e a utilização temporária dos seguintes táxons como tribos: Antliarhinini, Mecolenini, Apiomorphini, Setapiini, Tanaini, Rhynchitapiini, Apodytapiini e Lepanomini.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Morfologia Comparada

3.1.1 Táxons Estudados

O estudo morfológico comparativo do pigídio incluiu 183 espécies de Brentidae (Apêndice 1). Dentre essas, 170 espécies analisadas de acordo com dados da literatura, sendo 33 espécies do grupo externo representativas de duas tribos de Nanophyinae (Corimaliini e Nanophyini), uma tribo de Brentinae (Brentini), uma espécie de Cyladinae, uma tribo de Eurhynchinae (Eurhychini), três supertribos de Apioninae: Antliarhinitae, Rhadinocybitae (Rhadinocybini), uma tribo de Apionitae (Rhinorhynchidiini); e 137 espécies do grupo interno, correspondentes de 13 das 14 subtribos de Apionini (Apionitae): Aplemonina, Apionina, Trichapiina, Piezotrachelina, Malvapiina, Aspidapiina, Kalcapiina, Catapiina, Exapiina, Metapiina, Ixapiina, Ceratapiina, Oxystomatina (Alonso-Zarazaga 1989, 1990, Zimmerman 1994, Wanat 1995, 2001, Suppantschitsch 1996, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, Oberprieler 2014, Sforzi *et al.* 2014).

As treze espécies examinadas do grupo interno pertencem a seis subtribos de Apionini (Aplemonina, Ceratapiina, Ixapiina, Malvapiina, Oxystomatina e Trichapiina) (Apêndice 1), e foram obtidas via empréstimo das seguintes coleções e seus respectivos curadores:

BMNH - British Museum of Natural History, Londres, Reino Unido - Michael Geisser e Christopher Lyal;

DBFR - Coleção Entomológica de Referência do Departamento de Biologia, Universidade Federal de Rondonópolis, Mato Grosso, Brasil - Wesley Oliveira de Sousa;

DZUP - Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brasil - Lúcia Massutti de Almeida.

LETA - Laboratório de Ecologia e Taxonomia de Artrópodes, Universidade Federal de Mato Grosso, Mato Grosso, Brasil - Marinêz Isaac Marques;

MZUP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil - Sônia A. Casari.

3.1.2 Estudo Morfológico e Ilustração do Pigídio

Os exemplares machos adultos examinados foram dissecados seguindo a metodologia proposta por Alonso-Zarazaga (1989), com alterações como a temperatura da água para amolecimento dos espécimes, aqui usada em temperatura ambiente; e imersão do abdome em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 10%, também em temperatura ambiente, por aproximadamente 24 horas, até a desintegração da gordura e dos tecidos moles.

As ilustrações do pigídio foram selecionadas das literaturas consultadas (Alonso-Zarazaga 1989, 1990, Suppantchitsch 1996, Wanat 2001), e encontram-se nas legendas das respectivas figuras. Para a confecção dos desenhos das espécies examinadas utilizou-se microscópio óptico com câmara clara acoplada, modelo Nikon Eclipse E200. A vetorização dos desenhos foi realizada por meio dos programas Inkscape 1.1.1 e Adobe Illustrator CS6 Portable. A magnitude dos desenhos está registrada conforme as respectivas escalas.

3.1.3 Classificação e Terminologia Morfológica do Pigídio

A classificação adotada para subfamílias, supertribos e tribos de Brentidae seguiu Winter *et al.* (2017), e para as subtribos de Apionini (Apioninae), Alonso-Zarazaga *et al.* (2017).

A terminologia e interpretação morfológica adotadas para o pigídio seguem Torre-Bueno (1989), Alonso-Zarazaga (1989, 1990), Wanat (2001, 2007, 2021) e Alonso-Zarazaga & Wanat (2014).

3.1.4 Caracteres Morfológicos, Termos e Explicações sobre o Pigídio em Apioninae

O conjunto de termos morfológicos do pigídio utilizados como caracteres para as análises de reconstrução e mapeamento do estado ancestral foram definidos e/ou redescritos, conforme abaixo:

O pigídio (p) corresponde ao 7º tergito nas fêmeas e o 8º tergito se esconde abaixo dele. Nos machos de Curculionoidea, o pigídio corresponde ao 8º tergito da parte não invaginada do último segmento do abdome, formando uma cápsula que, geralmente, tem a margem lateral e/ou posterior dobrada para baixo; em sua borda anterior, recebe uma membrana do 7º tergito que, geralmente é simples, mas em Eurhynchinae e alguns Apioninae basais (Rhadinocybitae, Myrmacielitae, Cybebitae, *Rhinorhynchidius*), esta membrana aparece como uma bolsa mediana, invaginada em direção ao interior do abdome, variavelmente desenvolvida e, às vezes escura (melanizada) (Alonso-Zarazaga 1989, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014, Wanat 2001, 2007, 2021).

Em repouso, o pigídio pode estar encoberto (Fig. 1A) ou parcialmente exposto (Fig. 1B) entre o ápice dos élitros e a margem do 5º ventrito (v5) (Wanat 2001, 2007). A região dorsal do pigídio (Figs. 1C, D) é subdividida em porção anterior (pa) e posterior (pp). A porção anterior é sempre encoberta pelos élitros, com pequenas setas e pontuações, e em alguns casos com uma fóvea dorsal (fvd) (Fig. 1D) (Alonso-Zarazaga 1989, 1990, Wanat 2001). As porções anterior e posterior podem estar separadas por uma borda marcada, aqui denominada margem dorsal (md) (Figs. 1C,E), ou por um sulco transversal (st) (Figs. 1D,F), com largura e profundidade variáveis.

O sulco transversal pode estar ausente (Figs. 1C,E), e quando presente pode ser completo, quando alcança as margens ventrolaterais do pigídio, incompleto lateroventralmente, quando não alcança as margens ventrolaterais do pigídio (Fig. 1E), e incompleto medianamente, quando sua presença é apenas indicada por resquícios de um sulco nas margens laterais do pigídio. O fundo do sulco transversal é geralmente pontuado e pubescente, e pode apresentar uma fóvea mediana (fvm) (Fig. 1D). O sulco transversal é delimitado por duas margens correspondentes ou não-correspondentes: proximal (mps) (Fig. 1D) e distal (mds) (Fig. 1D). A margem proximal possui diferentes formas, variando de reta, côncava, convexa, sinuosa e emarginada. Da mesma maneira, a margem distal pode variar de reta, côncava, convexa, sinuosa a emarginada. Além disso, a margem distal possui diferentes graus de elevação, formando uma flange apical (fa) (Figs. 1D,F), que em vista lateral divide a margem dorsal do pigídio por meio do sulco transversal (Fig. 1F) (Alonso-Zarazaga 1990, Wanat 2001).

A porção posterior (pp) do pigídio pode estar encoberta (Fig. 1A) ou exposta (Fig. 1B) entre o ápice dos élitros e margem do 5º ventrito (v5) (Wanat 2001, 2007). Essa região, que é denominada como borda apical (*apical rim*) por Alonso-Zarazaga (1990), ou borda marginal (*marginal rim*) por Wanat (2001), varia em diâmetro, podendo ser estreita ou larga, e é subdividida em duas regiões que podem ser separadas por um sulco (s) (Fig. 1F): região dorsal (rd) pontuada e pubescente, que pode estar deprimida, plana ou proeminente, com setas direcionadas anteriormente (cefalizada), direcionadas posteriormente (caudada), voltadas para a região mediana (centripetal) ou direcionadas para a região lateral (centrifugal); e região ventral (rv), que geralmente é glabra.

Em vista ventral o pigídio é delimitado pela borda ventral (bv) (Fig. 1G), que pode se projetar anteriormente formando um processo em forma de lingueta (prl) de formato semicircular a retangular. Esse processo se origina da dobra da membrana do 8º tergito, que se fixa na margem do processo em forma de lingueta, deslocando-o para a borda ventral do pigídio. Sua função não é clara, pode servir para reforçar a junção do pigídio com a membrana durante a eversão e retração das placas

genitais dos machos, ou como um esclerito mediano correspondente na membrana do 8º esternito, servindo como dispositivo de acoplamento com o orifício abdominal em vários grupos de Brentidae e nos grupos ancestrais de Apioninae (Eurhynchinae, Antliarhinitae, Tanaitae, Myrmacielitae). Está ausente em Podapiini e Apionini (Wanat 2001, 2007, 2021, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014).

Os apódemas (ap) (Figs. 1C-G) são projeções internas em forma de haste, que se estendem anteriormente da borda ventral do pigídio onde os músculos se ligam, funcionando como tendões (Torre-Bueno 1989). Neste grupo podem variar em tamanho, curtos ou longos, e na orientação, convergentes (Fig. 1C), divergentes (Fig. 1D) e paralelos.

3.1.5 Levantamento e Codificação dos Caracteres do Pigídio

Os caracteres do pigídio foram interpretados e codificados obedecendo à codificação do tipo contingente (Strong & Lipscomb 1999, Forey & Kitching 2000, Brazeau 2011), de forma que aspectos neomórficos e transformacionais (Serenó 2007) foram tratados como caracteres separados. A codificação contingente possui a vantagem de evitar uma possível pesagem extra de condições “ausentes”, além de evitar redundância lógica entre caracteres (Serenó 2007, Brazeau 2011). A matriz de caracteres foi construída no programa Mesquite 3.61 (Maddison & Maddison 2021) e abrangeu 170 dos 183 táxons (espécies e morfoespécies) estudados, os quais foram incluídos nas análises filogenéticas e reconstruções ancestrais, sendo 28 do grupo externo e 142 do grupo interno. Adicionalmente, uma matriz simplificada (*pruned*) foi elaborada incluindo 26 táxons (subfamílias, tribos e subtribos), e 10 caracteres. Todas as matrizes estão disponíveis no Apêndice 2. Para a proposição das homologias foram utilizadas informações e ilustrações da literatura (Alonso-Zarazaga 1989, 1990, Suppantisch 1996, Wanat 1995, 2001, 2007, 2021), e, também, por meio do estudo do pigídio do material examinado. Caracteres e estados de caracteres observados ou descritos para subtribos e gêneros de Apionini foram assumidos para as espécies com ausência de informações detalhadas do pigídio. Caracteres não observados foram codificados como “?” (sinal de interrogação), e aqueles não aplicados foram codificados como ‘-’ (hífen).

3.1.6 Critérios para Escolha dos Táxons dos Grupos Externo e Interno

Os táxons amostrados e incluídos nas análises foram selecionados de acordo com a hipótese filogenética de Winter *et al.* (2017) para as cinco subfamílias e seis tribos de Brentidae: Brentinae (Brentini), Cyladinae, Nanophyinae (Corimaliini e Nanophyini), Eurhynchinae (Eurhynchini) e Apioninae (Apionini e Rhinorhynchidiini), com ênfase no clado Apionini que está representado pelas 13 das 14 subtribos válidas (Apêndice 1). Desta forma, as relações entre as supertribos, tribos de Apioninae e subtribos de Apionini de Winter *et al.* (2017), foram aceitas como uma hipótese filogenética de referência para o mapeamento do estado ancestral e evolução do pigídio entre as subtribos de Apionini para este estudo.

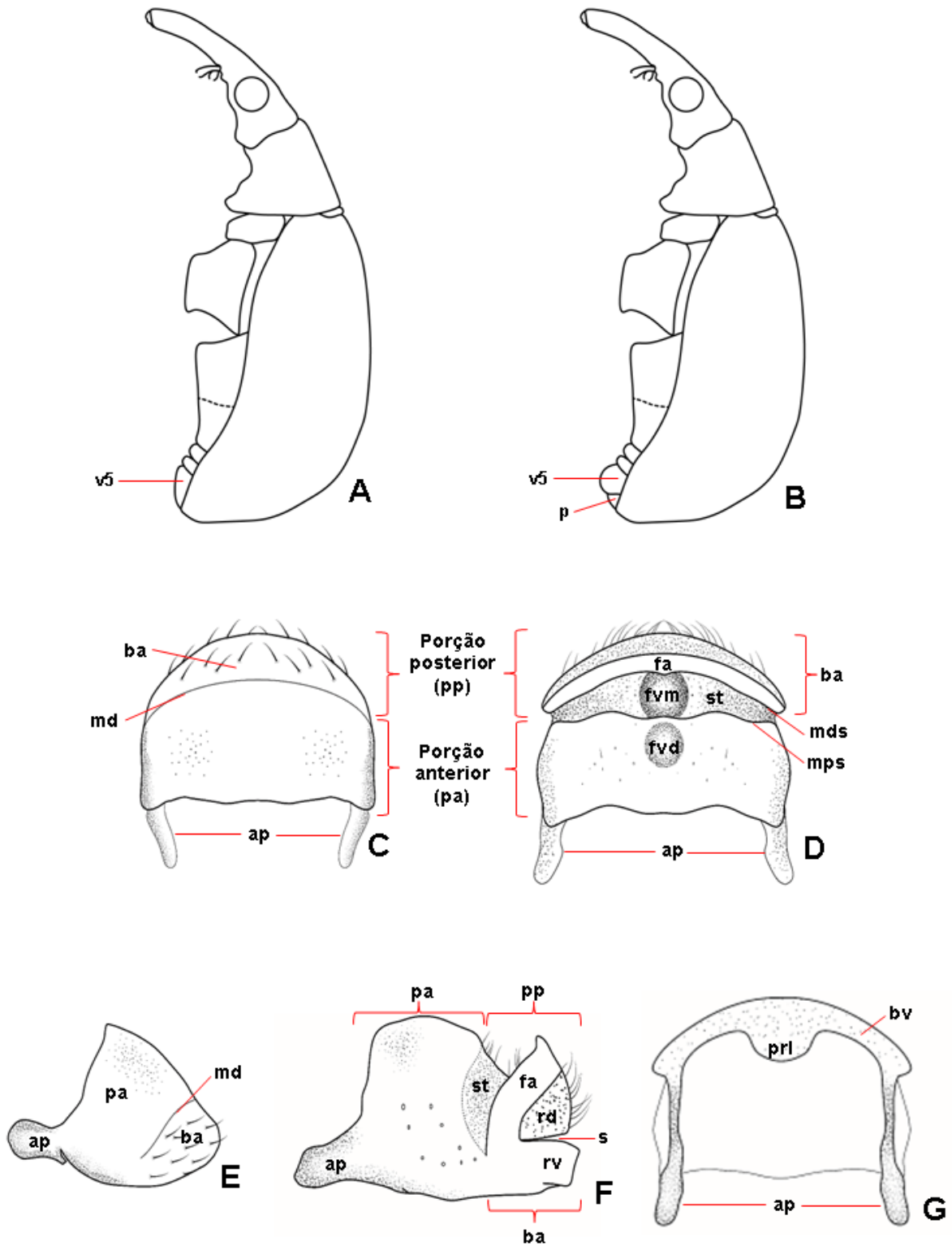


Figura 1. Morfologia generalizada do pigídio em Apionini. A-B: Vista lateral; C-D: Vista dorsal; E-F: Vista lateral; G: Vista ventral. Apódemas (ap); borda apical (ba); borda ventral (bv); flange apical (fa); fóvea dorsal (fvd); fóvea mediana do sulco transversal (fvm); margem dorsal (md); margem distal do sulco transversal (mds); margem proximal do sulco transversal (mps); pigídio (p); processo em forma de lingueta (prl); porção anterior do pigídio (pa); porção posterior do pigídio (pp); região dorsal (rd); região ventral (rv); sulco da borda apical (s); sulco transversal (st); 5^o ventrito (v5).

3.2 Análises Filogenéticas

3.2.1 Táxons Amostrados

Um total de 170 espécies de Brentidae foram incluídas na análise, utilizando sequências de cinco genes: (1) rRNA 16S (SSU) mitocondrial completo (mt); (2) os segmentos D1-D3 de rRNA 28S (LSU) nuclear (nc); (3) fragmentos dos genes codificadores de proteínas Citocromo-c-oxidase, subunidade I (COI); (4) citocromo b (CytB); e (5) fator de alongamento tradução eucariótica nuclear 1-alfa (Ef1 α). As sequências de 169 espécies foram acessadas na plataforma GenBank (NCBI database) e correspondem às mesmas sequências utilizadas por Winter *et al.* (2017). Os números de acesso do GenBank de todos os espécimes e fragmentos de genes utilizados neste estudo encontram-se no Apêndice B de Winter *et al.* (2017). As sequências para Apionini sp. foram obtidas durante estudo desenvolvido pelo Prof. Dr. Wesley O. de Sousa no laboratório de Biologia Molecular da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), e cedidas para o presente estudo. Vinte e oito espécies, representativas das subfamílias de Brentidae (Nanophyinae: 9 spp., Brentinae: 9 spp., Cyladinae: 1 sp., Eurhynchinae: 2 spp., Apioninae excl. Apionini: 7 spp.), foram consideradas como grupo externo. O grupo interno possui 142 espécies e está composto por 13 subtribos de Apionini (Aplemonina: 17 spp., Apionina: 5 spp., Trichapiina: 5 spp., Piezotrachelina: 15 spp., Malvapiina: 5 spp., Aspidapiina: 5 spp., Kalcapiina: 11 spp., Catapiina: 5 spp., Exapiina: 18 spp., Metapiina: 1 sp., Ixapiina: 2 spp., Ceratapiina: 16 spp., Oxystomatina: 36 spp.; e *Necatapion bruleriei*.

3.2.2 Alinhamento e Análises Filogenéticas

O alinhamento das sequências seguiu o protocolo de Winter *et al.* (2017), que, resumidamente, consistiu em: “O alinhamento múltiplo realizado via *software* MAFFT v7.245 (Kato & Standley 2013), aplicando-se o método de refinamento iterativo E-INS-i para 16S rRNA e 28S rRNA, e o método de busca automático para as sequências codificantes de proteínas. Regiões de *stem* e *loop* dos genes de rRNA, bem como as diferentes posições dos códons dos genes codificantes de proteínas foram interpretadas assumindo-se a premissa de evolução sob diferentes sistemas de seleção natural/deriva genética. Para excluir posições de alinhamento ambíguas utilizou-se o *software* ALISCORE v2.0 (Misof & Misof 2009)”. O alinhamento final resultou em um conjunto de dados com um total de 3.936 nucleotídeos por sequência e 7 partições (COI_1, COI_2, CytB, EF1, 16S_A, 16S_B e 28S).

A árvore filogenética de referência (*i.e.*, uma árvore modelo) para a reconstrução de caracteres ancestrais foi obtida por uma análise filogenética empregando o método (critério de otimização) de Máxima Verossimilhança (ML; Felsenstein 1981), e o *software* IQ-Tree v. 1.6.12 (Nguyen *et al.* 2015). A seleção de modelos evolutivos seguiu o ModelFinder (Lanfear *et al.* 2012, Kalyaanamoorthy *et al.* 2017) e como medida de suporte estatístico de ramos o *Ultrafast bootstrap* (UFBoot) (Minh *et al.* 2013; Hoang *et al.* 2018). Para a obtenção de árvore com a mesma topologia da árvore de consenso de Winter *et al.* (2017) foi realizada uma análise com uma *Constraint tree* (árvore

de restrição), aplicando-se, especificamente, o comando *Constrained tree search* (-g) implementado pelo IQ-Tree v. 1.6.12. Todos os comandos utilizados para a análise filogenética se encontram no Apêndice 3. Dessa forma, a árvore resultante para este estudo, obedece a topologia publicada por Winter *et al.* (2017), previamente estabelecida, e a filogenia de referência gerada para a reconstrução de caracteres ancestrais, está em concordância com o estado da arte do conhecimento da classificação e filogenia de Brentidae (Kuschel 1995, Wanat 2001, Bouchard *et al.* 2011, Alonso-Zarazaga *et al.* 2017, Winter *et al.* 2017).

Tendo em vista que o foco do presente estudo é a reconstrução de estados de caracteres ancestrais (Joy *et al.* 2016), o protocolo de análise filogenética descrito acima, foi definido visando a obtenção de uma árvore consistente e com comprimento de ramos bem estimados. Métodos de máxima verossimilhança conseguem estimar eficientemente o comprimento de ramos de uma árvore filogenética (Felsenstein 1973, 1981, 2004). Além disso, o *software* IQ-Tree mostrou-se eficiente e tende a calcular *scores* de verossimilhança mais precisos. O *Ultrafast bootstrap* (UFBoot) tem sido apontado como um método acurado e preciso de medida de suporte estatístico de ramos (Minh *et al.* 2013, Hoang *et al.* 2018). Os cladogramas resultantes foram revisados usando a plataforma *online* Interactive Tree of Life (iTOL) v5 (Letunic & Bork 2021).

3.3 Reconstruções de Estados de Caracteres Ancestrais

A reconstrução de caracteres ancestrais do pigídio de Apionini foi aplicada para todos os caracteres morfológicos amostrados, empregando como referência a árvore de máxima Verossimilhança gerada via metodologia descrita anteriormente [árvore completa e árvore simplificada (*pruned*)]. Para tal, foi aplicado o método de mapeamento estocástico de caracteres (*stochastic character mapping*) (Nielsen 2002, Huelsenbeck *et al.* 2003, Bollback 2006), assumindo a premissa de que a evolução morfológica obedece a processos estocásticos markovianos (Felsenstein 1973, Pagel 1994, 1999; Schluter *et al.* 1997, Lewis 2001).

Mais especificamente, aplicou-se o modelo evolutivo SYM, que assume taxas de mudança de estados de carácter simétricas e, que consiste em uma variação do modelo Markov para k-estados com um parâmetro (Lewis 2001). Nesse modelo, as probabilidades de mudança de estados de caracteres são simétricas e não-ordenadas (e.g., mudanças de “0” para “1”, possuem a mesma probabilidade que mudanças de “1” para “0”). Adicionalmente, esse modelo assume probabilidades diferentes para transformações, envolvendo outros estados de caracteres (e.g., mudanças de “0” para “1”, podem possuir probabilidades diferentes quando comparado com mudanças de “0” para “2”). Os intervalos de confiança foram gerados pelo método de Monte Carlo via cadeias de Markov (*Markov chain Monte Carlo*, MCMC) por meio de 250 iterações.

O método de mapeamento estocástico de caracteres foi escolhido por ser um método que utiliza, eficientemente, a informação de comprimento de ramos na reconstrução (Nielsen 2002, Huelsenbeck *et al.* 2003, Bollback 2006). Tal informação não consegue ser aproveitada em métodos de reconstrução de caracteres ancestrais baseados em máxima parcimônia (Fitch 1971, Maddison & Maddison 1992, Maddison 1995). Além disto, o método de mapeamento estocástico de caracteres

(Nielsen 2002, Huelsenbeck *et al.* 2003, Bollback 2006), demonstra maior robustez em relação a outros métodos probabilísticos de reconstrução de caracteres ancestrais amparando-se, por exemplo, em máxima verossimilhança (Schluter 1995, Schluter *et al.* 1997, Mooers & Schluter 1999, Pagel 1999) pelo fato de gerar, eficientemente, intervalos de confiança pelo método de Monte Carlo via cadeias de Markov (*Markov chain Monte Carlo*, MCMC).

Vale ressaltar, que a árvore modelo utilizada no presente estudo, possui comprimentos de ramos extremamente assimétricos, indicando uma taxa altamente heterogênea de substituição (Winter *et al.* 2017; Fig. 7). Ou seja, é essencial que essa informação seja assimilada no método de reconstrução de estados de caracteres ancestrais (mapeamento estocástico de caracteres), visando uma maior acurácia filogenética (Hillis 1995) nas reconstruções implementadas.

As análises foram conduzidas por meio do *software* R v. 4.1.2 (R Core Team 2021), principalmente com as funções *ace* e *make.simmap*, implementadas pelos pacotes *ape* (Paradis & Schliep 2019) e *phytools* (Revell 2012). Os *scripts* utilizados se encontram nos Apêndices 4 e 5.

4 RESULTADOS

4.1 Morfologia Comparada

4.1.1 Morfologia do Pigídio nos Táxons Basais de Apioninae

Em Nanophyinae (Brentidae), o pigídio é, usualmente, parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito. A presença de fôvea na porção anterior do pigídio é registrada apenas para Nanophyini, sendo considerada uma autapomorfia de *Nanophyes* Schoenherr, 1838 (Fig. 2A) (Alonso-Zarazaga 1989, Alonso-Zarazaga 2014); a flange apical parece estar ausente; processo em forma de lingueta presente (Wanat 2001, Alonso-Zarazaga & Wanat 2014); borda apical distinta, fracamente pontuada e pubescente (Alonso-Zarazaga 1989). Informações sobre presença ou ausência do sulco transversal, borda ventral e apódemas não estão disponíveis na literatura.

Em Brentini (Brentidae, Brentinae) o pigídio é total ou parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito (Sforzi *et al.* 2014). A fôvea é ausente na porção anterior do pigídio (Fig. 2F). Informações sobre o sulco transversal, flange apical, borda apical, processo em forma de lingueta e apódemas não estão disponíveis na literatura (Zimmerman 1994).

Em Cyladinae (Brentidae), *Cylas formicarius* (Fabricius, 1798) possui o pigídio parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e do 5º ventrito; a fôvea dorsal é ausente na porção anterior do pigídio; com processo em forma de lingueta semicircular. Informações sobre o sulco transversal, flange apical, borda apical, borda ventral e apódemas não estão disponíveis na literatura (Wanat 2001, Sforzi *et al.* 2014).

Eurhynchinae (Brentidae), possui o pigídio parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito (Oberprieler 2014). A borda apical é vestigial e largamente exposta (Zimmerman 1994, Wanat 2001). Presença do processo em forma de lingueta (Wanat 2001, Oberprieler 2014).

Informações sobre a fóvea na porção anterior do pigídio, sulco transversal, flange apical e apódemas não estão disponíveis na literatura (Zimmerman 1994, Wanat 2001, Oberprieler 2014).

Em Antliarhinitae (Brentidae, Apioninae), o pigídio é parcialmente exposto em *Platyperus* Schoenherr, 1836; e a borda apical praticamente ausente (Wanat 2001). Em *Antliarhis* Billberg, 1820, o pigídio é encoberto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; sulco transversal presente; borda apical distinta, formando uma fraca flange, pontuada e pubescente, setas longas com padrão centripetal; processo em forma de lingueta semirretangular em *Antliarhis zamie* (Thunberg, 1784) (Wanat 2001). Informações sobre a fóvea na porção anterior do pigídio e apódemas não estão disponíveis na literatura (Wanat 2001).

Rhadinocybini (Brentidae, Apioninae) possui o pigídio parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito. Em *Lissapion* Zimmerman, 1994, quase completamente encoberto, exceto por uma fina borda apical (Wanat 2001). A fóvea é ausente na porção anterior do pigídio. O sulco transversal é variável, podendo ser incompleto medianamente (Fig. 2D), incompleto lateroventralmente (Fig. 2K), completo lateroventralmente (Fig. 2N) ou ausente. A flange apical pode estar ausente (Figs. 2D, K, M, O) ou presente (Figs. 2G, H, N); borda apical proeminente, com setas curtas, densa ou esparsamente distribuídas, com padrão variando de centripetal a cefalizado, com uma margem fina desaparecendo no meio em *Micronotapion gibbiceps* Wanat, 2001 (Fig. 2J); borda apical com (Figs. 2G, H) ou sem sulco (Figs. 2K, N), variando de marcada (Fig. 2M) a obsoleta (Fig. 2D), desaparecendo lateralmente em *Alissapion* Wanat, 2001, estreita (Fig. 2K) a larga (Fig. 2N); com ou sem processo em forma de lingueta (Fig. 2I), variando de semicircular a semirretangular; apódemas variando de curtos (Fig. 2M) a longos (Fig. 2O) (Wanat 2001).

Em Rhinorhynchidiini (Brentidae, Apioninae), *Rhinorhynchidius* sp. com pigídio parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; sulco transversal ausente; borda apical distinta, com esclerotização fraca e pubescência fina; processo em forma de lingueta presente. Informações sobre a fóvea na porção anterior do pigídio, flange apical e apódemas não estão disponíveis na literatura (Wanat 2001).

4.1.2 Morfologia do pigídio nos táxons apicais de Apioninae (Apionini)

Nos gêneros analisados de Aplemonina (*Aizobius* Alonso-Zarazaga, 1990, *Aplemonus* Schoenherr, 1847, *Cistapion* (Wagner, 1924), *Helianthemapion* (Wagner, 1930), *Hoplopodapion* F. Solari, 1933, *Onychapion* Schilsky, 1901, *Perapion* Wagner, 1907, *Phrissotrichum* Schilsky, 1901, e *Pseudaplemonus* (Wagner, 1930), *Pseudostenapion* (Wagner, 1930), o pigídio é parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; fóvea ausente na porção anterior do pigídio, exceto em *Onychapion kirschi* (Desbrochers, 1870) (Fig. 3E); sulco transversal incompleto lateroventralmente, largo, profundo, margens proximal e distal variam de correspondentes (Figs. 3A, F) a não-correspondentes (Fig. 3I), a margem proximal varia de convexa (Fig. 3A) a levemente angulada no meio (Fig. 3F), margem distal côncava (Fig. 3A) a levemente emarginada no meio (Fig. 3F), fóvea ausente no fundo do sulco; flange apical presente, variando de elevada (Fig. 3K) a baixa

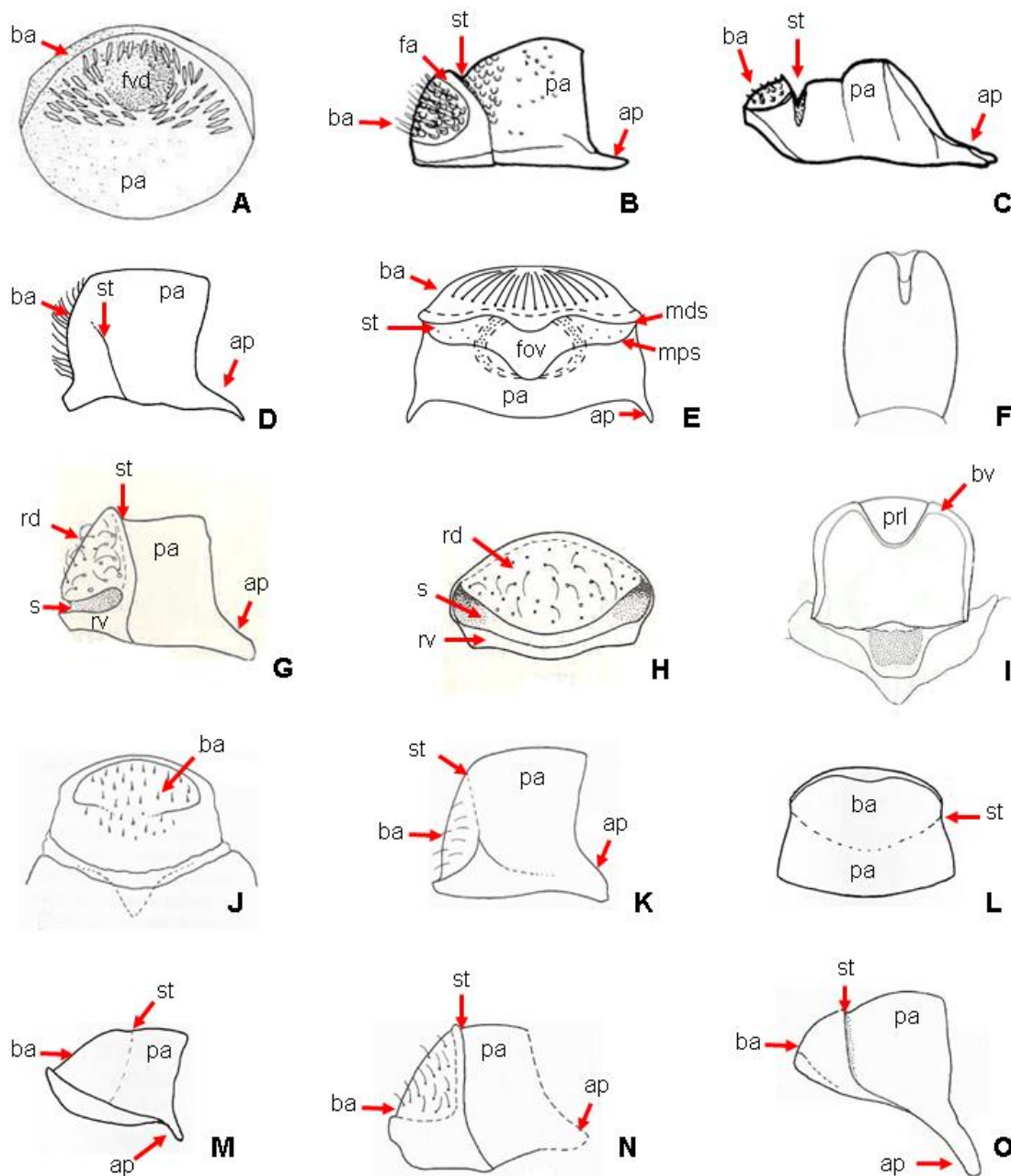


Figura 2. Pigídios em Brentidae. A: *Nanophyes marmoratus*, vista posterior; B: *Eutrichapion vorax*, vista lateral; C: *Trichopteration holosericeum*, vista lateral; D: *Ganoapion (Ganoapion) clavicorne*, vista lateral; E: *Pygidiapion zeppelinii*, vista dorsal; F: *Hormocerus reticulatus*, vista dorsal; G-H: *Myrmacyba postcallosa*, vistas lateral e posterior; I: *Myrmacielus formicarius*, vista da borda ventral dos tergitos 7 e 8; J: *Micronotapion gibbiceps*, vista dorsal; K: *Nanomyrmacyba* sp. 7, vista lateral; L-M: *Lissapion varistriatum*, vistas dorsal e lateral; N: *Tetrapion (Tetrapion) krausei*, vista lateral; O: *Hellerenius lobifer*, vista lateral. Apódemas (ap); borda apical (ba); borda ventral (bv); flange apical (fa); fôvea dorsal (fvd); fôvea mediana do sulco transversal (fvm); margem distal do sulco transversal (mds); margem proximal do sulco transversal (mps); processo em forma de lingueta (prl); porção anterior do pigídio (pa); região ventral (rv); sulco da borda apical (s); sulco transversal (st). (Figuras: A - Alonso-Zarazaga, 1989; B, C - Alonso-Zarazaga, 1990; D, G-O - Wanat, 2001; E - De Sousa & Mermudes, 2021; F - Zimmerman, 1994).

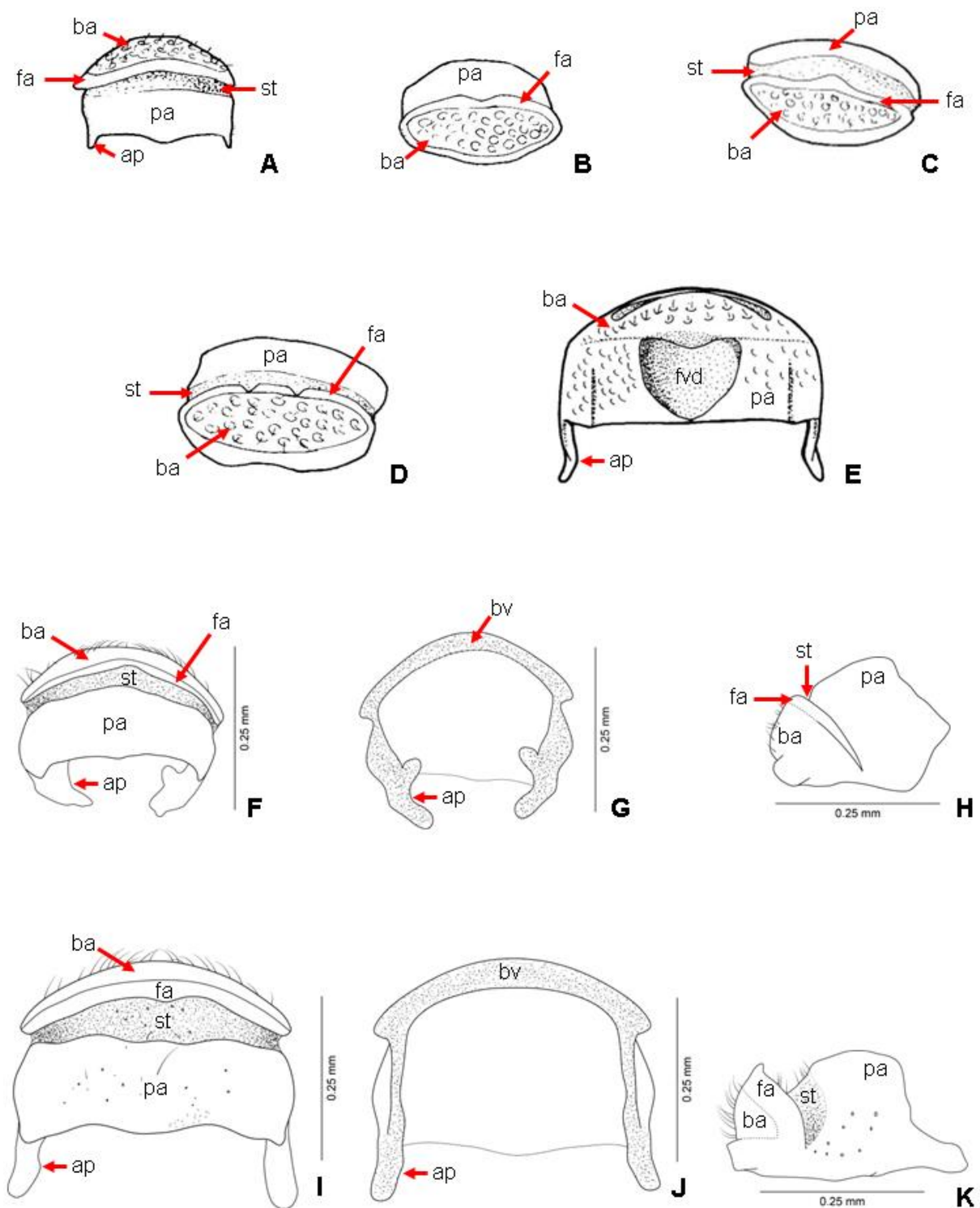


Figura 3. Pigídios em Apioninae. A-B: *Helianthemapion velatum*, vistas dorsal e posterior; C: *Aplemonus* sp., vista posterior; D: *Pseudaplemonus artemisiae*, vista posterior; E: *Onychapion kirschi*, vista dorsal; F-H: *Pseudoperapion brevirostre*, vistas dorsal, ventral e lateral; I-K: *Perapion curtirostre*, vistas dorsal, ventral e lateral. Apódemas (ap); borda apical (ba); borda ventral (bv); flange apical (fa); fôvea dorsal (fvd); porção anterior do pigídio (pa); sulco transversal (st). (Figuras: A-E - Alonso-Zarazaga, 1990).

(Fig. 3H), margem da flange apical varia de uniforme (3A), com uma emarginação (Fig. 3B), com duas emarginações (Fig. 3D) ou com projeção mediana aguda (Fig. 3C); borda apical proeminente, pontuada e pubescente, setas variam de curtas a longas, com padrão centripetal (Figs. 3F, I), sem sulco; sem processo em forma de lingueta; apódemas longos, variando de convergentes (Fig. 3F) a divergentes (Fig. 3I) (Alonso-Zarazaga 1990).

Em Apionina, com informações disponíveis apenas para o gênero *Apion* Herbst, 1797, o pigídio é parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; sulco transversal completo; borda apical pontuada e pubescente; flange apical uniformemente arredondada; processo em forma de lingueta ausente. Informações sobre a fóvea na porção anterior do pigídio e apódemas não estão disponíveis na literatura (Alonso-Zarazaga 1990).

Nas espécies estudadas de Trichapiina (*Betulapion simile* (Kirby, 1811), *Kissingeria* Alonso-Zarazaga, 1990 e *Trichapion* (Wagner, 1912) o pigídio é exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; sulco transversal completo (Alonso-Zarazaga 1990). Em Apionini sp. e *Trichapion* sp., o pigídio é parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; fóvea é ausente na porção anterior do pigídio (Figs. 4A, D); sulco transversal incompleto lateroventralmente (Figs. 4C, F), largo, profundo, com margens proximal e distal não-correspondentes (Figs. 4A, D), margem proximal varia de côncava (Fig. 4A) a projetada medianamente (Fig. 4F), margem distal variando de reta (Fig. 4D) a côncava (Fig. 4A), fóvea ausente no fundo do sulco; flange apical presente, variando de levemente emarginada (Fig. 4A) a uniforme (Fig. 4D), projetada (elevada) (Figs. 4C, F); borda apical larga, proeminente, pontuada e pubescente, setas longas, com padrão centripetal, sem sulco, exceto em *Trichapion* sp. (Fig. 4F); sem processo em forma de lingueta; apódemas curtos, convergentes (Fig. 4D) a divergentes (Fig. 4A).

Em Piezotrachelina [*Protapion* Schilsky, 1908, *Pseudoprotapion astragali* (Paykull, 1800) e *Pseudoprotapion elegantulum* (Germar, 1818)] o pigídio é parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; sulco transversal completo; flange apical presente; borda apical pontuada e pubescente; processo em forma de lingueta ausente. Informações sobre a fóvea na porção anterior do pigídio e apódemas não estão disponíveis na literatura (Alonso-Zarazaga 1990).

Em Malvapiina [*Pseudapion* (Schilsky, 1906), *Rhopalapion* (Schilsky, 1906), e *Sterculapion* Rheinheimer, 1997] o pigídio é encoberto entre a borda apical dos élitros e do 5º ventrito; sulco transversal quase obsoleto, incompleto lateroventralmente (Figs. 5B, C), raso, largo, margens proximal e distal não-correspondentes, margem proximal varia de reta (Fig. 5B) a sinuosa (Fig. 5A), margem distal varia de côncava (Fig. 5B) a sinuosa (Fig. 5A), fóvea ausente no fundo do sulco; flange apical ausente (Figs. 5A, B); borda apical distinta, pontuada e pubescente; processo em forma de lingueta ausente; apódemas variam de curtos (Fig. 5B) a longos (Fig. 5A), divergentes (Fig. 5B) ou paralelos (Fig. 5A) (Alonso-Zarazaga 1990). Em *Malvapion malvae* (Fabricius, 1775) a fóvea é ausente na porção anterior do pigídio; sulco transversal incompleto lateroventralmente (Fig. 5J), largo, profundo, com margens proximal e distal não-correspondentes (Fig. 5H), margem proximal reta, margem distal côncava, fóvea ausente no fundo do sulco; flange apical presente (Fig. 5H), elevada, com projeção aguda no meio (Fig. 5J); borda apical estreita, proeminente, quase glabra, sem sulco; processo em forma de lingueta ausente; apódemas longos (Fig. 5H), convergentes (Figs. 5H, I).

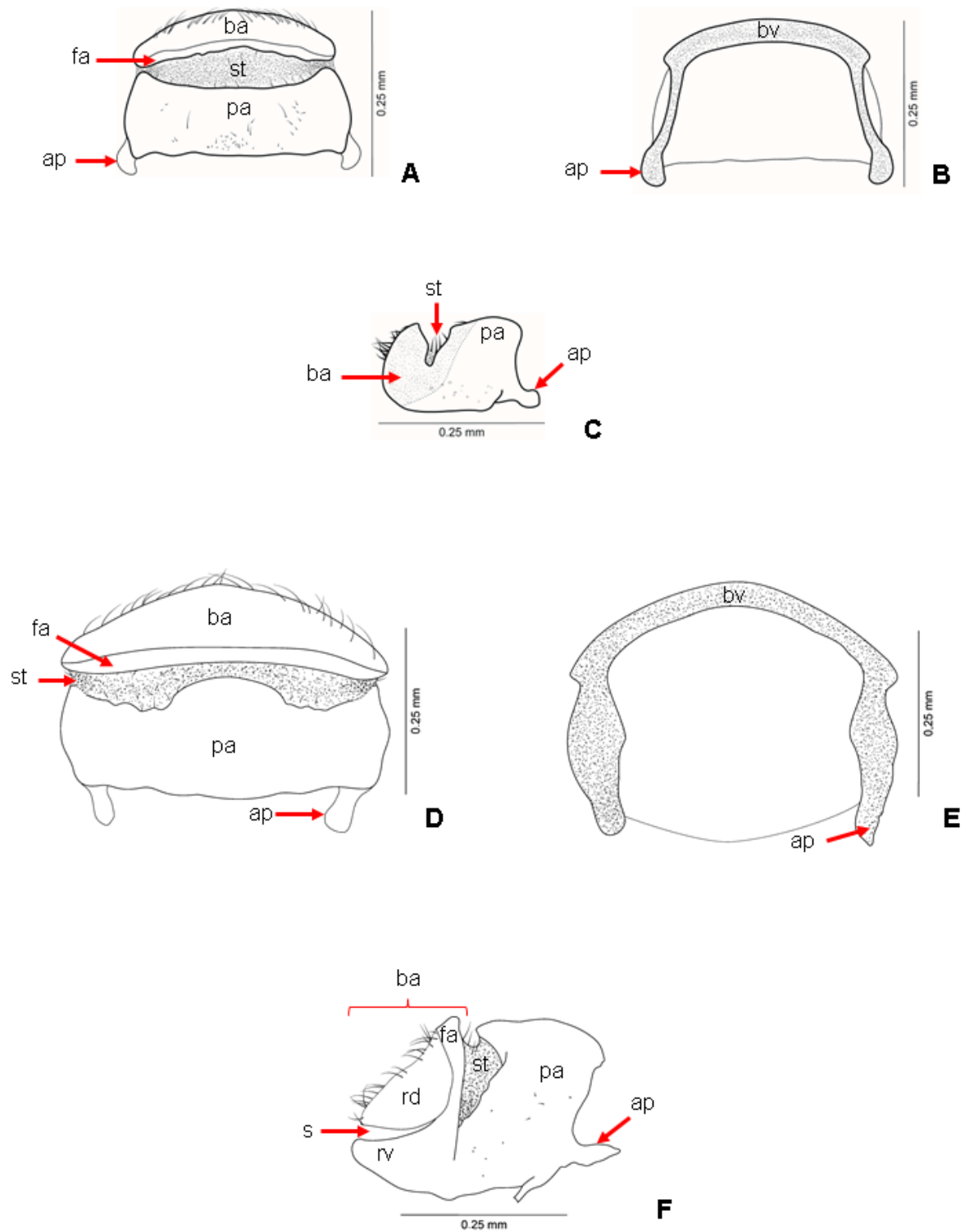


Figura 4. Pigídios em Apioninae. A-C: *Apionini* sp., vistas dorsal, ventral e lateral; D-E: *Trichapion* sp., vistas dorsal, ventral e lateral. Apódemas (ap); borda apical (ba); borda ventral (bv); flange apical (fa); porção anterior do pigídio (pa); região dorsal (rd); região ventral (rv); sulco da borda apical (s); sulco transversal (st).

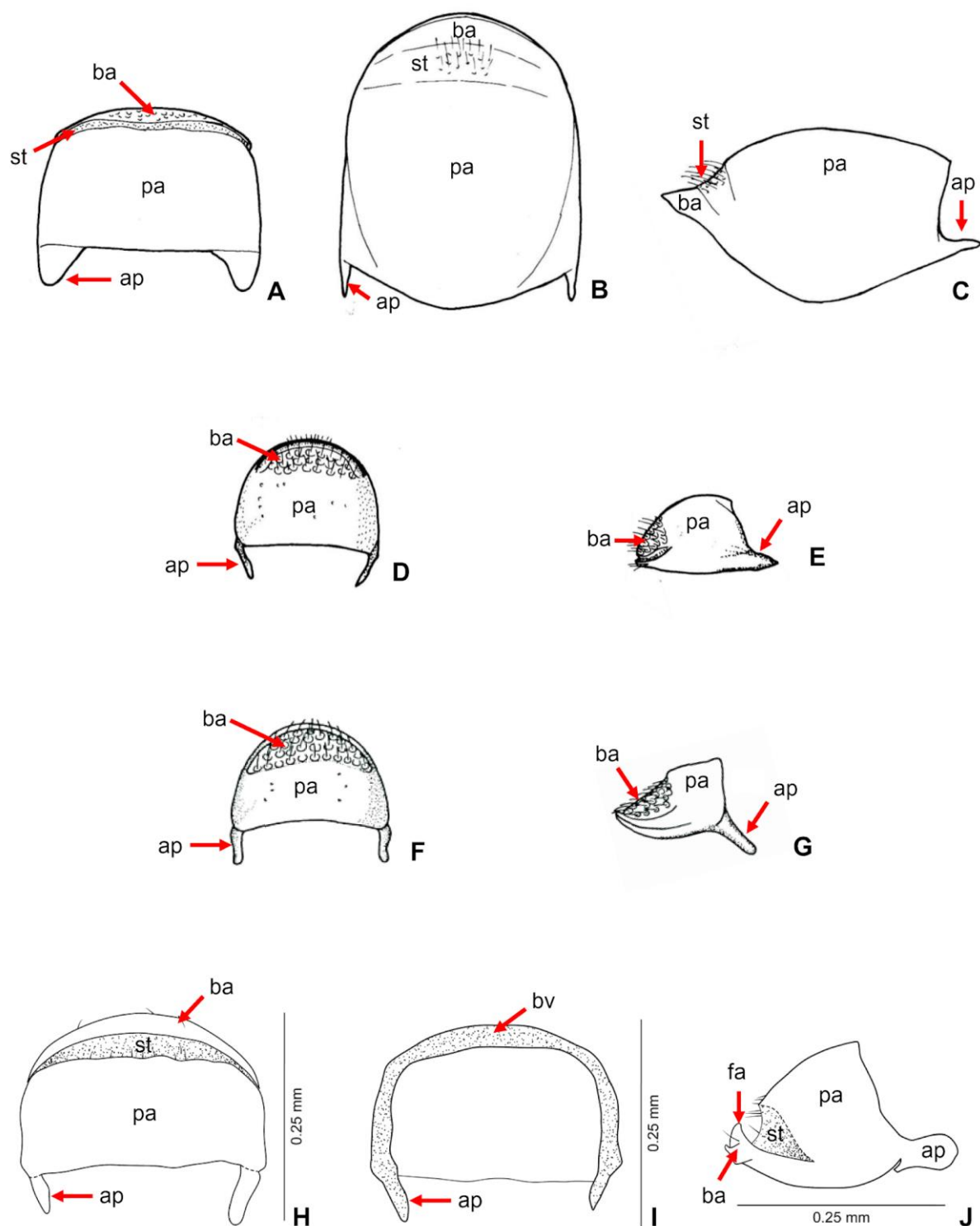


Figura 5. Pigídios em Apioninae. A: *Rhopalapion longirostre*, vista dorsal; B-C: *Pseudapion fulvirostre*, vistas dorsal e lateral; D-E: *Aspidapion (Aspidapion) radiolus*, vistas dorsal e lateral; F-G: *Aspidapion (s.str.) acerifoliae*, vistas dorsal e lateral; H-J: *Malvapion malvae*, vistas dorsal, ventral e lateral. Apódemas (ap); borda apical (ba); borda ventral (bv); flange apical (fa); fóvea dorsal (fvd); porção anterior do pigídio (pa); região ventral (rv); sulco transversal (st). (Figuras: A-E - Alonso-Zarazaga, 1990; F-G - Suppanschitsch, 1996).

Em Aspidapiina [*Alocentron* (Schilsky, 1901) e *Aspidapion* (Schilsky, 1901)], o pigídio é encoberto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; fôvea ausente na porção anterior do pigídio; sulco transversal ausente (Figs. 5E, G) (Alonso-Zarazaga 1990, Suppantischitsch 1996). Borda apical variável, deprimida (Fig. 5G) ou proeminente (Fig. 5E), larga (Figs. 5E, G), pontuada e pubescente, setas com padrão centripetal, sem sulco; sem processo em forma de lingueta; apódemas longos, variam de paralelos (Fig. 5F) a convergentes (Fig. 5D) (Alonso-Zarazaga 1990, Suppantischitsch 1996).

Em Kalcapiina [*Melanapion* (Wagner, 1930), *Kalcapion* (Schilsky, 1906), *Squamapion* (Bokor, 1923), e *Taeniapion* (Schilsky, 1906)], o pigídio é encoberto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito, sem processo em forma de lingueta. Informações sobre a fôvea na porção anterior do pigídio, sulco transversal, flange apical, borda apical e apódemas não estão disponíveis na literatura (Alonso-Zarazaga 1990).

Em Catapiina (*Catapion* Shilsky, 1906), o pigídio é parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; sulco transversal completo; flange apical uniformemente curvada; borda apical distinta e pubescente; sem processo em forma de lingueta. Informações sobre a fôvea na porção anterior do pigídio e apódemas não estão disponíveis na literatura (Alonso-Zarazaga 1990).

Exapiina [*Exapion* Bedel, 1887 e *Lepidapion* (Schilsky, 1906)] possui um pigídio parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; fôvea ausente na porção anterior do pigídio; sulco transversal largo (Figs. 6A, B), completo, com margens proximal e distal não-correspondentes (Figs. 6A, B), margem proximal aparentemente reta (Figs. 6A, B), margem distal côncava (Figs. 6A, B), fôvea ausente no fundo do sulco; flange apical varia de leve (Fig. 6B), a fortemente emarginada (Fig. 6A); borda apical pontuada e pubescente (Figs. 6A, B); sem processo em forma de lingueta; apódemas variam de curtos (Fig. 6A), a longos (Fig. 6B), convergentes (Figs. 6A, B) (Alonso-Zarazaga 1990).

Em Metapiina [*Metapion* (Schilsky, 1906)], pigídio é encoberto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; sulco transversal presente; borda apical distinta, muito elevada; sem processo em forma de lingueta. Informações sobre a fôvea na porção anterior do pigídio, sulco transversal, flange apical e apódemas não estão disponíveis na literatura (Alonso-Zarazaga 1990).

O pigídio em Ixapiina varia de parcialmente exposto em *Ixapion* Roudier & Tempère, 1973 e *Neapion* (*Neotropion*) Alonso-Zarazaga, 1990, a encoberto em *Trichopterapion* (Wagner, 1930) entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; fôvea ausente na porção anterior do pigídio; sulco transversal largo (Fig. 6C), incompleto lateroventralmente (Fig. 6D), com margens proximal e distal não-correspondentes (Figs. 6C, H), margem proximal varia de emarginada (Fig. 6C), a sinuosa (Fig. 6E), margem distal varia de sinuosa (Fig. 6C), a côncava (Fig. 6E); fôvea ausente no fundo do sulco; flange apical variável, elevada (Fig. 6D), com projeção aguda no meio (Fig. 6C), ou uniforme (Fig. 6E); borda apical proeminente (Figs. 6D, G), estreita (Fig. 6G) a larga (Fig. 6D), pontuada e pubescente, setas longas e com padrão centripetal (Fig. 6E), sem sulco; sem processo em forma de lingueta (Fig. 6F); apódemas longos (Figs. 6D, G, J, M), variando de divergentes (Figs. 6E, H, K), a paralelos (Figs. 6E-G) (Alonso-Zarazaga 1990).

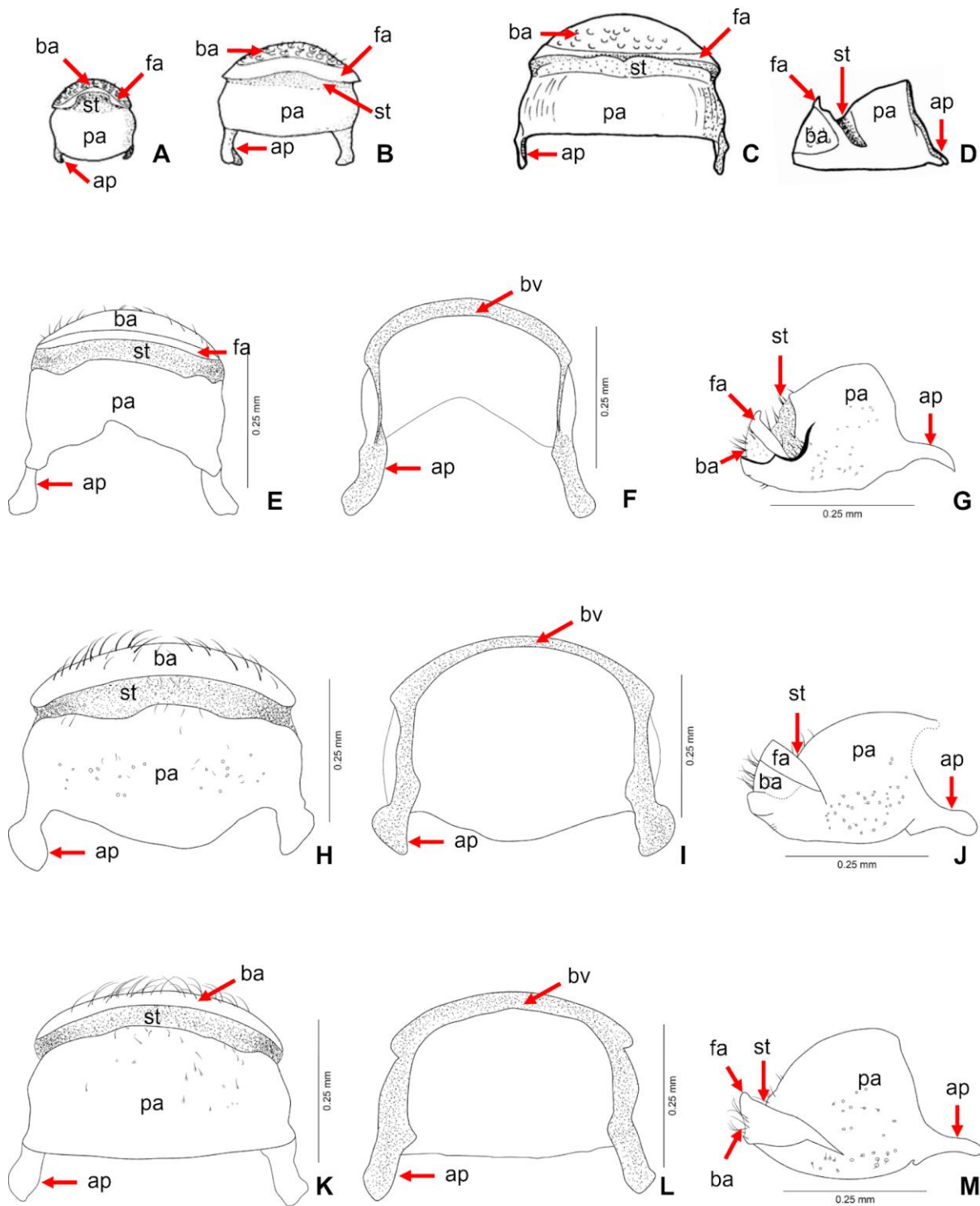


Figura 6. Pigídios em Apioninae. A: *Exapion fuscirostre*, vista dorsal; B: *Lepidapion squamigerum*, vista dorsal; C-D: dorsal *Ixapion variegatum*, vistas dorsal e lateral; E-G: *Trichopterapion holosericeum*, vistas dorsal, ventral e lateral; H-J: *Neapion (Neotropion) diringsi*, vistas dorsal, ventral e lateral; K-M: *Neapion (Neotropion) marquesae*, vistas dorsal, ventral e lateral. Apódemas (ap); borda apical (ba); borda ventral (bv); flange apical (fa); fóvea dorsal (fvd); porção anterior do pigídio (pa); região ventral (rv); sulco transversal (st). (Figuras A-D - Alonso-Zarazaga, 1990).

Necatapion bruleriei (Desbrochers, 1875) tem o pigídio encoberto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; processo em forma de lingueta ausente (Friedman & Freidberg 2007). Informações sobre a fóvea na porção anterior do pigídio, sulco transversal, flange apical, borda apical e apódemas não estão disponíveis na literatura (Friedman & Freidberg 2007).

Ceratapiina tem o pigídio encoberto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito em *Acentrotypus* Alonso-Zarazaga, 1990, *Ceratapion* Schilsky, 1901, *Diplapion* (Reitter, 1916) e *Omphalapion* (Schilsky, 1901); sem processo em forma de lingueta (Alonso-Zarazaga 1990). *Diplapion stolidum* (Germar, 1817) possui sulco transversal largo (Figs. 7A, C), raso, incompleto lateroventralmente (Fig. 7C), com margens proximal e distal correspondentes (Fig. 7A), margem proximal convexa (Fig. 7A), margem distal côncava (Fig. 7A), fóvea ausente no fundo do sulco; flange apical ausente (Figs. 7A, C); borda apical estreita (Fig. 7C), proeminente, glabra, sem sulco; processo em forma de lingueta ausente (Fig. 7B); apódemas longos, convergentes (Figs. 7A, B).

O pigídio em Oxystomatina [*Cyanapion* (Bokor, 1923), *Eutrichapion* (Reitter, 1916), *Hemitrichapion* (Voss, 1959), *Holotrichapion* (Gyórfy, 1956), *Ischnopterapion* (Bokor, 1923), *Mesotrichapion* (Gyórfy, 1956), *Oryxolaemus* Alonso-Zarazaga, 1990, *Oxystoma* Duméril, 1806, e *Pirapion* (Reitter, 1916) *Stenopterapion* Bokor, 1923 e *Synapion ebeninum* (Kirby, 1808)] é parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito; fóvea ausente na porção anterior do pigídio; sulco transversal completo, profundo, variando de estreito a largo (Fig. 7D), margens proximal e distal não-correspondentes, margem proximal varia de levemente emarginada (Fig. 7N), côncava (Fig. 7D) ou sinuosa, margem distal varia de côncava, emarginada ou sinuosa, fóvea ausente no fundo do sulco; flange apical variável, uniformemente arredondada (Fig. 7N), com projeção aguda mediana (Fig. 7D) ou emarginada até o meio da borda apical; borda apical pontuada, pubescente; sem processo em forma de lingueta; apódemas variam de convergentes a divergentes (Alonso-Zarazaga 1990). Em *Coelocephalapion* sp., *Coelocephalapion. praeditum* (Sharp, 1890), *Coelocephalapion. spretissimum* (Sharp, 1890), *Holotrichapion ononis* (Kirby, 1808) e *Pygidiapion zeppelinii*, De Sousa & Mermudes, 2021, a fóvea é ausente na porção anterior do pigídio; sulco transversal varia de completo (Fig. 7P) a incompleto lateroventralmente (Figs. 7J, M), largo (Fig. 7K) ou estreito (Fig. 7N), raso (Fig. 7G) ou profundo (Figs. 7J, M, P), com as margens proximal e distal variando de correspondentes (Figs. 7E, K) a não-correspondentes (Figs. 7H, N), margem proximal sinuosa (Figs. 7H, N) a convexa (Fig. 7E), margem distal côncava (Figs. E, H) a levemente emarginada (Fig. 7K), fóvea ausente no fundo do sulco, exceto em *P. zeppelinii* (Fig. 2E); flange apical variável, uniformemente arredondada (Figs. 6G, J), levemente emarginada (Fig. 7K) ou sinuosa (Fig. 2E); borda apical pontuada, pubescente, setas com padrão centripetal (Figs. 2E; 7H, K, N); borda apical marcada (Figs. 7J, M, P), estreita (Figs. 7G, J) a larga (Figs. 7M, P), sem sulco; processo em forma de lingueta ausente (Figs. 6F, I, L, O); apódemas longos, variando de convergentes (Fig. 6N), divergentes (Fig. 2E) a paralelos (Fig. 6K).

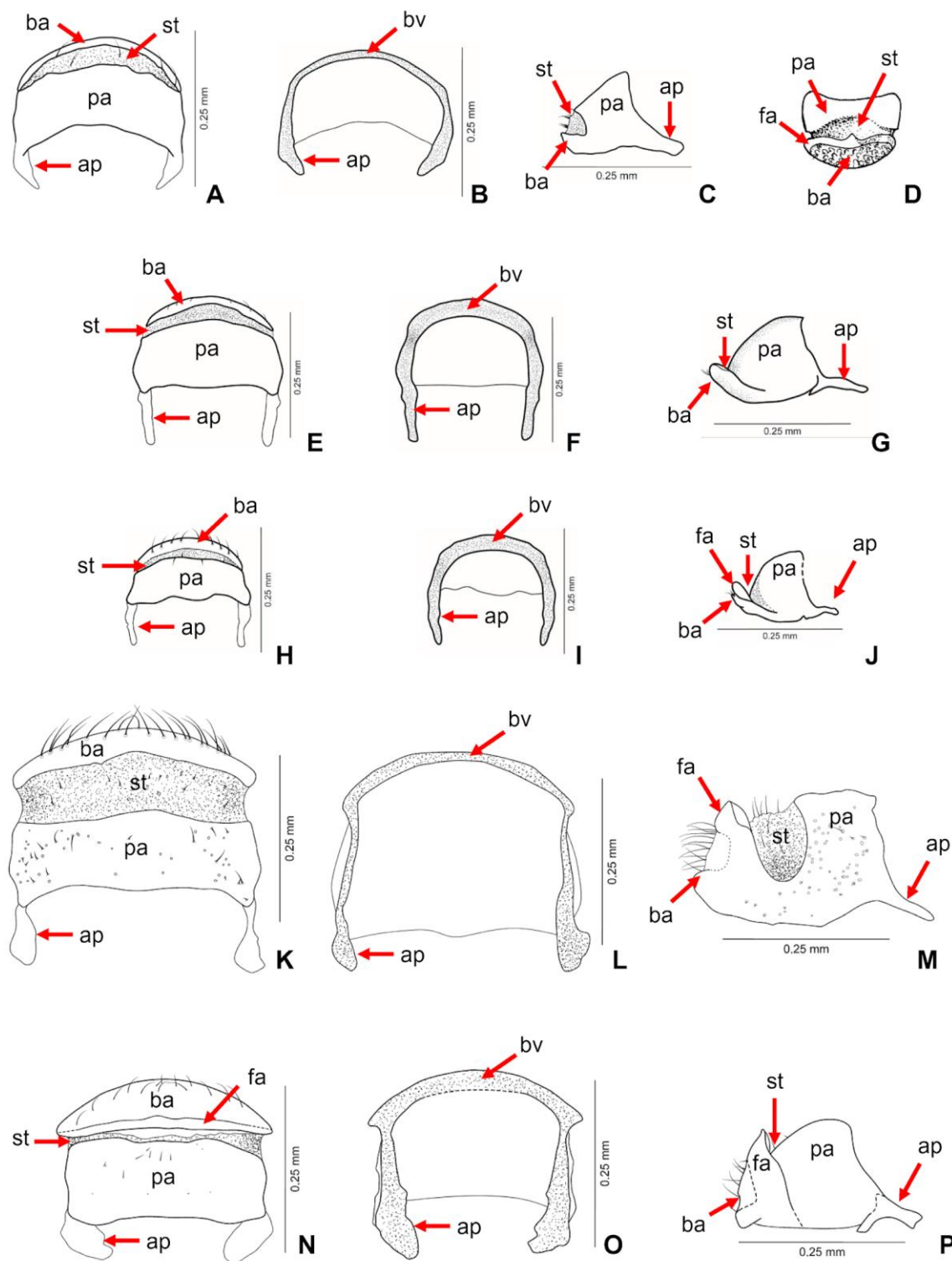


Figura 7. Pigídios em Apioninae. A-C: *Diplapion stolidum*, vistas dorsal, ventral e lateral; D: *Stenopterapion meliloti*, vista dorsal; E-G: *Coelocephalapion praeditum*, vistas dorsal, ventral e lateral; H-J: *Coelocephalapion spretissimum*, vistas dorsal, ventral e lateral; K-M: *Coelocephalapion* sp., vistas dorsal, ventral e lateral; N-P: *Holotrichapion ononis*, vistas dorsal, ventral e lateral. Apódemas (ap); borda apical (ba); borda ventral (bv); flange apical (fa); porção anterior do pigídio (pa); sulco transversal (st). (Figura D - Alonso-Zarazaga, 1990).

4.1.3 Lista de caracteres

O estudo comparado do pigídio para os táxons incluídos nas análises permitiu levantar um total de 65 estados de caracteres, distribuídos em 25 caracteres, sendo 16 binários (seis neomórficos e 10 transformacionais) e nove multiestados, codificados conforme abaixo, e incluídos na matriz de caracteres:

- 1) Pigídio, exposição entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito abdominal: parcialmente exposto (0); encoberto (1).
- 2) Pigídio, porção anterior, fóvea: ausente (0); presente (1).
- 3) Pigídio, sulco transversal: ausente (0); presente (1).
- 4) Pigídio, sulco transversal, comprimento em relação as margens ventrolaterais: completo (0); incompleto medianamente (1); incompleto lateroventralmente (2).
- 5) Pigídio, sulco transversal, largura em vista dorsal: largo (0); estreito (1).
- 6) Pigídio, sulco transversal, profundidade em vista lateral: raso (0); fundo (1).
- 7) Pigídio, sulco transversal, margens proximal e distal, correspondência: correspondentes (0); não-correspondentes (1).
- 8) Pigídio, sulco transversal, margem proximal, formato: reta (0); côncava (1); convexa (2); emarginada (3); sinuosa (4).
- 9) Pigídio, sulco transversal, margem distal, formato: reta (0); côncava (1); convexa (2); emarginada (3); sinuosa (4).
- 10) Pigídio, sulco transversal, fóvea: ausente (0); presente (1).
- 11) Pigídio, flange apical: ausente (0); presente (1).
- 12) Pigídio, flange apical, projeção em vista lateral: fraca (0); forte (1).
- 13) Pigídio, flange apical, forma em vista dorsal: angulada medianamente (0); uniforme (1), com uma emarginação (2); com duas emarginações paramedianas (3).
- 14) Pigídio, borda apical: distinta (0); indistinta (1).
- 15) Pigídio, borda apical, forma em vista lateral: proeminente (0); deprimida (1), plana (2).
- 16) Pigídio, borda apical, revestimento: glabro (0); pubescente (1).
- 17) Pigídio, borda apical, revestimento, comprimento das setas: curtas (0); longas (1).
- 18) Pigídio, borda apical, revestimento, orientação das setas (vista dorsal): centripetal (0); centrifugal (1); cefalizada (2); caudada (3).
- 19) Pigídio, borda apical, sulco: ausente (0); presente (1).
- 20) Pigídio, borda apical, largura: estreita (0); larga (1).
- 21) Pigídio, borda ventral, processo em forma de lingueta: ausente (0); presente (1), vestigial (2).
- 22) Pigídio, borda ventral, processo em forma de lingueta, formato: semicircular (0); semirretangular (1).
- 23) Pigídio, borda ventral, apódemas: inconspícuo (0); conspícuo (1).
- 24) Pigídio, borda ventral, apódemas, comprimento: vestigiais (0); curtos (1); longos (2).
- 25) Pigídio, borda ventral, apódemas, orientação: convergente (0); divergente (1); paralela (2).

4.2 Análises Filogenéticas

Os resultados da reconstrução filogenética, baseados em dados moleculares de 170 táxons (espécies e morfoespécies) e no conjunto de 25 caracteres morfológicos do pigídio foram sumarizados em uma árvore de Máxima Verossimilhança (ML) (árvore completa), contendo medidas de suporte nos ramos (*Ultrafast bootstrap* - UFBoot) (Fig. 8). A topologia obtida por meio da árvore de restrição (*Constraint tree*), apresenta as mesmas relações de parentesco discutidas por Winter *et al.* (2017) entre os táxons de Brentidae. A única morfoespécie representante de Apioninae da região Neotropical (Apionini sp.), incluída no presente estudo, foi inferida como táxon irmão de *Trichapion centrale*+(*T. commodum*+*Betulapion simile*) (UFBoot=61), sendo esse clado correspondente à subtribo Trichapiina (UFBoot = 76).

Os resultados da reconstrução filogenética baseados em dados moleculares de 26 táxons (subfamílias, tribos e subtribos) e no conjunto de 10 caracteres morfológicos do pigídio foram sintetizados em uma árvore simplificada de Máxima Verossimilhança (ML) (árvore *pruned*; Fig. 9), com todos os ramos apresentando valores de suporte UFBoot igual a 100. A topologia obtida por meio da *Constraint tree* (árvore de restrição), demonstra as mesmas relações de parentesco discutidas por Winter *et al.* (2017) entre os táxons de Brentidae.

4.3 Análises de Reconstrução Ancestral

Foram realizadas duas análises de reconstrução ancestral: a primeira utilizou a matriz completa e incluiu 170 táxons e 25 caracteres, cujos resultados se encontram no Apêndice 7; e a segunda utilizou a matriz simplificada (*pruned*) e incluiu 26 táxons e 10 caracteres, dentre esses, quatro caracteres que apresentaram mais que 75% dos dados ausentes (*missing data*) ou expressaram uma distribuição constante/uniforme, não serão apresentados e/ou discutidos, tendo em vista a ausência de informações e a incerteza atribuída a essas reconstruções (Apêndice 8). Desta forma, os caracteres abaixo relacionados e seus respectivos estados serão discutidos:

1. Pigídio, exposição entre a borda apical dos élitros e 5º ventrito: parcialmente exposto (0); encoberto (1).
2. Pigídio, sulco transversal: ausente (0); presente (1).
3. Pigídio, flange apical: ausente (0); presente (1).
4. Pigídio, borda apical: distinta (0); indistinta (1).
5. Pigídio, borda apical, revestimento: glabro (0); pubescente (1).
6. Pigídio, borda ventral, processo em forma de lingueta: ausente (0); presente (1), vestigial (2).

O pigídio parcialmente exposto (Fig. 10A) é o estado de caráter plesiomórfico inferido para o ancestral hipotético do clado Apionini. O pigídio encoberto (Fig. 10A) é reconstruído como um caráter homoplástico e ocorre nos clados não relacionados: Antliarhinitae, Malvapiina+ (Kalcapiina+Aspidapiina) e N.N. (*Necatapion bruleriei*)+Ceratapiina.

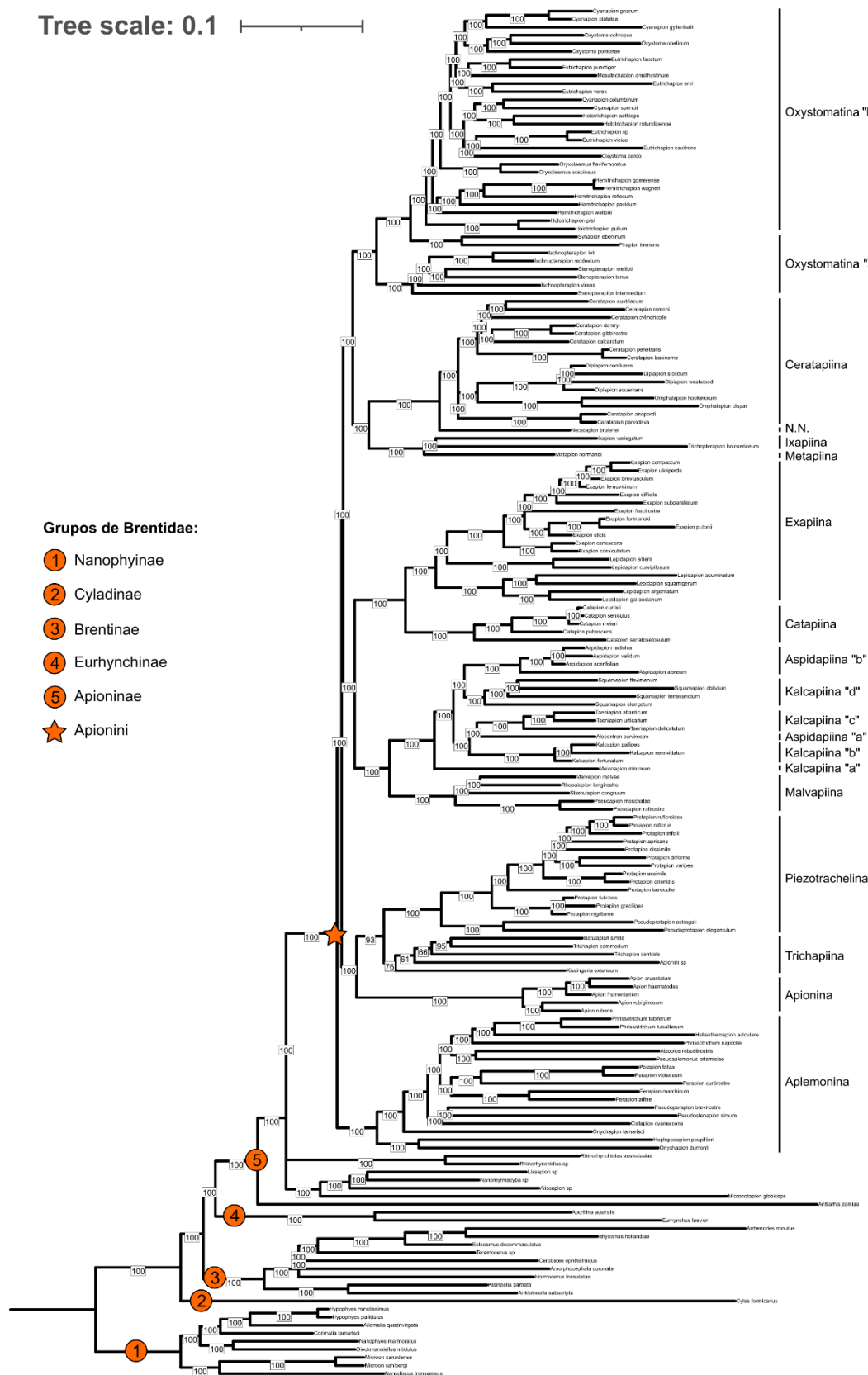


Figura 8. Árvore filogenética de referência resultante da análise de máxima verossimilhança no IQ-Tree. Círculos com números indicam as subfamílias: (1) Nanophyinae; (2) Cyladinae; (3) Brentinae; (4) Eurhynchinae; e (5) Apioninae. Estrela indica o clado Apionini, retângulos brancos contêm os valores de suporte *Ultrafast bootstrap* (UFBoot), aspas indicam os grupos não-monofiléticos.

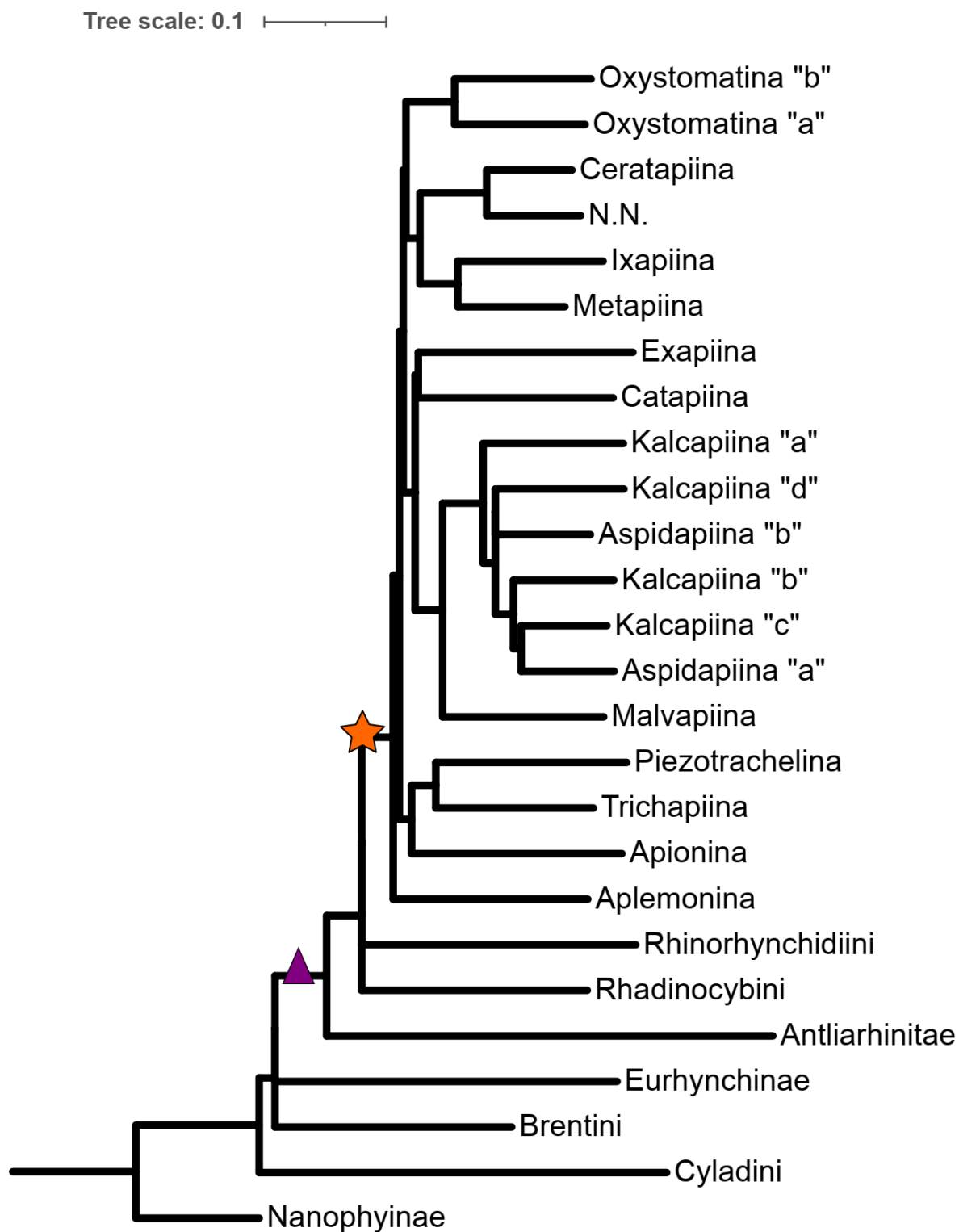


Figura 9. Árvore filogenética simplificada (*pruned*) de referência, resultante da análise de máxima verossimilhança no IQ-Tree. Os valores de *Ultrafast bootstrap* (UFBoot) foram iguais a 100 para todos os ramos. Estrela laranja indica o clado Apionini, triângulo lilás indica o clado Apioninae, aspas indicam os grupos não-monofiléticos.

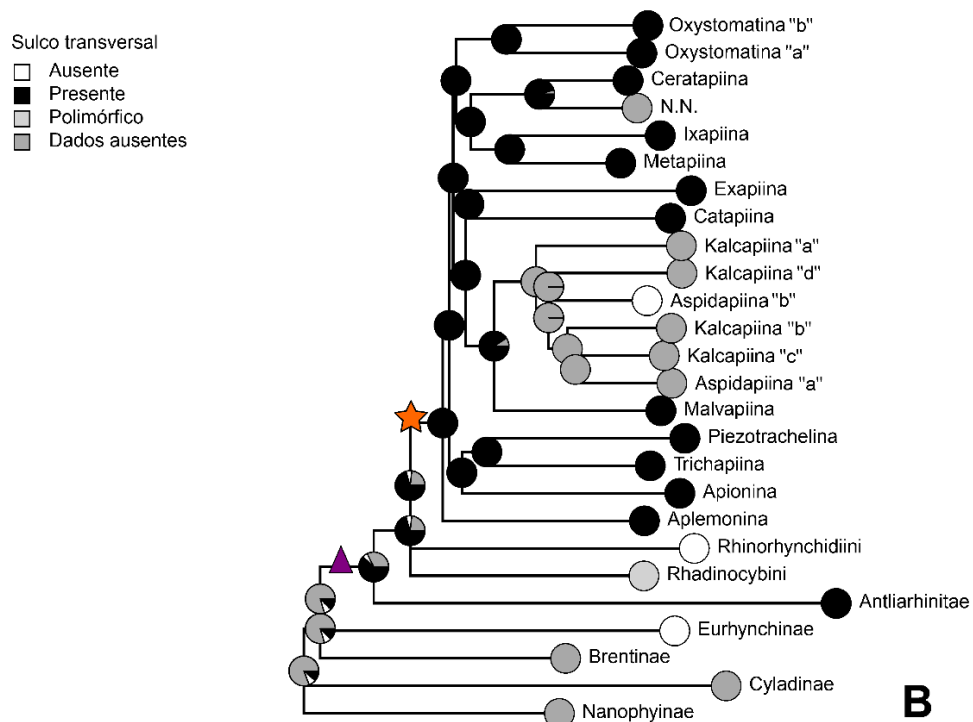
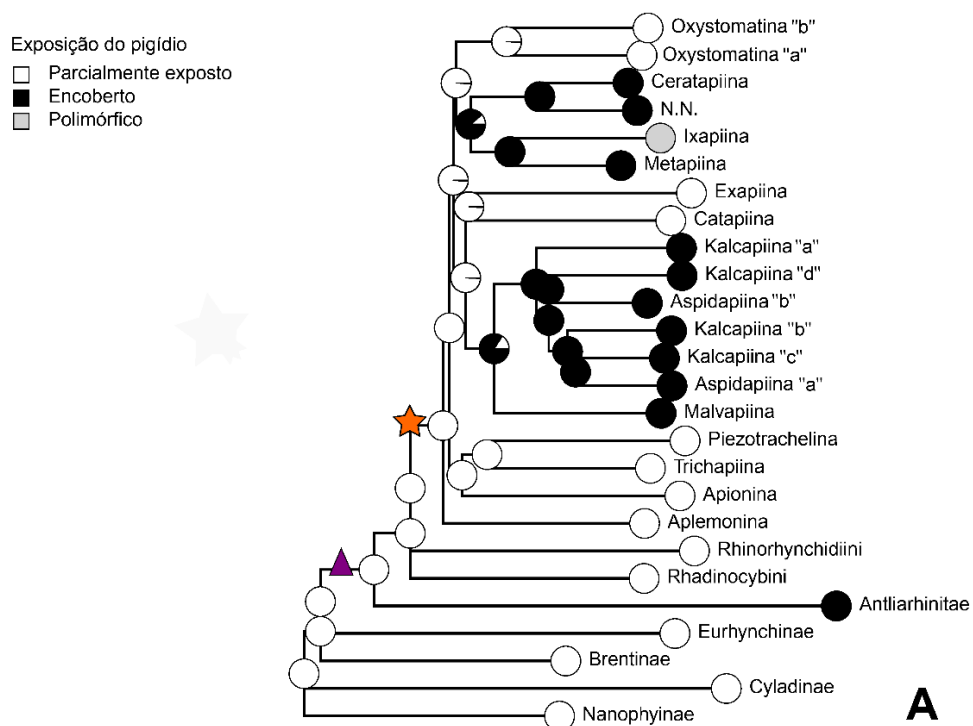


Figura 10. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio selecionados (A e B) para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós. Estrela laranja indica o clado Apionini, triângulo indica o clado Apioninae, aspas indicam os grupos não-monofiléticos.

O sulco transversal presente (Fig. 10B) é inferido como o estado de caráter plesiomórfico para o ancestral hipotético do clado Apionini. O sulco transversal ausente (Fig. 10B) é considerado como o estado de caráter apomórfico e ocorre no clado referente à subtribo Aspidapiina.

A presença de flange apical (Fig. 11A) é reconstruída como o estado de caráter plesiomórfico para o ancestral hipotético do clado Apionini. A flange apical ausente (Fig. 11A) é inferida como o estado de caráter apomórfico e ocorre no clado Ceratapiina.

A borda apical distinta (Fig. 11B) é inferida como o estado de caráter plesiomórfico para o ancestral hipotético do clado Apionini. O revestimento da borda apical pubescente (Fig. 12A) é considerada como o estado de caráter plesiomórfico para o ancestral hipotético do clado Apionini. O revestimento da borda apical glabro (Fig. 12A) é recuperado como o estado de caráter apomórfico, ocorrendo no clado Ceratapiina. O clado Malvapiina é inferido como polimórfico para este caráter.

A ausência do processo em forma de lingueta (Fig. 12B) é inferido como o estado de caráter apomórfico para o ancestral hipotético do clado Apionini. A presença do processo em forma de lingueta (Fig. 12B) é considerado o estado plesiomórfico.

5 DISCUSSÃO

A única hipótese de relacionamento evolutivo para o clado Apionini foi elaborada com base em dados moleculares (Winter *et al.* 2017). Esse estudo revelou que a delimitação de Aspidapiitae e Apionitae, e o estabelecimento das relações de parentesco, baseados em padrões gerais e tipos de pigídio são inconsistentes e incongruentes. Desta forma, são apresentadas, pela primeira vez, hipóteses evolutivas para o clado Apionini, fundamentadas em dados morfológicos comparativos do pigídio entre os táxons/subtribos de Apionini, e discutidas considerando o estado da arte do conhecimento disponível para Apioninae.

Os dados morfológicos levantados, combinados com uma hipótese filogenética baseada em dados moleculares, permitiram inferir mudanças evolutivas e propor uma nova interpretação morfológica do pigídio pautada em 25 caracteres, que devem ser utilizados de forma padronizada em estudos taxonômicos, e testados em conjunto com outros caracteres morfológicos em futuros estudos evolutivos de Apioninae, Brentidae e Curculionoidea.

Os resultados apresentados propõem, de forma inédita, uma hipótese sobre a possível condição ancestral do pigídio para o ancestral comum hipotético dos Apionini, apoiada em seis estados de caracteres: pigídio parcialmente exposto entre a borda apical dos élitros e margem do 5º ventrito (Fig. 10A); sulco transversal presente (Fig. 10B); flange apical presente (fig. 11A); borda apical distinta (Fig. 11B), pubescente (Fig.12A); e processo em forma de lingueta ausente (Fig. 12B). Os estados de caracteres que representam a condição apomórfica do pigídio em Apionini são: pigídio encoberto entre a borda apical dos élitros e margem do 5º ventrito (Fig.10A); sulco transversal ausente (Fig. 10B); flange apical ausente (Fig. 11A); e borda apical glabra (Fig. 12A). Estes resultados divergem de estudos anteriores (Alonso-Zarazaga 1989, 1990, 2004, Wanat 1995, 2001), nos quais o estado plesiomórfico do pigídio foi descrito como encoberto entre o ápice dos

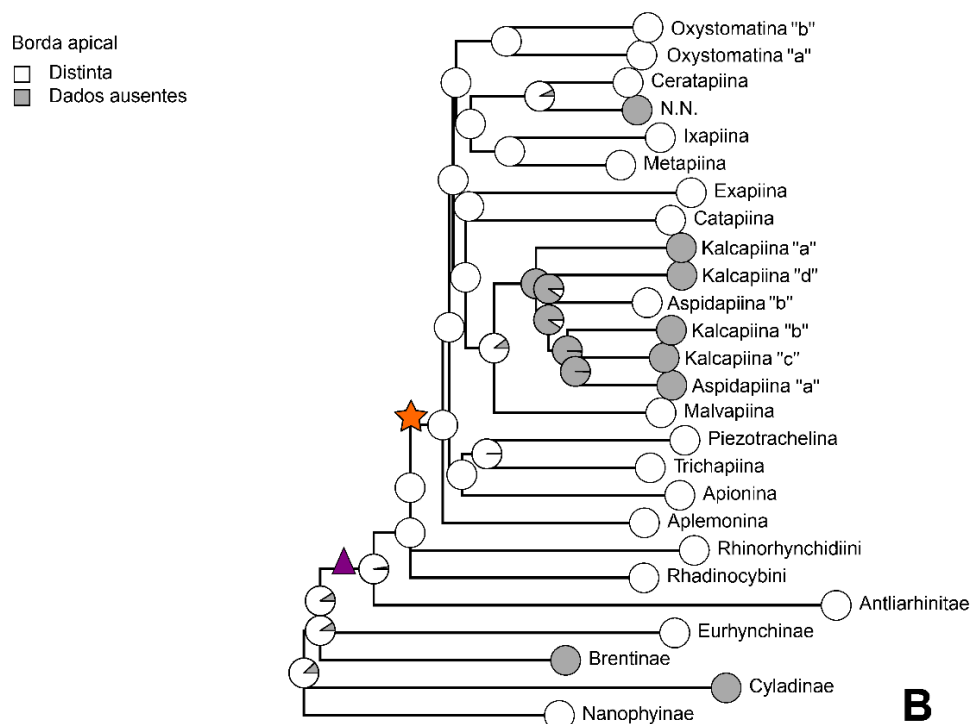
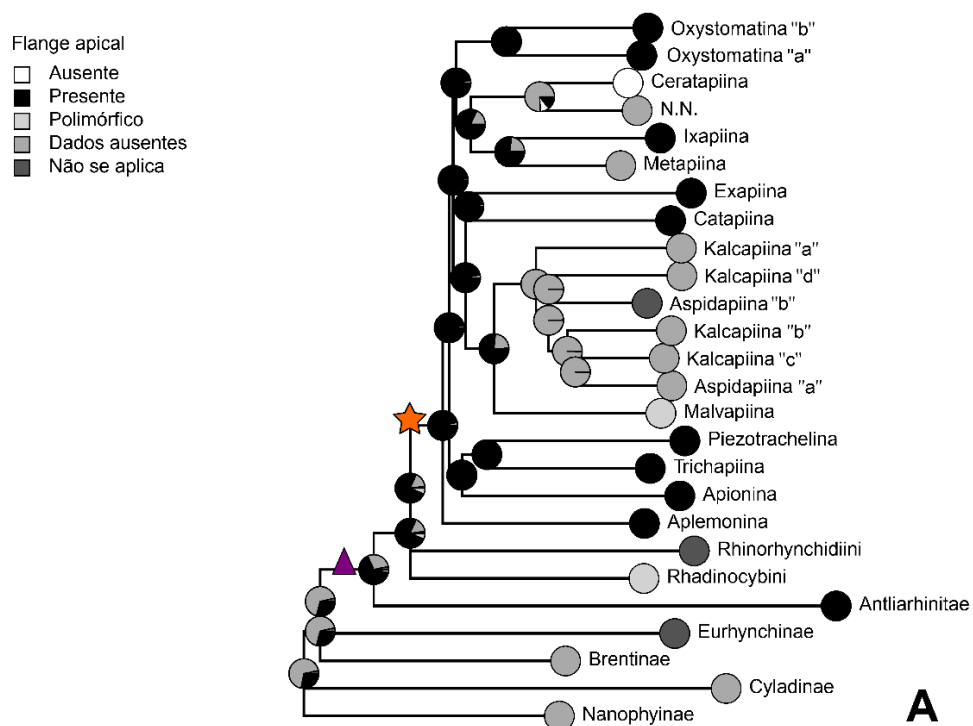


Figura 11. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio selecionados (A e B) para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós. Estrela laranja indica o clado Apionini, triângulo lilás indica o clado Apioninae, aspas indicam os grupos não-monofiléticos.

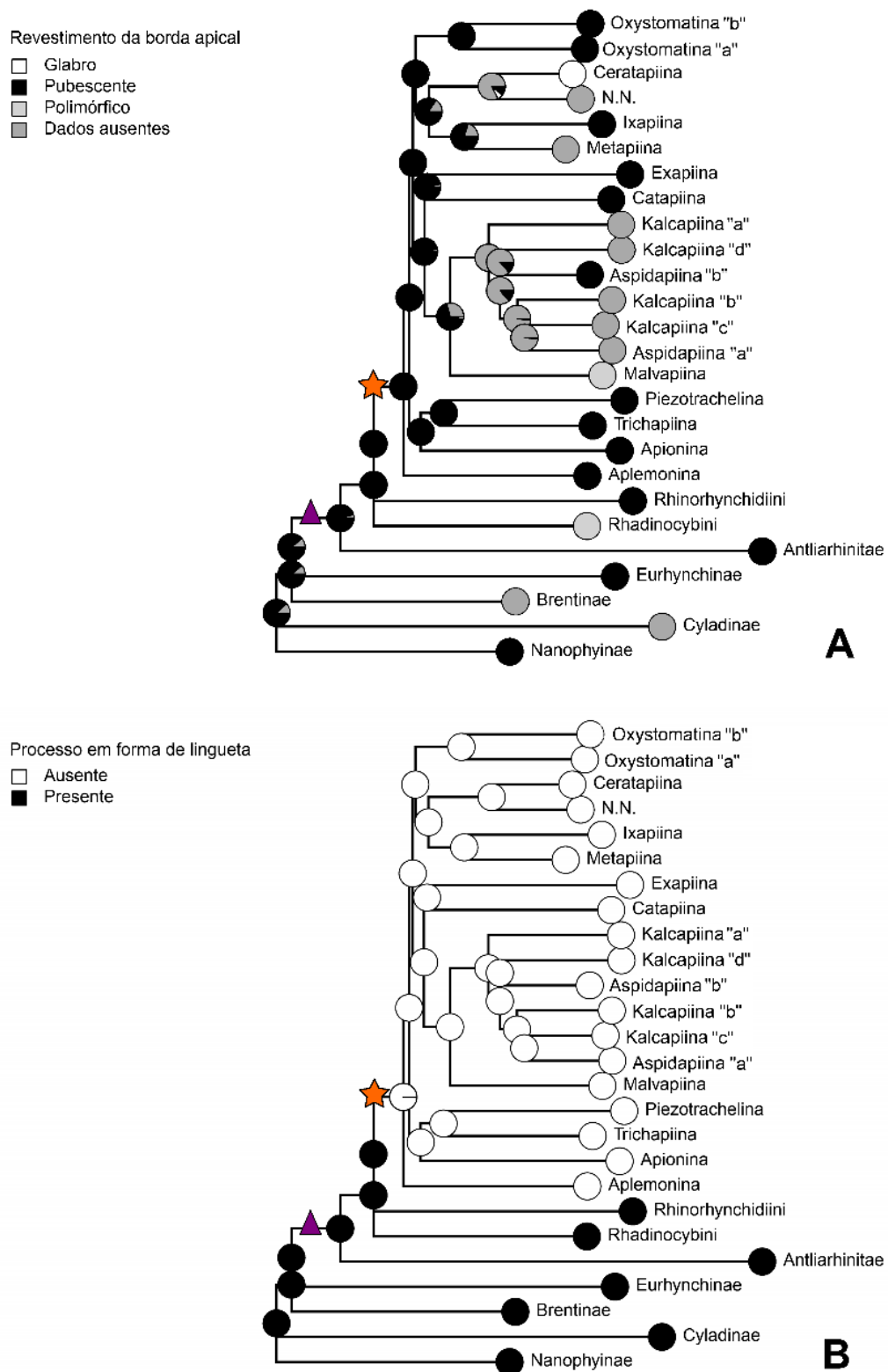


Figura 12. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio selecionados (A e B) para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós. Estrela laranja indica o clado Apionini, triângulo lilás indica o clado Apioninae, aspas indicam os grupos não-monofiléticos.

élitros e margem do 5º ventrito e com sulco transversal fraco. Além disso, é plausível que a condição plesiomórfica do pigídio em Apionini, seja o pigídio parcialmente exposto, uma vez que, grupos basais de Curculionoidea apresentam o pigídio total ou parcialmente exposto entre o ápice dos élitros e 5º ventrito abdominal (e.g. Bruchinae, Anthribidae, Attelabidae) (Arnett *et al.* 2002, Mermudes & Leschen 2014, Morse 2014, Riedel 2014, McKenna *et al.* 2019).

O pigídio encoberto foi recuperado como estado derivado e, provavelmente, considerado uma sinapomorfia do clado Malvapiina+(Aspidapiina+Kalcapiina) (Fig. 10A). Este resultado reforça a indicação de unificação de Aspidapiina+Kalcapiina à medida que novas análises possam ser realizadas incluindo maior amostragem de táxons representativos desse clado polifilético (Winter *et al.* 2017, Wanat & Poussereau 2019). Além disso, o sulco transversal ausente é inferido como apomórfico para *Aspidapion* (clado Aspidapiina b) (Fig. 3, Apêndice 7), e pode ser uma condição para outros gêneros não testados, a exemplo de *Anacrapion wanati* Mazur, 2011 (Malvapiina).

No clado (Metapiina+Ixapiina)+(Ceratapiina+N.N) (Fig. 10A), o pigídio encoberto também foi recuperado como estado derivado, e o pigídio parcialmente exposto presente em *Ixapion variegatum* (Ixapiina) é inferido como uma reversão (Fig. 1, Apêndice 7). Em *Neapion* (Ixapiina), gênero Neotropical não incluído nas análises, mas estudado morfologicamente, o pigídio também é parcialmente exposto. Estes resultados divergem de Alonso-Zarazaga (1990), que incluiu *Prototrichapion* em Ixapiina, e considerou o pigídio do tipo aspidapionine, ou seja, encoberto, como uma reversão secundária. Atualmente, o gênero *Prototrichapion* é alocado na subtribo monotípica Prototrichapiina Wanat, 1995. Os resultados, embora preliminares, evidenciam a problemática de inferir sobre o caráter e estado ancestral do pigídio em Ixapiina, pois, representantes do gênero *Neapion* e *Prototrichapion* não foram incluídos neste e nem em estudos evolutivos anteriores.

A presença da flange apical (Fig. 11A) foi recuperada como uma condição plesiomórfica de Apionini. A ausência da flange apical (Fig. 11A) é uma condição apomórfica e, também, homoplástica que ocorre nos seguintes táxons: *Diplapion* (Ceratapiina), *Rhopalapion* (Malvapiina) e *Pseudapion* (Malvapiina). Devido à ausência de informações e a quantidade de homoplasias, não foi possível gerar, coerentemente, uma reconstrução do estado de caráter da forma da flange apical. Contudo, essas informações podem ser úteis para delimitar gêneros, como ocorre em *Pseudaplemonus*, que apresenta a flange apical com duas emarginações paramedianas (Fig. 3D), característica não observada em outros táxons estudados e que pode ser uma apomorfia do gênero.

O pigídio com borda apical distinta (Fig. 11B), provavelmente, de acordo com os resultados de reconstruções ancestrais, se trata de um estado plesiomórfico em Apionini. Devido a ausência de informações para muitos táxons, não foi possível gerar uma hipótese de condição apomórfica. Também não foi possível inferir o estado ancestral da forma da borda apical (Fig. 15, Apêndice 7). A borda apical glabra (Fig. 16, Apêndice 7) foi reconstruída como um estado de caráter homoplástico, ocorrendo nos gêneros *Diplapion* (Ceratapiina) e *Pseudapion* (Malvapiina). Embora esse caráter não indique relações de parentesco, ele pode ser usado na delimitação desses gêneros.

As mudanças evolutivas do pigídio mapeadas e discutidas para o clado Apionini podem ser ampliadas para Apioninae dependendo do caráter discutido, hipótese analisada (e.g. Wanat 2001, Winter *et al.* 2017) e táxon comparado. Alguns táxons não incluídos em análises moleculares, mas

testados previamente com dados morfológicos, a exemplo de Cybebitae, Mecolenitae, Myrmacielitae, Chilapiini, Noterapiini e Podapiini (Wanat 2001), apresentam caracteres morfológicos com estados plesiomórficos e considerados mais basais que Apionini. Outros não incluídos em estudo evolutivos prévios, também são informativos por apresentarem caracteres morfológicos presumidamente plesiomórficos, tais como Rhynchitapiini, Apodytapiini, Lepanomini e Setapiini (Wanat 2021). Com base nestas informações e resultados apresentados, o pigídio com ausência do processo em forma de lingueta (Fig.12B) é inferido como estado apomórfico e conservado entre as subtribos de Apionini. Esse estado de caráter, juntamente com a presença de um sistema de acoplamento apical dos élitros (Wanat 2001, 2021), podem ser utilizados como evidências morfológicas para delimitar e sustentar a monofilia de Apionini. A ausência do processo em forma de lingueta, juntamente com outros caracteres compartilhados com Apionini, sustentam Podapiini como grupo irmão de Apionini (Aspidapiitae+Apionitae *sensu* Wanat 2001). Por outro lado, o sistema de acoplamento apical dos élitros é ausente em Podapiini, assim como em Rhinorhynchidiini, tribo considerada grupo-irmão de Apionini (Winter *et al.* 2017). Em Rhinorhynchidiini o pigídio com processo em forma de lingueta foi considerado como estado de caráter plesiomórfico, ocorrendo também em prováveis grupos próximos de Rhinorhynchidiini, como Chilapiini e Noterapiini, demonstrando ser um estado de caráter conservado nos clados mais basais em relação a Apionini.

A ausência de estudos filogenéticos fundamentados em dados morfológicos levou a inconsistências na divisão dos táxons, principalmente na delimitação de supertribos, sendo esta, uma questão considerada não resolvida para Apioninae. Devido a isso, Wanat (2021) propôs para Apioninae o abandono do uso de algumas supertribos e a utilização temporária de um sistema de classificação com táxons a nível de tribo, até que novos estudos e hipóteses filogenéticas possam ser propostos com uma maior amostragem de táxons representativos de linhagens de todas as regiões biogeográficas conhecidas. Nesse sentido, e com base nos resultados apresentados, é sugerido o abandono temporário do uso de Apionitae (*sensu* Bouchard *et al.* 2011), por incluir gêneros que compõem tribos e clados distintos (e.g. Chilapiini, Noterapiini, Podapiini e Rhinorhynchidiini), que são morfologicamente diferentes e com um conjunto de caracteres plesiomórficos em relação aos gêneros alocados em Apionini (e.g. Wanat 2001, Winter *et al.* 2017).

Muitos caracteres foram considerados não informativos por apresentarem grande variação entre e dentro dos diferentes táxons de Apionini, a exemplo do pigídio com sulco transversal variando de incompleto a completo lateroventralmente nas subtribos Aplemonina, Trichapiina, Ixapiina, Ceratapiina e Oxystomatina (Alonso-Zarazaga 1990). Outros caracteres não informativos são exclusivos de táxons não relacionados filogeneticamente tais como: projeção mediana na margem proximal do pigídio (Fig. 4D); presença de uma fóvea no fundo do sulco transversal em *Pseudaplemonus limonii* (Kirby, 1808) (Aplemonina), *Pygidiapion zeppelinii* (Fig. 2E) (Oxystomatina) e *Flavopodapion gilvipes* (Gemminger, 1871) (Aspidapiina) (Figs. 21, 22, Wang *et al.* 2013); a presença de um sulco na borda apical do pigídio em *Myrmacyba postcallosa* (Rhadynocybini) (Figs. 2G, H), espécie com distribuição em Nova Guiné e Sulawesi (Wanat 2001), e em *Trichapion* sp. (Trichapiina) (Fig. 4F), com distribuição na Região Neotropical; presença de fóvea na região dorsal do pigídio em *Nanophyes* (Nanophyinae) (Fig. 2A) e *Hopoplodapion kirschi* (Aplemonina) (Fig. 3E).

De um modo geral, a reinterpretação dos caracteres do pigídio e os resultados apresentados demonstraram que o uso dos tipos de pigídio na delimitação de táxons e na proposição de relações de parentescos entre os Apionini são inconsistentes com a hipótese filogenética discutida, pois, os tipos de pigídio reúnem caracteres plesiomórficos independentes (e.g. pigídio parcialmente exposto, com sulco transversal, com processo em forma de lingueta) que demonstraram ser conservados entre linhagens mais basais, *versus* caracteres considerados mais derivados (e.g. pigídio encoberto, com ausência de sulco transversal, processo em forma de lingueta ausente), e conservados nas linhagens apicais, ou seja, na tribo e subtribos de Apionini. Além disso, devido a ausência de informações morfológicas do pigídio para muitos táxons estudados, é necessário que estudos futuros incluam redescrições e descrições detalhadas sobre a morfologia do pigídio, as quais são fundamentais para a delimitação de táxons para elucidação da evolução morfológica e das relações de parentesco entre as linhagens que compõem Apioninae.

6 CONCLUSÕES

Este é o primeiro estudo a abordar a morfologia detalhada do pigídio em Apionini, e permitiu levantar 25 caracteres e 65 estados de caracteres, os quais demonstraram mudanças evolutivas do clado Apionini, e são essenciais para estudos taxonômicos e filogenéticos de Apioninae, Brentidae e Curculionoidea.

Embora preliminares, os resultados das reconstruções ancestrais permitiram recuperar a condição plesiomórfica do pigídio para o ancestral dos Apionini, apoiada nos seguintes caracteres: pigídio parcialmente exposto entre os ápices elitais e a margem do 5º ventrito; presença do sulco transversal; borda apical distinta, pontuada e pubescente; presença da flange apical; e ausência do processo em forma de lingueta.

Os dados moleculares combinados com os caracteres morfológicos do pigídio, permitiram inferir a posição filogenética de Apionini sp., um provável gênero novo, alocado na subtribo Trichapiina.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso-Zarazaga, M.A. 1989. Revision of the supraspecific taxa in the Palaearctic Apionidae Schoenherr, 1823. 1. Introduction and subfamily Nanophyinae Seidlitz, 1891 (Coleoptera, Curculionoidea). *Fragmenta Entomologica*, 21 (2): 205-262.
- Alonso-Zarazaga, M.A. 1990. Revision of the supraspecific taxa in the Palaearctic Apionidae Schoenherr, 1823 (Coleoptera, Curculionoidea). 2. Subfamily Apioninae Schoenherr, 1823: introduction, keys and descriptions. *Graellsia*, 46: 19-156.
- Alonso-Zarazaga, M.A. 2014. 3.6.4 Nanophyinae Gistel, 1848. 416-423. In: Leschen, R.A.B. & Beutel, R.G. (Eds). *Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin, Boston, 675 pp. (Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta).
- Alonso-Zarazaga, M.A., & Wanat, M. 2014. 3.6.3 Apioninae, Schoenherr, 1823. , 395-415. In: Leschen, R.A.B. & Beutel, R.G. (Eds). *Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin, Boston. 675 pp. (Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta).
- Alonso-Zarazaga, M.A., Barrios, H., Borovec, R., Bouchard, P., Caldara, R., Colonnelli, E., Gültekin, L., Hlavák, P., Korotyaev, B., Lyal, C.H.C., Machado, A., Meregalli, M., Pierotti, H., Ren, L., Sánchez-Ruiz, M., Sforzi, A., Silfverberg, H., Skuhrovec, J., Trýzna, M., Velázquez de Castro, A.J., & N.N., Yunakov. 2017. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. *Monografías electrónicas SEA*, 8, (1).
- Arnett, Jr., Ross, H., Thomas, M.C., Skelley, P.E., & J.H., Frank. 2002. *American beetles: Vol 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press LLC. 880 pp.
- Bollback, J.P. 2006. SIMMAP: Stochastic character mapping of discrete traits on phylogenies. *BMC Bioinform.* 7:1–7.
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A.E., Alonso-Zarazaga, M.A., Lawrence, J.F., Lyal, C.H.C., Newton, A.F., Reid, C.A.M., Schmitt, M., Slipnski, A.S., & A.B.T., Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 88: 1-972.
- Brazeau, M.D. 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. *Biol. J. Linn. Soc.* 104: 489–498.
- Crowson, R.A. (1955). *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. N. Lloyd, London. 187 pp.
- De Sousa, W.O., Ribeiro-Costa, C.S., & G.H, Rosado-Neto. 2019. A preliminary overview of the Brazilian Apioninae (Coleoptera: Brentidae) with an illustrated key for genera, and a checklist with distribution information. *Biota Neotropica*, 19 (4): e20190813.
- Farrell, B.B. 1998. "Inordinate fondness" explained: why are there so many beetles? *Sciense*, 281: 555-559.
- Felsenstein, J. 1973. Maximum Likelihood and Minimum-Steps Methods for Estimating Evolutionary Trees from Data on Discrete Characters. *Systematic Biology*, 22: 240–249.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17: 368–376.

- Felsenstein, J. 2004. Inferring Phylogenies. Second Edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Fitch, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406–416.
- Forey, P.L.; Kitching, I.J. 2014. Experiments in coding multistate characters. In: *Homology and systematics*. CRC Press. p. 54-80.
- Friedman, A.L.L., & Freidberg, A. 2007. The Apionidae of Israel and the Sinai Peninsula (Coleoptera: Curculionoidea). *Israel Journal of Entomology*, 37: 55-180.
- Gunter, N.L., Oberprieler, R.G., & S.L., Cameron. 2016. Molecular phylogenetics of Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea): exploring relationships in a hyperdiverse lineage through comparison of independent analyses. *Austral Entomology*, 55(2): 217-233.
- Hillis, D.M. 1995. Approaches for assessing phylogenetic accuracy. *Systematic Biology*, 44: 3–16.
- Hoang, D.T., Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, B.Q., & L.S., Vinh. 2018. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Mol. Biol. Evol.* 35: 518–522.
- Huelsenbeck, J.P., Nielsen, R., & J.P., Bollback. 2003. Stochastic mapping of morphological characters. *Syst. Biol.* 52:131–138.
- Joy, J.B., Liang, R.H., McCloskey, R.M., Nguyen, T. & A.F., Poon. 2016. Ancestral Reconstruction. *PLOS Computational Biology*, 12, e1004763.
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B.Q., Wong, T.K.F., von Haeseler, A. & L.S., Jermini. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature methods*, 14: 587–589.
- Katoh, K., & Standley, D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular biology and evolution*, 30(4): 772-780.
- Kissinger, D.G. 1968. Curculionidae subfamily Apioninae of North and Central America with reviews of the world genera of Apioninae and world subgenera of *Apion* Herbst (Coleoptera). *Taxonomic Publications*, South Lancaster, Massachusetts, 559 pp.
- Kuschel, G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 14: 5-33.
- Letunic, I., & Bork, P. 2021. Interactive tree of life (iTOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation. *Nucleic Acids Research* 49: W293–W296.
- Lanfear, R., Calocott, B., Ho, S.Y.W. & S. Guindon. 2012. PartitionFinder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 6: 1695–1701.
- Lewis, P.O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50: 913–925.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*, version 3.0. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Maddison, W.P. 1995. Calculating the probability distributions of ancestral states reconstructed by parsimony on phylogenetic trees. *Systematic Biology*, 44: 474-481.
- Mooers, A.Ø. & Schluter, D. 1999. Support for one and two rate models of discrete trait evolution. *Systematic Biology*, 48: 623–633.

- McKenna, D. D., Sequeira, A. S., Marvaldi, A. E., & B.D., Farrell. 2009. Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(17): 7083-7088.
- McKenna, D.D., Shin, S., Ahrens, D., Balked, M., Beza-Beza, C., Clarke, D.J., Donath, A., Escalona, H.E., Friedrich, F., Letsch, H., Liu, S., Maddison, D., Mayer, C., Misof, B., Murin, P.J., Niehuis, O., Peters, R.S., Podsiadlowski, L., Pohl, H., Scully, E.D., Yan, E.V., Zhou, X., Slipinski, A., & R.G., Beutel. 2019. The evolution and genomic basis of beetle diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(49): 24729-24737.
- Maddison, W.P., & Maddison, D.R. 2021. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 3.7.
- Marvaldi, A.E., & Morrone, J.J. 2000. Phylogenetic systematics of weevils (Coleoptera: Curculionoidea): a reappraisal based on larval and adult morphology. *Insect Systematics and Evolution*, 31: 43-58.
- Marvaldi, A.E., Sequeira, A.S., O'Brien, C.W. & Farrell, B.D. 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera, Curculionoidea): do niche shifts accompany diversification? *Systematic Biology*, 51 (5): 761-785.
- Marvaldi, A.E., Duckett, C.N., Kjer, K.M. & Gillespie, J.J. 2009. Structural alignment of 18S and 28S rDNA sequences provides insights into phylogeny of Phytophaga (Coleoptera: Curculionoidea and Chrysomeloidea). *Zoologica Scripta*, 38: 63-77.
- Mazur, M.A. 2011. A new genus and species of Malvapiini (Coleoptera: Curculionoidea: Apionidae) from Ghana MIŁOSZ A. MAZUR (Poland). *Zootaxa*, 3003(1): 55-62.
- Mermudes, J.R.M., & Leschen, R.A. 2014. 3.2. Anthribidae Billberg, 1820. 309-315 pp. In Leschen, R.A.B. & Beutel, R.G. (Eds). *Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin, Boston, 675 pp. (Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta).
- Minh, B.Q., Nguyen, M.A.T., & A., von Haeseler. 2013. Ultrafast Approximation for Phylogenetic Bootstrap. *Mol. Biol. Evol.* 30:1188–1195.
- Misof, B., & Misof, K. 2009. A Monte Carlo approach successfully identifies randomness in multiple sequence alignments: a more objective means of data exclusion. *Systematic biology*, 58(1): 21-34.
- Morimoto, K. 1962. Comparative morphology and phylogeny of the superfamily Curculionoidea of Japan (Comparative morphology, phylogeny and systematics of the superfamily Curculionoidea of Japan. I). *Journal of the Faculty of Agriculture. Kyushu University*, 11(4): 331-373.
- Morimoto, K. 1976. Notes on the family characters of Apionidae and Brentidae, with a key to the related families. *Kontyû*, 44 (4): 469–476.
- Morse, G. 2014. Bruchinae Latreille, 1802. 189-198 pp. In: Leschen, R.A.B. & Beutel, R.G. (Eds). *Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin, Boston, 675 pp. (Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta).

- Nguyen, L.T., Schmidt, H.A., Von Haeseler, A., & B. Q., Minh. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 32(1): 268-274.
- Nielsen, R. 2002. Mapping Mutations on Phylogenies. *Syst. Biol.* 51:729–739.
- Oberprieler, R.G. 2014. 3.6.1 Eurhynchinae Lacordaire, 1863, Ithycerinae Schoenherr, 1823 and Microcerinae Lacordaire, 1863. 364-384. In: Leschen, R.A.B. & Beutel, R.G. (Eds). *Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin, Boston, 675 pp. (Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta).
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: A general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 255: 37–45.
- Pagel, M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*, 48: 612–622.
- Paradis E. & Schliep K. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Revell, L. J. 2012 phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3: 217-223.
- Riedel, A. 2014. 3.4. Attelabidae Billberg, 1820. 328-355 pp. Leschen, R.A.B. & Beutel, R.G. (Eds). *Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin, Boston, 675 pp. (Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta).
- Schoenherr, C.J. 1823. Curculionides [Tabula synoptica familiae Curculionidum]. *Isis von Oke*, 10: 1132-1146.
- Schluter, D. 1995. Uncertainty in ancient phylogenies. *Nature*, 37, 108–109.
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A.Ø. & D., Ludwig. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, 51: 1699–1711.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23(6): 565-587.
- Sforzi, A., Bartolozzi, L., & R.A.B., Leschen. 2014. 3.6.2 Brentinae Billberg, 1820. 384-395 pp. In: Leschen, R.A.B. & Beutel, R.G. (Eds). *Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin, Boston, 675 pp. (Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta).
- Shin S, Clarke DJ, Lemmon AR, Moriarty Lemmon E, Aitken AL, Haddad S, Farrell BD, Marvaldi AE, Oberprieler RG, McKenna DD.
- Shin, S., Clarke, D.J., Lemmon, A.R., Moriarty Lemmon, E., Aitken, A.L., Haddad, S., Farrel, B.D, Marvaldi, A.E., Oberprieler, R.G., & D.D., McKenna. 2018. Phylogenomic data yield new and robust insights into the phylogeny and evolution of weevils. *Molecular Biology and Evolution*, 35(4): 823-836.
- Strong, E.E., & Lipscomb, D. 1999. Character Coding and Inapplicable Data. *Cladistics* 15:363–371.

- Suppantschitsch, W. 1996. *Aspidapion* (s. str.) *acerifoliae* sp. n., a new weevil from the Canary Islands. *Koleopterologische Rundschau*, 66: 227-232.
- Thompson, R.T. 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups. *Journal of Natural History*, 26: 835-891.
- Thompson, R.T. & Alonso-Zarazaga, M.A. 1988. On some weevil species described by Linnaeus (Coleoptera Curculionoidea). *Ent. Scand.*, 19: 81-86.
- Torre-Bueno, J.R., Nichols, S.W., & G.S., Tulloch. 1989. The Torre-Bueno glossary of entomology. New York, N.Y., USA: New York Entomological Society in cooperation with the American Museum of Natural History.
- Wanat, M. 1995. Systematics and phylogeny of the tribe Ceratapiini (Coleoptera: Curculionoidea: Apionidae). *Biologica Silesiae*, Wroclaw. 406 pp.
- Wanat, M. 2001. Genera of Australo-Pacific Rhadinocybinae and Myrmacielinae, with Biogeography of the Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) and Phylogeny of the Brentidae (s. lato). *Mantis*, Olsztyn. 432 pp.
- Wanat, M. 2007. Alignment and homology of male terminalia in Curculionoidea and other Coleoptera. *Invertebrate Systematics*, 21: 147–171.
- Wanat, M., & Poussereau, J. 2019. *Mascarapion*, a new genus of the Apioninae (Coleoptera, Curculionoidea) from the Mascarene Islands. *Zootaxa*, 4615(2): 343-350.
- Wanat, M. 2021. New basal taxa of South African Apioninae (Coleoptera: Curculionoidea: Brentidae). *Zootaxa*, 5035(1): 1-60.
- Wang, Z., Alonso-Zarazaga, M. A., & R., Zhang. 2013. A taxonomic study on the genus *Harpapion* Voss, 1966 from China (Coleoptera, Apionidae). *ZooKeys*, (358): 25.
- Winter, S., Friedman, A.L., Astrin, J.J., Gottsberger, B. & H., Letsch. 2017. Timing and host plant associations in the evolution of the weevil tribe Apionini (Apioninae, Brentidae, Curculionoidea, Coleoptera) indicate an ancient co-diversification pattern of beetles and flowering plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 179-190.
- Zimmerman, E.C. 1994. Australian Weevils (Coleoptera: Curculionoidea). Volume II. Brentidae, Eurhynchidae, Apionidae and a chapter on immature stages by Brenda May. CSIRO, Melbourne, Australia, 755 p.

APÊNDICES

Apêndice 1 - Táxons analisados, com base na morfologia do pigídio, dos grupos externos de Nanophyinae (Corimaliini e Nanophyini), Cyladinae, Brentinae (Brentini), Eurhynchinae (Eurhynchini), Apioninae: Antliarhinitae, Rhadinocybitae (Rhadinocybini), e Apionitae (Rhinorhynchidiini), e do grupo interno Apionitae (Apionini). Espécies-tipo indicadas com asterisco (*).

Táxons analisados com base em informações da literatura				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Nanophyinae		Corimaliini		<i>Corimalia tamarisci</i> (Gyllenhal, 1838)*
Nanophyinae		Corimaliini		<i>Allomalina quadrivirgata</i> (Costa, 1863)*
Nanophyinae		Corimaliini		<i>Hypophyes minutissimus</i> (Tournier, 1867)
Nanophyinae		Corimaliini		<i>Hypophyes pallidulus</i> (Gravenhorst, 1807)*
Nanophyinae		Nanophyini		<i>Nanophyes marmoratus</i> (Goeze, 1777)*
Nanophyinae		Nanophyini		<i>Nanodiscus transversus</i> (Aubé, 1850)*
Nanophyinae		Nanophyini		<i>Dieckmanniellus nitidulus</i> (Gyllenhal, 1838)*
Nanophyinae		Nanophyini		<i>Microon sahlbergi</i> (C. R. Sahlberg, 1835)*
Cyladinae				<i>Cylas formicarius</i> (Fabricius, 1798)
Brentinae		Brentini		<i>Kleineella barbata</i> (Kleine, 1918)
Brentinae		Brentini		<i>Ankleineella subscripta</i> (Damoiseau, 1979)
Brentinae		Brentini		<i>Hormocerus fossulatus</i> Blackburn, 1896
Brentinae		Brentini		<i>Amorphocephala coronata</i> (Germar, 1817)
Brentinae		Brentini		<i>Cerobates ophthalmicus</i> (Pascoe, 1872)
Brentinae		Brentini		<i>Teramocerus</i> Schoenherr, 1840
Brentinae		Brentini		<i>Ectocemus decemmaculatus</i> (Montrouzier, 1855)
Brentinae		Brentini		<i>Arrhenodes minutus</i> (Drury, 1773)
Brentinae		Brentini		<i>Ithystenus hollandiae</i> (Boisduval, 1835)
Brentinae		Brentini		<i>Hormocerus reticulatus</i> (Lund, 1800)
Brentinae		Brentini		<i>Hormocerus compressitarsis</i> (Senna, 1895)
Eurhynchinae		Eurhynchini		<i>Aporhina australis</i> (Heller, 1896)
Eurhynchinae		Eurhynchini		<i>Eurhynchus laevior</i> (Kirby, 1819)

Táxons analisados com base em informações da literatura				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Apioninae	Antliarhinitae			<i>Antliarhis zamiae</i> (Thunberg, 1784)
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Micronotapion gibbiceps</i> Wanat, 2001*
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Alissapion</i> Wanat, 2001
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Lissapion</i> Zimmerman, 1994
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Nanomyrmacyba</i> Wanat, 1990
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Myrmacyba postcallosa</i> Heller, 1929
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Myrmacielus formicarius</i> Guérin-Ménéville, 1831
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Tetrapion krausei</i> (Wanat, 1990)
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Ganoapion clavicorne</i> (Lea, 1929)
Apioninae	Rhadinocybitae	Rhadinocybini		<i>Hellerenius lobifer</i> Wanat, 2001
Apioninae	Apionitae	Rhinorhynchidiini		<i>Rhinorhynchidius</i> Voss, 1922
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Hoplopodapion poupillieri</i> (Wencker, 1864)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Onychapion dumonti</i> (Peyerimhoff, 1929)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Onychapion tamarisci</i> (Gyllenhal, 1839)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Cistapion cyanensis</i> (Gyllenhal, 1833)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Pseudostenapion simum</i> (Germar, 1817)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Perapion marchicum</i> (Herbst, 1797)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Perapion violaceum</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Perapion affine</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Perapion fallax</i> (Wollaston, 1864)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Aizobius robustirostris</i> (Desbrochers, 1870)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Pseudaplemonus artemisiae</i> (Morawitz, 1861)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Helianthemapion aciculare</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Phrissotrichum rugicolle</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Phrissotrichum tubiferum</i> (Gyllenhal, 1833)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Phrissotrichum tubuliferum</i> (Wollaston, 1864)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Apionina	<i>Apion rubiginosum</i> Grill, 1893
Apioninae	Apionitae	Apionini	Apionina	<i>Apion rubens</i> Stephens, 1839

Táxons analisados com base em informações da literatura				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Apioninae	Apionitae	Apionini	Apionina	<i>Apion frumentarium</i> (Linnaeus, 1758)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Apionina	<i>Apion cruentatum</i> Walton, 1844
Apioninae	Apionitae	Apionini	Apionina	<i>Apion haematodes</i> Kirby, 1808
Apioninae	Apionitae	Apionini	Trichapiiina	<i>Betulapion simile</i> (Kirby, 1811)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Trichapiiina	<i>Kissingeria extensum</i> (Smith, 1884)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Trichapiiina	<i>Trichapion comodum</i> (Fall, 1898)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Trichapiiina	<i>Trichapion centrale</i> (Fall, 1898)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Pseudoprotapion astragali</i> (Paykull, 1800)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Pseudoprotapion elegantulum</i> (Germar, 1818)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion nigrifars</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion fulvipes</i> (Geoffroy, 1785)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion gracilipes</i> (Dietrich, 1857)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion laevicolle</i> (Kirby, 1811)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion assimile</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion ononidis</i> (Gyllenhal, 1827)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion difforme</i> (Germar, 1818)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion varipes</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion dissimile</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion apricans</i> (Herbst, 1797)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion trifolii</i> (Linnaeus, 1768)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion ruficoides</i> (Schatzmayr, 1925)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Piezotrachelina	<i>Protapion ruficrus</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Malvapiiina	<i>Pseudapion moschatae</i> (A. Hoffmann, 1938)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Malvapiiina	<i>Pseudapion rufirostre</i> (Fabricius, 1775)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Malvapiiina	<i>Sterculapion congruum</i> (Lea, 1898)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Malvapiiina	<i>Rhopalapion longirostre</i> (Olivier, 1807)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aspidapiiina	<i>Aspidapion aeneum</i> (Fabricius, 1775)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aspidapiiina	<i>Aspidapion validum</i> (Germar, 1817)*

Táxons analisados com base em informações da literatura				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aspidapiina	<i>Aspidapion radiolus</i> (Marsham, 1802)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aspidapiina	<i>Aspidapion acerifoliae</i> Suppantischitsch, 1996
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aspidapiina	<i>Alocentron curvirostre</i> (Gyllenhal, 1833)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Melanapion minimum</i> (Herbst, 1797)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Kalcapion pallipes</i> (Kirby, 1808)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Kalcapion semivittatum</i> (Gyllenhal, 1833)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Kalcapion fortunatum</i> (Roudier, 1963)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Taeniapion delicatulum</i> (Wollaston, 1857)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Taeniapion urticarium</i> (Herbst, 1784)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Taeniapion atlanticum</i> (Uyttenboogaart, 1935)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Squamapion flavimanum</i> (Gyllenhal, 1833)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Squamapion elongatum</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Squamapion oblivium</i> (Schilsky, 1902)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Kalcapiina	<i>Squamapion terrasanctum</i> Friedman & Freidberg, 2007
Apioninae	Apionitae	Apionini	Catapiina	<i>Catapion seriatosetosulum</i> (Wencker, 1864)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Catapiina	<i>Catapion pubescens</i> (Kirby, 1811)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Catapiina	<i>Catapion meieri</i> (Desbrochers, 1901)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Catapiina	<i>Catapion curtisii</i> (Stephens, 1831)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Catapiina	<i>Catapion seniculus</i> (Kirby, 1808)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Lepidapion acuminatum</i> (Schilsky, 1906)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Lepidapion squamigerum</i> (Jacquelin du Val, 1854)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Lepidapion argentatum</i> (Gerstaecker, 1854)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Lepidapion gallaecianum</i> (Desbrochers, 1894)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Lepidapion alfieri</i> (Pic, 1915)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Lepidapion curvipilosum</i> (Wagner, 1908)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Exapion canescens</i> (Desbrochers, 1889)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Exapion corniculatum</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiina	<i>Exapion ulicis</i> (Forster, 1771)

Táxons analisados com base em informações da literatura				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion formaneki</i> (Wagner, 1929)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion putonii</i> (C.N.F. Brisout de Barneville, 1866)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion fuscirostre</i> (Fabricius, 1775)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion subparallelum</i> (Desbrochers, 1888)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion difficile</i> (Herbst, 1797)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion lemvincium</i> (A. Hoffmann, 1929)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion brevisculum</i> (Rosenhauer, 1856)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion compactum</i> (Desbrochers, 1888)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Exapiiina	<i>Exapion uliciperda</i> (Pandellé, 1867)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Metapiiina	<i>Metapion</i> Schilsky, 1906
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ixapiiina	<i>Ixapion variegatum</i> (Wencker, 1864)*
Apioninae	Apionitae	Apionini		<i>Necatapion bruleriei</i> (Desbrochers, 1875)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion penetrans</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion basicorne</i> (Illiger, 1807)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion cylindricolle</i> (Gyllenhal, 1839)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion austriacum</i> (Wagner, 1904)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion ramoni</i> Friedman & Freidberg, 2007
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion calcaratum</i> (Wollaston, 1864)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion damryi</i> (Desbrochers, 1894)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion gibbirostre</i> (Gyllenhal, 1813)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Ceratapion onopordi</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Omphalapion hookerorum</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Omphalapion dispar</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Omphalapion hookerorum</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Diplapion westwoodi</i> (Wollaston, 1864)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Diplapion squamans</i> (Desbrochers, 1907)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiiina	<i>Diplapion confluens</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Stenopterapion intermedium</i> (Eppelsheim, 1875)

Táxons analisados com base em informações da literatura				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Ischnopterapion virens</i> (Herbst, 1797)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Ischnopterapion loti</i> (Kirby, 1808)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Ischnopterapion modestum</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Ischnopterapion modestum</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Stenopterapion melioti</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Stenopterapion tenue</i> (Kirby, 1808)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Synapion ebeninum</i> (Kirby, 1808)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Cyanapion columbinum</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Cyanapion gnarum</i> (Faust, 1890)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Cyanapion gyllenhalii</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Cyanapion platalea</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Cyanapion spencii</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Eutrichapion cavifrons</i> (LeConte, 1857)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Eutrichapion ervi</i> (Kirby, 1808)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Eutrichapion facetum</i> (Gyllenhal, 1839)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Eutrichapion punctiger</i> (Paykull, 1792)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Eutrichapion viciae</i> (Paykull, 1800)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Eutrichapion vorax</i> (Herbst, 1797)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Hemitrichapion gomerense</i> Stüben & Behne, 2010
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Hemitrichapion pavidum</i> (Germar, 1817)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Hemitrichapion reflexum</i> (Gyllenhal, 1833)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Hemitrychapion wagneri</i> (Flach, 1906)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Hemitrichapion waltoni</i> (Stephens, 1839)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Holotrichapion aethiops</i> (Herbst, 1797)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Holotrichapion pisi</i> (Fabricius, 1801)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Holotrichapion pullum</i> (Gyllenhal, 1833)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Holotrichapion rotundipenne</i> Wollaston, 1854
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Mesotrichapion amesthystinum</i> (Miller, 1857)

Táxons analisados com base em informações da literatura				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Oryxolaemus flavifemoratus</i> (Herbst, 1797)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Oryxolaemus scabiosus</i> (Weise, 1889)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Oxystoma cerdo</i> (Gerstaecker, 1854)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Oxystoma ochropus</i> (Germar, 1818)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Oxystoma opeticum</i> (Bach, 1854)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Oxystoma pomonae</i> (Fabricius, 1798)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Pirapion immune</i> (Kirby, 1808)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Pygidiapion zeppelinii</i> De Sousa & Mermudes, 2021

Táxons analisados do grupo interno de Apionini (Apioninae, Apionitae). Espécies-tipo indicadas com asterisco (*).

Táxons analisados com base em material examinado				
Subfamília	Supertribo	Tribo	Subtribo	Espécie
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Pseudoperapion brevirostre</i> (Herbst, 1797)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Aplemonina	<i>Perapion curtirostre</i> (Germar, 1817)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Trichapiina	<i>Trichapion</i> sp.
Apioninae	Apionitae	Apionini	Trichapiina	<i>Apionini</i> sp.
Apioninae	Apionitae	Apionini	Malvapiina	<i>Malvapion malvae</i> (Fabricius, 1775)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ixapiina	<i>Neapion (Neotropion) diringsi</i> De Sousa & Ribeiro-Costa, 2018
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ixapiina	<i>Trichopterapion holosericeum</i> (Gyllenhal, 1833)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ixapiina	<i>Neapion (Neotropion) marquesae</i> De Sousa & Ribeiro-Costa, 2018
Apioninae	Apionitae	Apionini	Ceratapiina	<i>Diplapion stolidum</i> (Germar, 1817)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Coelocephalapion praeditum</i> (Sharp, 1890)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Coelocephalapion spretissimum</i> (Sharp, 1890)
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Holotrichapion ononis</i> (Kirby, 1808)*
Apioninae	Apionitae	Apionini	Oxystomatina	<i>Coelocephalapion</i> Wagner, 1914

Apêndice 2 - Matrizes de caracteres em formato *nexus* simplificado.

A) Matriz morfológica completa obtida no presente estudo.

#NEXUS

BEGIN DATA;

DIMENSIONS NTAX=170 NCHAR=25;

FORMAT DATATYPE = STANDARD GAP = - MISSING = ?;

MATRIX

<i>Nanodiscus_transversus</i>	00??????????0?1????1????
<i>Microon_canadense</i>	00??????????0?1????1????
<i>Microon_sahlbergi</i>	00??????????0?1????1????
<i>Nanophyes_marmoratus</i>	01??????????0?1????1????
<i>Dieckmanniellus_nitidulus</i>	00??????????0?1????1????
<i>Corimalia_tamarisci</i>	00??????????0?1????1????
<i>Allomaliala_quadrivirgata</i>	00??????????0?1????1????
<i>Hypophyes_minutissimus</i>	00??????????0?1????1????
<i>Hypophyes_pallidulus</i>	00??????????0?1????1????
<i>Cylas_formicarius</i>	0????????????????????10???
<i>Kleineella_barbata</i>	0????????????????????1????
<i>Ankleineella_subscripta</i>	0????????????????????1????
<i>Hormocerus_fossulatus</i>	00????????????????????1????
<i>Amorphocephala_coronata</i>	0????????????????????1????
<i>Cerobates_opthalmicus</i>	0????????????????????1????
<i>Teramocerus_sp</i>	0????????????????????1????
<i>Ectocemus_decemmaculatus</i>	0????????????????????1????
<i>Arrhenodes_minutus</i>	0????????????????????1????
<i>Ithystenus_hollandiae</i>	0????????????????????1????
<i>Aporhina_australis</i>	0?0-----0?1????1????
<i>Eurhynchus_laevior</i>	0?0-----0?1????1????
<i>Antliarhis_zamia</i>	1?1????????1?0?110??11???
<i>Micronotapion_gibbiceps</i>	001110????0--0?1030?1????
<i>Alissapion_sp</i>	0010?1??????0??????1????
<i>Lissapion_sp</i>	001110????0--000--010-11?
<i>Nanomyrmacyba_sp</i>	002??????0--00113002112?
<i>Rhinorhynchidius_australasiae</i>	0?0-----??0?1????1????
<i>Rhinorhynchidius_sp</i>	0?0-----??0?1????1????
<i>Hoplopodapion_poupillieri</i>	001??????1?0?1????0-???
<i>Onychapion_dumonti</i>	001??????1?0?1????0-???
<i>Onychapion_tamarisci</i>	001??????1?0?1????0-???

<i>Cistapion_cyanescens</i>	001???????1?00?1????0-???
<i>Pseudoperapion_brevirostre</i>	001201021010200100010-120
<i>Pseudostenapion_simum</i>	001???????1?00?1????0-???
<i>Perapion_marchicum</i>	001201144011000110010-121
<i>Perapion_affine</i>	001201144011000110010-121
<i>Perapion_curtirostre</i>	001201144011000110010-121
<i>Perapion_fallax</i>	001201144011000110010-121
<i>Perapion_violaceum</i>	001201144011000110010-121
<i>Aizobius_robustirostris</i>	001???????1?00?1????0-???
<i>Pseudaplemonus_artemisiae</i>	001???1???01?30?1???0-???
<i>Phrissotrichum_rugicolle</i>	001???????1?10?1????0-???
<i>Helianthemapion_aciculare</i>	001?0?01201?20?1???0-111
<i>Phrissotrichum_tubiferum</i>	001???????1?10?1????0-???
<i>Phrissotrichum_tubuliferum</i>	001???????1?10?1????0-???
<i>Apion_rubiginosum</i>	0?10???????1?10?1????0-???
<i>Apion_rubens</i>	0?10???????1?10?1????0-???
<i>Apion_fruentarium</i>	0?10???????1?10?1????0-???
<i>Apion_cruentatum</i>	0?10???????1?10?1????0-???
<i>Apion_haematodes</i>	0?10???????1?10?1????0-???
<i>Kissingeria_extensum</i>	0?10???????1?20?1????0-???
<i>Trichapion_centrale</i>	0?10???????1?20?1????0-???
<i>Betulapion_simile</i>	0?10???????1?20?1????0-???
<i>Trichapion_commodum</i>	0?10???????1?20?1????0-???
<i>Apionini_sp</i>	001201111011200110010-111
<i>Pseudoprotapion_astragali</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Pseudoprotapion_elegantulum</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_nigritarse</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_fulvipes</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_gracilipes</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_laevicolle</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_assimile</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_ononidis</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_difforme</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_varipes</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_dissimile</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_apricans</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_trifolii</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_ruficroides</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Protapion_ruficrus</i>	0?10???????1?0?1????0-???
<i>Pseudapion_moschatae</i>	10120010100--020--000-111

<i>Pseudapion_rufirostre</i>	10120010100--020--000-111
<i>Sterculapion_congruum</i>	1??????????????????0-???
<i>Malvapion_malvae</i>	1012011010110001??000-120
<i>Rhopalapion_longirostre</i>	101?1?14400--0?1??0?0-122
<i>Alocentron_curvirostre</i>	1??????????????????0-???
<i>Aspidapion_acerifoliae</i>	100-----01110?10-122
<i>Aspidapion_aeneum</i>	100-----0?1????0-???
<i>Aspidapion_radiolus</i>	100-----00110?10-120
<i>Aspidapion_validum</i>	100-----0?1????0-???
<i>Kalcapion_fortunatum</i>	1??????????????????0-???
<i>Kalcapion_pallipes</i>	1??????????????????0-???
<i>Kalcapion_semivittatum</i>	1??????????????????0-???
<i>Melanapion_minimum</i>	1??????????????????0-???
<i>Squamapion_elongatum</i>	1??????????????????0-???
<i>Squamapion_flavimanum</i>	1??????????????????0-???
<i>Squamapion_oblivium</i>	1??????????????????0-???
<i>Squamapion_terrasanctum</i>	1??????????????????0-???
<i>Taeniapion_atlanticum</i>	1??????????????????0-???
<i>Taeniapion_delicatum</i>	1??????????????????0-???
<i>Taeniapion_urticarium</i>	1??????????????????0-???
<i>Catapion_seriatozetosulum</i>	0?1??????1?10?1????0-???
<i>Catapion_pubescens</i>	0?1??????1?10?1????0-???
<i>Catapion_meieri</i>	0?1??????1?10?1????0-???
<i>Catapion_curtisii</i>	0?1??????1?10?1????0-???
<i>Catapion_seniculus</i>	0?1??????1?10?1????0-???
<i>Lepidapion_acuminatum</i>	00101?11301020?1????0-110
<i>Lepidapion_squamigerum</i>	00101?11301020?1????0-110
<i>Lepidapion_argentatum</i>	00101?11301020?1????0-110
<i>Lepidapion_gallaecianum</i>	00101?11301020?1????0-110
<i>Lepidapion_alfierii</i>	00101?11301020?1????0-110
<i>Lepidapion_curvipilosum</i>	00101?11301020?1????0-110
<i>Exapion_canescens</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_corniculatum</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_ulicis</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_formaneki</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_putonii</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_fuscirostre</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_subparallelum</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_difficile</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_lemovicinum</i>	00101?10301?20?1????0-120

<i>Exapion_breviusculum</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_compactum</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Exapion_uliciperda</i>	00101?10301?20?1????0-120
<i>Metapion_normandi</i>	1?1?????????0?????0-???
<i>Ixapion_variegatum</i>	0012011340110001??010-122
<i>Trichopterapion_holosericeum</i>	101201141011100110000-121
<i>Necatapion_bruleriei</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_penetrans</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_basicorne</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_cylindricolle</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_austriacum</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_ramoni</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_calcaratum</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_damryi</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_gibbirostre</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_onopordi</i>	1?????????????????0-???
<i>Ceratapion_parviclava</i>	1?????????????????0-???
<i>Omphalapion_hookerorum</i>	1?????????????????0-???
<i>Omphalapion_dispar</i>	1?????????????????0-???
<i>Diplapion_squamans</i>	10120002100--000--000-120
<i>Diplapion_westwoodi</i>	10120002100--000--000-120
<i>Diplapion_confluens</i>	10120002100--000--000-120
<i>Diplapion_stolidum</i>	10120002100--000--000-120
<i>Stenopterapion_intermedium</i>	00100?11401?00?1????0-???
<i>Ischnopterapion_virens</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Ischnopterapion_loti</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Ischnopterapion_modestum</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Stenopterapion_meliloti</i>	00100?11401?00?1????0-???
<i>Stenopterapion_tenue</i>	00100?11401?00?1????0-???
<i>Synapion_ebeninum</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Cyanapion_columbinum</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Cyanapion_gnarum</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Cyanapion_gyllenhalii</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Cyanapion_platalea</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Cyanapion_spencii</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Eutrichapion_cavifrons</i>	001001143010200110010-120
<i>Eutrichapion_ervi</i>	001001143010200110010-120
<i>Eutrichapion_facetum</i>	001001143010200110010-120
<i>Eutrichapion_punctiger</i>	001001143010200110010-120
<i>Eutrichapion_sp</i>	001001143010200110010-120

<i>Eutrichapion_viciae</i>	001001143010200110010-120
<i>Eutrichapion_vorax</i>	001001143010200110010-120
<i>Hemitrichapion_gomerense</i>	0010??????1?0?1????0-???
<i>Hemitrichapion_pavidum</i>	00100?1?301?10?1????0-121
<i>Hemitrichapion_reflexum</i>	00100?1?101?10?1????0-111
<i>Hemitrichapion_wagneri</i>	0010??????1?0?1????0-???
<i>Hemitrichapion_waltoni</i>	00100?1?101?10?1????0-111
<i>Holotrichapion_aethiops</i>	001011141011100110010-120
<i>Holotrichapion_pisi</i>	001011141011100110010-120
<i>Holotrichapion_pullum</i>	001011141011100110010-120
<i>Holotrichapion_rotundipenne</i>	001011141011100110010-120
<i>Mesotrichapion_amethystinum</i>	00100?13101?10?1????0-111
<i>Oryxolaemus_flavifemoratus</i>	0010??????1?20?1????0-???
<i>Oryxolaemus_scabiosus</i>	0010??????1?20?1????0-???
<i>Oxystoma_cerdo</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Oxystoma_ochropus</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Oxystoma_opeticum</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Oxystoma_pomona</i>	0010??????1?10?1????0-???
<i>Pirapion_immune</i>	0010??????1?20?1????0-???

;

END;

B) Matriz morfológica simplificada (*pruned*) do presente estudo.

#NEXUS

BEGIN DATA;

DIMENSIONS NTAX=26 NCHAR=10;

FORMAT DATATYPE = STANDARD GAP = - MISSING = ?;

MATRIX

Nanophyinae	0???01?1??
Cyladini	0??????10?
Brentini	0??????1??
Eurhynchinae	00--01?1??
Antliarhinitae	11?101011?
Rhadinocybini	02220221?0
Rhinorhynchidiini	00--01?1??
Aplemonina	01?101?0-0
Apionina	010101?0-?
Trichapiina	01?101?0-0
Piezotrachelina	010101?0-?

<i>Malvapiina</i>	112202?0-0
<i>Aspidapiina_a</i>	1??????0-?
<i>Aspidapiina_b</i>	10--0100-0
<i>Kalcapiina_a</i>	1??????0-?
<i>Kalcapiina_b</i>	1??????0-?
<i>Kalcapiina_c</i>	1??????0-?
<i>Kalcapiina_d</i>	1??????0-?
<i>Catapiina</i>	01?101?0-?
<i>Exapiina</i>	010101?0-0
<i>Metapiina</i>	11??0??0-?
<i>Ixapiina</i>	211101?0-0
<i>N.N.</i>	1??????0-?
<i>Ceratapiina</i>	112000-0-0
<i>Oxystomatina_a</i>	010101?0-?
<i>Oxystomatina_b</i>	010101?0-?

;

END;

Apêndice 3 - Comandos utilizados para a análise filogenética de máxima verossimilhança (software IQ-Tree v. 1.6.12)

```
iqtree -s Matrix_morphology.nex -s Matrix_molecular.nex -spp Partition_file.nex -nt AUTO -safe -m MFP+MERGE -g Constraint_tree.nex -bb 1000 -minsup 0 -bsam GENESITE -wsl -redo
```

Apêndice 4 - Script para mapeamento estocástico de caracteres (software R v. 4.1.2; pacotes ape e phytools).

```
library(ape, quiet = TRUE)
```

```
library(phytools, quiet = TRUE)
```

```
# input tree
```

```
myTree <- ape::read.tree(text='
```

```
#here paste the tree in newick format, with branch lengths, without support values
```

```
is.rooted(myTree)
```

```
myTreeUnrooted <- unroot(myTree)
```

```
is.rooted(myTreeUnrooted)
```

```
# input data
```

```
x <- as.matrix(read.csv("Matrix_char_1.csv",row.names=1))[,1]
```

```
# ASR via stochastic character mapping model="SYM" joint estimation (phytools)
```

```
ancestral.smap.SYM.joint <- make.simmap(myTree, x, type = "discrete", method = "ML",  
model="SYM", nsim=250)
```

```
# print a summary of the stochastic mapping
```

```
summary(ancestral.smap.SYM.joint)
```

```
# plot a posterior probabilities of ancestral states
```

```
cols<-setNames(c("white","black"),c("0","1"))
```

```
#change according to the number of character states
```

```
obj <- summary(ancestral.smap.SYM.joint,plot=TRUE)
```

```
plot(obj,colors=cols,fsz=0.25,type = "phylogram",
```

```
align.tip.label=1,cex=c(0.2,0.2))
```

```
#cex=c(1.0,1.0)) for the pruned tree
```

```
add.simmap.legend(colors=cols,x=0.9*par()$usr[1],
```

```
y=0.9*par()$usr[4],prompt=FALSE,fsz=1)
```

Apêndice 5 - Árvore filogenética de Brentidae, com comprimento de ramos, no formato Newick (árvore completa, 170 OTUs)

((((Nanodiscus_transversus:0.1348007770,(Microon_sahlbergi:0.0228515975,Microon_canadense:0.0230579431):0.0953859487):0.0317674101,((Dieckmanniellus_nitidulus:0.1000921885,Nanophyes_marmoratus:0.1023740282):0.0272469278,(Corimalia_tamarisci:0.0757206633,(Allomalina_quadrivirgata:0.0920614770,(Hypophyes_pallidulus:0.0110412283,Hypophyes_minutissimus:0.0086102218):0.0554750941):0.0244069834):0.0167199790):0.0157737258):0.06993533445,(Cylas_formicarius:0.4549908611,(((Ankleineella_subscripta:0.1385099516,Kleineella_barbata:0.1138893049):0.0689847751,(Hormocerus_fossulatus:0.1930516306,(Amorphocephala_coronata:0.2056199086,(Cerobates_ophthalmicus:0.1962555068,(Teramocerus_sp:0.1290039125,(Ectocemus_decemmaculatus:0.0541737047,(Ithystenus_hollandiae:0.1080776529,Arrhenodes_minutus:0.2293880295):0.0499935871):0.0716460762):0.0156965219):0.0000028502):0.0000029257):0.0283053859):0.0499198109,((Eurhynchus_laevis:0.2348110780,Aporhina_australis:0.1607180751):0.1308465914,(Antliarhis_zamiae:0.4592429432,((Micronotapion_gibbiceps:0.3336846871,(Alissapion_sp:0.1556979264,(Nanomymracyba_sp:0.0916637328,Lissapion_sp:0.1306481091):0.0147164908):0.0239199552):0.0279999397,((Rhinorhynchidius_sp:0.0600337334,Rhinorhynchidius_australasiae:0.1099841785):0.1307906530,(((Onychapion_dumonti:0.1966934586,Hoplopodapion_poupillieri:0.1916707135):0.0342221340,(Onychapion_tamarisci:0.1541763248,((Cistapion_cyanescens:0.1540384824,(Pseudostenapion_simum:0.1874739180,Pseudoperapion_brevirostre:0.1684879710):0.0050021364):0.0116019897,(((Perapion_affine:0.0699351830,Perapion_marchicum:0.0897140584):0.0640105176,(Perapion_curtirostre:0.1647632394,(Perapion_violaceum:0.0249970944,Perapion_fallax:0.0284919932):0.1003737244):0.0244739754):0.0092744317,((Pseudaplemonus_artemisiae:0.1471279492,Aizobius_robustirostris:0.1503874657):0.0200127988,(Phrissotrichum_rugicolle:0.1730702866,(Helianthemapion_aciculare:0.1637688132,(Phrissotrichum_tubuliferum:0.0470552014,Phrissotrichum_tubiferum:0.0404540078):0.0547246363):0.0182432267):0.0171623583):0.0094664825):0.0098891420):0.0198323137):0.0218578146):0.0327762427,(((Apion_rubens:0.0306196314,Apion_rubiginosum:0.0612738896):0.0157388755,(Apion_fruentarium:0.0200738046,(Apion_haematodes:0.0347983725,Apion_cruentatum:0.0319172182):0.0190922200):0.0354395920):0.1367208742,((Kissingeria_extensum:0.1393087726,(Apionini_sp:0.2002893106,(Trichapion_centrale:0.1489115891,(Trichapion_commodum:0.0994649173,Betulapion_simile:0.1079554197):0.0158309290):0.0140244188):0.0156742735):0.0094806210,((Pseudoprotapion_elegantulum:0.1306937232,Pseudoprotapion_astragali:0.1060004588):0.0510882647,((Protapion_nigritarse:0.0111885351,(Protapion_gracilipes:0.0257914759,Protapion_fulvipes:0.0080176756):0.0094555672):0.0494664248,(Protapion_laevicolle:0.0974491547,((Protapion_ononidis:0.0194261362,Protapion_assimile:0.0136903218):0.0504401292,((Protapion_varipes:0.0576354393,Protapion_difforme:0.0537683287):0.0198338406,(Protapion_dissimile:0.0509625955,(Protapion_apricans:0.0452515589,(Protapion_trifolii:0.0419653603,(Protapion_ruficrus:0.0113428814,Protapion_ruficroides:0.0147808152):0.0199214262):0.0188370937):0.0041302458):0.0051635665):0.0099046296):0.0291974313):0.0132073302):0.0413409237):0.0471443862):0.0224886561):0.0122581558,((((Pseudapion_rufirostre:0.0427684009,Pseudapion_moschatae:0.0270659976):0.0858173123,(Sterculapion_congruum:0.0829471012,(Rhopal

apion_longirostre:0.0657334156,Malvapion_malvae:0.0779513530):0.0100620449):0.0101672653):0.
 0540727651,(Melanapion_minimum:0.1342415610,(((Kalcapion_fortunatum:0.0132477647,(Kalcapion
 _semivittatum:0.0469951563,Kalcapion_pallipes:0.0193932321):0.0136834718):0.0700914123,(Aloce
 ntron_curvirostre:0.0969933255,(Taeniapion_delicatulum:0.0865804854,(Taeniapion_urticarium:0.033
 9598231,Taeniapion_atlanticum:0.0331147549):0.0247667306):0.0382925658):0.0062001694):0.013
 0885685,((Squamapion_elongatum:0.0897880587,(Squamapion_terrasanctum:0.1044941704,(Squa
 mapion_oblivium:0.1282209871,Squamapion_flavimanum:0.0654920123):0.0076352367):0.01890846
 63):0.0168080212,(Aspidapion_aeneum:0.0968861713,(Aspidapion_acerifoliae:0.0099673445,(Aspid
 apion_validum:0.0232807435,Aspidapion_radiolus:0.0167649263):0.0090667229):0.0266073996):0.0
 456445879):0.0089823027):0.0156128710):0.0368398177):0.0286186948,((Catapion_seriatozetosulu
 m:0.1076974341,(Catapion_pubescens:0.0410145143,(Catapion_meieri:0.0078409373,(Catapion_se
 niculus:0.0043245586,Catapion_curtisii:0.0028800412):0.0075145296):0.0466922051):0.0308149665
):0.0565211137,(((Lepidapion_gallaecianum:0.0421973775,Lepidapion_argentatum:0.0594527872):0.
 0379883547,(Lepidapion_squamigerum:0.0813088224,Lepidapion_acuminatum:0.1147775328):0.027
 0867802):0.0554391839,((Lepidapion_curvipilosum:0.0471814825,Lepidapion_alfierii:0.0454536584):
 0.0870368593,((Exapion_corniculatum:0.0213508680,Exapion_canescens:0.0185309581):0.0392227
 135,((Exapion_ulicis:0.0187082465,(Exapion_putonii:0.0612142623,Exapion_formaneki:0.003921022
 0):0.0416540097):0.0199001163,(Exapion_fuscirostre:0.0724514079,(Exapion_subparallelum:0.0701
 357337,(Exapion_difficile:0.0484043658,(Exapion_lemovicinum:0.0041681783,(Exapion_breviusculu
 m:0.0109589386,(Exapion_uliciperda:0.0210323738,Exapion_compactum:0.0152204746):0.0204869
 276):0.0053866679):0.0163419906):0.0025834627):0.0260657902):0.0001811882):0.0170325076):0.
 0465716107):0.0092400652):0.0249367446):0.0417143404):0.0094773532,(((Metapion_normandi:0.
 1070728378,(Trichopterapion_holosericeum:0.2060295806,Ixapion_variegatum:0.1320371321):0.009
 7894829):0.0452380332,(Necatapion_bruleriei:0.1069148006,(((Ceratapion_parviclava:0.0124105220
 ,Ceratapion_onopordi:0.0204828198):0.1008631106,((Omphalapion_dispar:0.0952293744,Omphalapi
 on_hookerorum:0.0586813698):0.0856301575,(Diplapion_squamans:0.0244973740,(Diplapion_west
 woodi:0.0820321293,(Diplapion_stolidum:0.0584849619,Diplapion_confluens:0.0110017929):0.00593
 32629):0.0000026827):0.0708948027):0.0159615286):0.0000026074,((Ceratapion_basicorne:0.0189
 865234,Ceratapion_penetrans:0.0042326646):0.1028732147,((Ceratapion_calcaratum:0.0628100529
 ,(Ceratapion_gibbirostre:0.0183165785,Ceratapion_damryi:0.0194839053):0.0484067525):0.0085471
 344,(Ceratapion_cylindricolle:0.1006754704,(Ceratapion_ramoni:0.0969919240,Ceratapion_austriacu
 m:0.0671512271):0.0151786327):0.0049138338):0.0034307301):0.0158036824):0.0151746406):0.05
 80688102):0.0131560744,((Stenopterapion_intermedium:0.1346673091,(Ischnopterapion_virens:0.09
 99024884,((Stenopterapion_tenuis:0.1071419337,Stenopterapion_meliloti:0.1077652922):0.01358615
 23,(Ischnopterapion_modestum:0.0329056189,Ischnopterapion_loti:0.0443487153):0.0524973087):0.
 0090392398):0.0046563160):0.0295077322,((Pirapion_immune:0.1278218368,Synapion_ebeninum:0.
 0941951725):0.0421990154,((Holotrichapion_pullum:0.0455634954,Holotrichapion_pisi:0.025213443
 8):0.0759344456,((Hemitrichapion_waltoni:0.0979690387,(Hemitrichapion_pavidum:0.0965470129,(H
 emitrichapion_reflexum:0.0734013335,(Hemitrichapion_wagneri:0.0072384601,Hemitrichapion_gome
 rense:0.0000030070):0.0904086541):0.0195470158):0.0188936915):0.0037167314,((Oryxolaemus_s

cabiosus:0.0304892618,Oryxolaemus_flavifemoratus:0.0472434299):0.0493787322,(((Oxystoma_cerdo:0.1077946485,(Eutrichapion_cavifrons:0.1361117596,(Eutrichapion_viciae:0.0116207162,Eutrichapion_sp:0.0186739431):0.0745849696):0.0055816737):0.0047264578,((Holotrichapion_rotundipenne:0.0727333685,Holotrichapion_aethiops:0.0556746576):0.0322707311,(Cyanapion_spencii:0.0728969558,Cyanapion_columbinum:0.0636072417):0.0238093383):0.0088991370):0.0109012055,(((Eutrichapion_vorax:0.0561654990,Eutrichapion_ervi:0.1305576803):0.0275954621,(Mesotrichapion_amethystinum:0.1048789216,(Eutrichapion_punctiger:0.0418090686,Eutrichapion_facetum:0.0822003701):0.0341454953):0.0077429689):0.0025911510,((Oxystoma_pomonaee:0.0683718499,(Oxystoma_opeticum:0.1064586596,Oxystoma_ochropus:0.0595608611):0.0188684221):0.0185690791,(Cyanapion_gyllenhali:0.1272317431,(Cyanapion_platalea:0.0179491642,Cyanapion_gnarum:0.0351577508):0.0513529760):0.0174407440):0.0074548141):0.0043636988):0.0082913724):0.0064656929):0.0052773868):0.0127508045):0.0279183021):0.0195250948):0.0079154967):0.0012212706):0.0037087003):0.0418986036):0.0000030011):0.0233946454):0.0345791020):0.0099317938):0.0185362315):0.06993533445);

Apêndice 6 - Árvore filogenética de Brentidae, com comprimento de ramos, no formato Newick (árvore simplificada, “pruned”, com 26 OTUs)

(Nanophyinae:0.2021992358,Cyladini:0.3342764348,(Brentini:0.1942141981,(Eurhynchinae:0.2806400216,(Antliarhinitae:0.3660503136,(Rhadinocybini:0.1850793279,(Rhinorhynchidiini:0.2249286216,(Aplemonina:0.1596537407,((Apionina:0.1725397398,(Trichapiina:0.1293128863,Piezotrachelina:0.1567213216)100:0.0198090264)100:0.0100049831,(((Malvapiina:0.1321136207,(((Aspidapiina_a:0.0763263003,Kalcapiina_c:0.0703472822)100:0.0063246841,Kalcapiina_b:0.0823058777)100:0.0148243633,(Aspidapiina_b:0.0779358016,Kalcapiina_d:0.1054666449)100:0.0000019665)100:0.0100562166,Kalcapiina_a:0.1150825113)100:0.0331877353)100:0.0225781561,(Catapiina:0.1597900524,Exapiina:0.1760742060)100:0.0025914761)100:0.0097774690,(((Metapiina:0.0878871089,Ixapiina:0.1192619863)100:0.0310338960,(N.N.:0.0771996202,Ceratapiina:0.0699920632)100:0.0547246688)100:0.0114452728,(Oxystomatina_a:0.1071465573,Oxystomatina_b:0.1119826397)100:0.0398950467)100:0.0022661309)100:0.0031152467)100:0.0051176374)100:0.0258455000)100:0.0000026987)100:0.0287579109)100:0.0423555412)100:0.0000019294)100:0.0129518664);

Apêndice 7 – Cladogramas obtidos com base nos resultados das reconstruções ancestrais de 25 caracteres do pigídio de Apionini (Brentidae: Apioninae). (*árvore completa, 170 OTUs*)

Pigídio

- Parcialmente exposto
- Encoberto

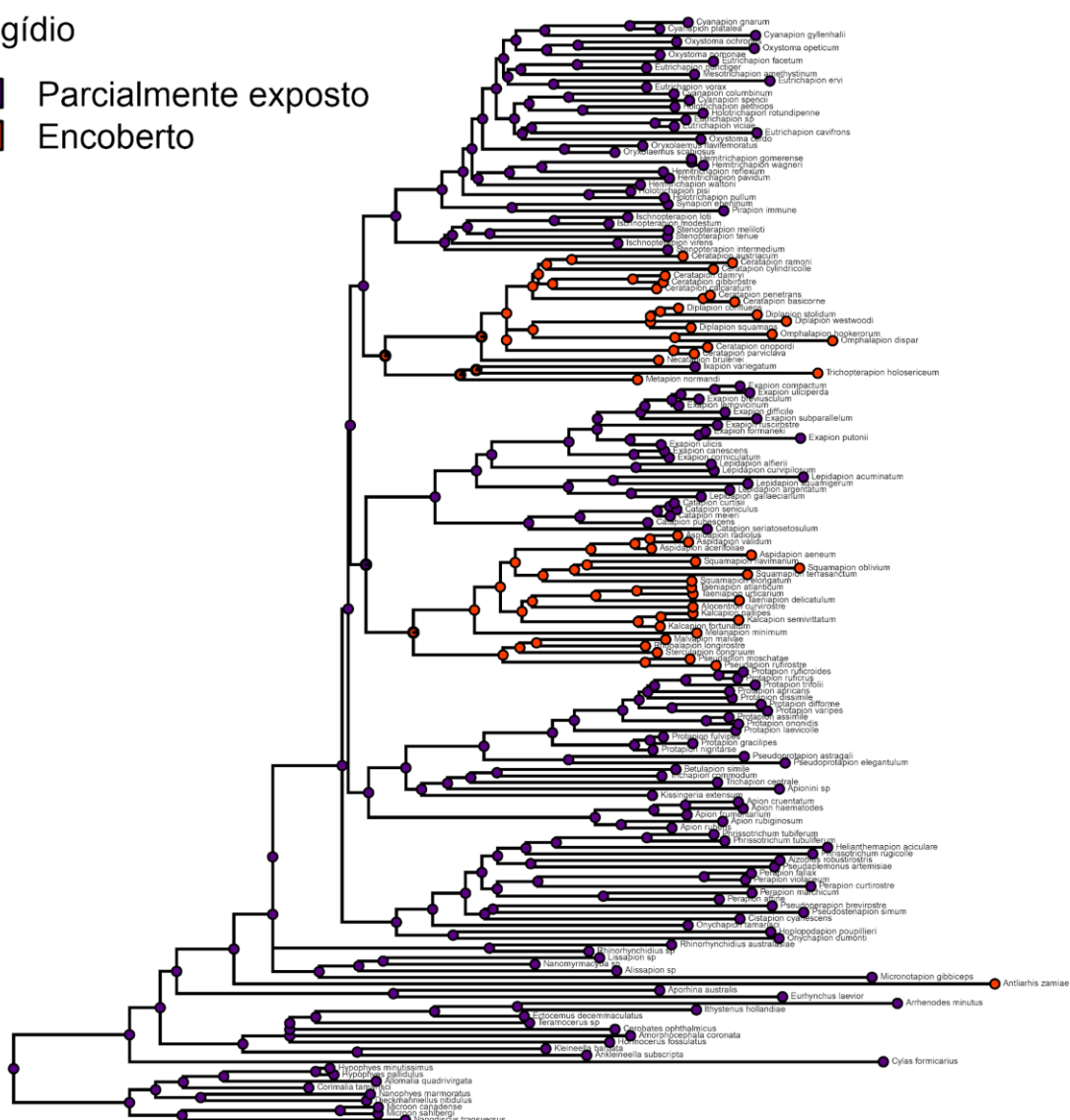


Figura 1. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Fóvea na porção anterior do pigídio

- Ausente
- Presente
- Dados ausentes

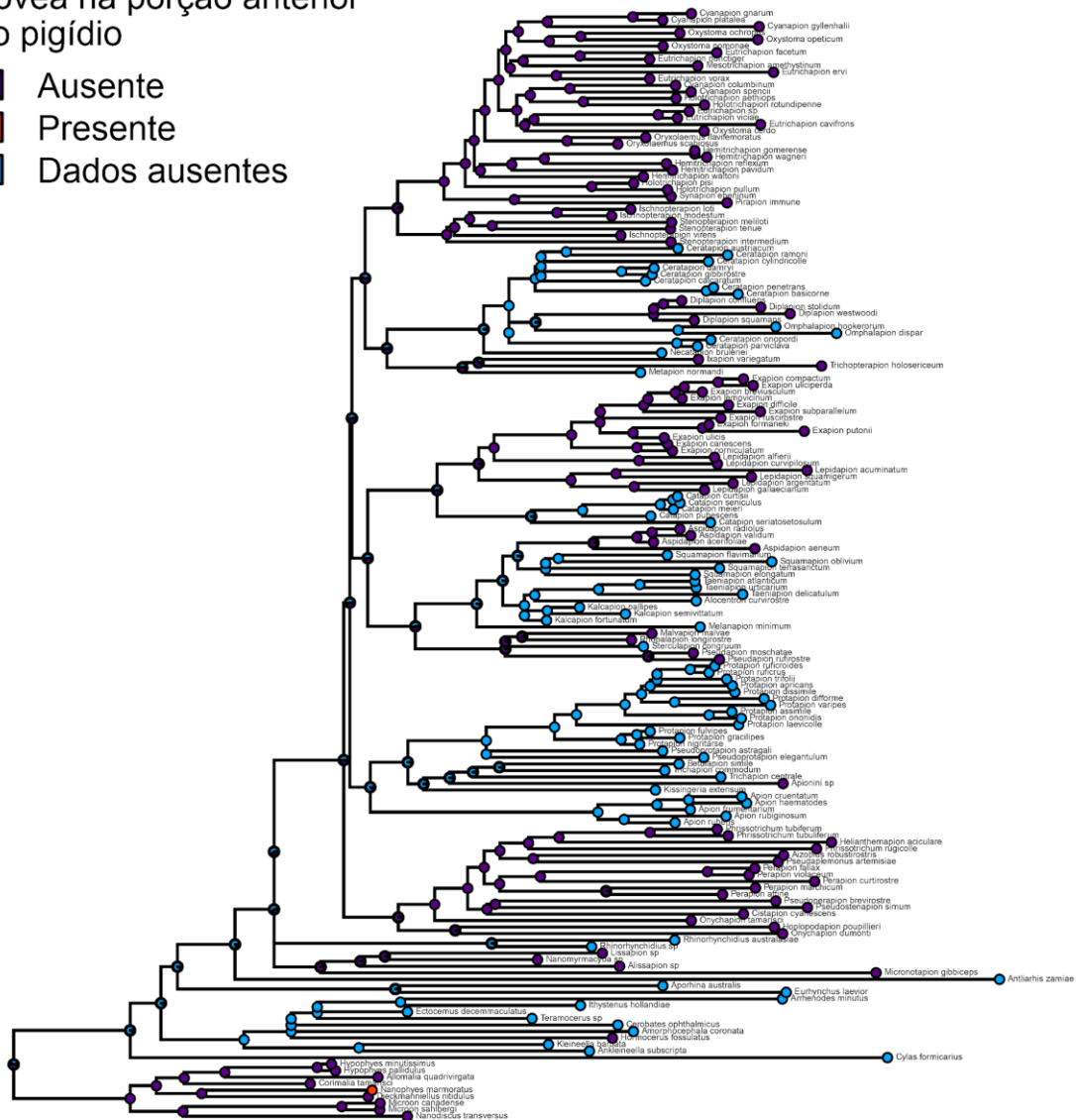
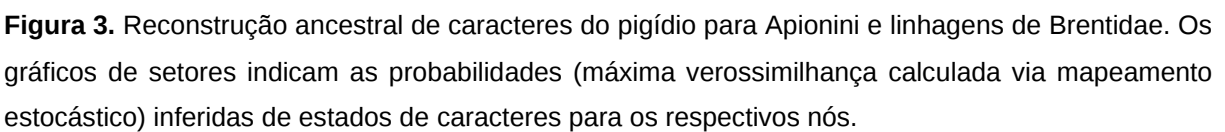


Figura 2. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

 Ausente
 Presente
 Polimórfico
 Dados ausentes



Comprimento do sulco transversal

- Completo
- Incompleto medianamente
- Incompleto lateroventralmente
- Dados ausentes
- Não se aplica

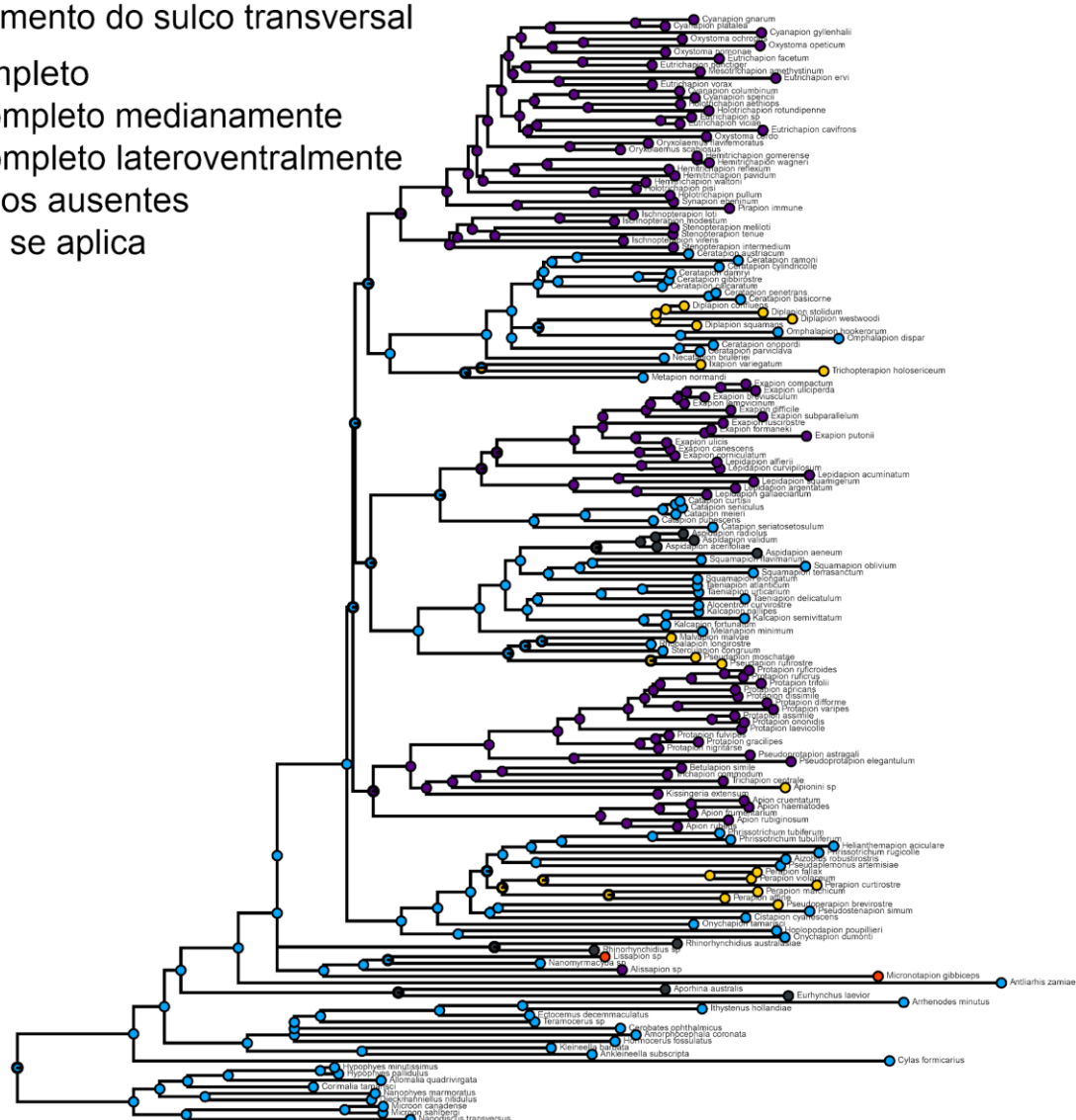


Figura 4. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Largura do sulco transversal

- Largo
- Estreito
- Dados ausentes
- Não se aplica

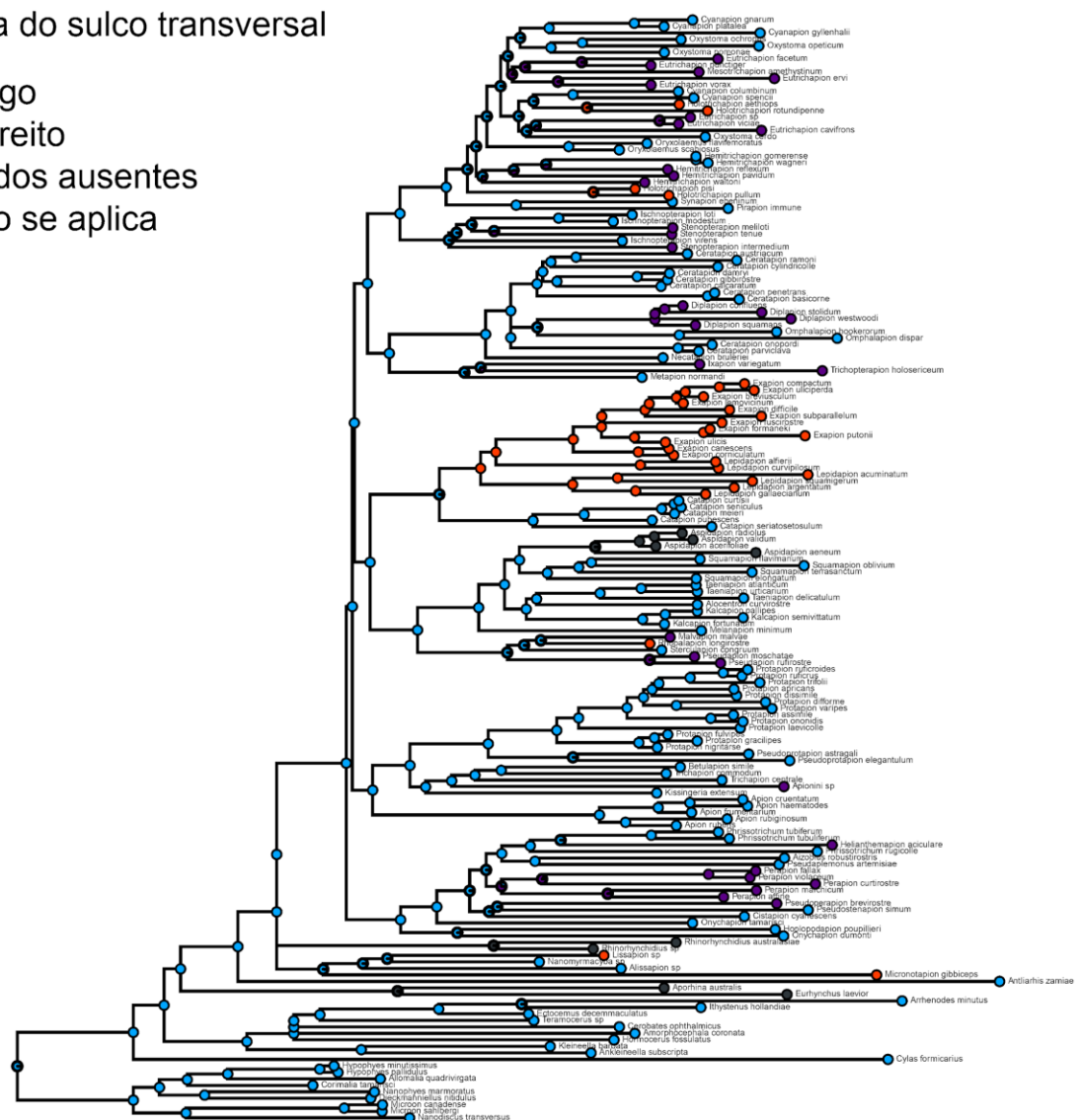


Figura 5. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Profundidade do sulco transversal

- Raso
- Fundo
- Dados ausentes
- Não se aplica

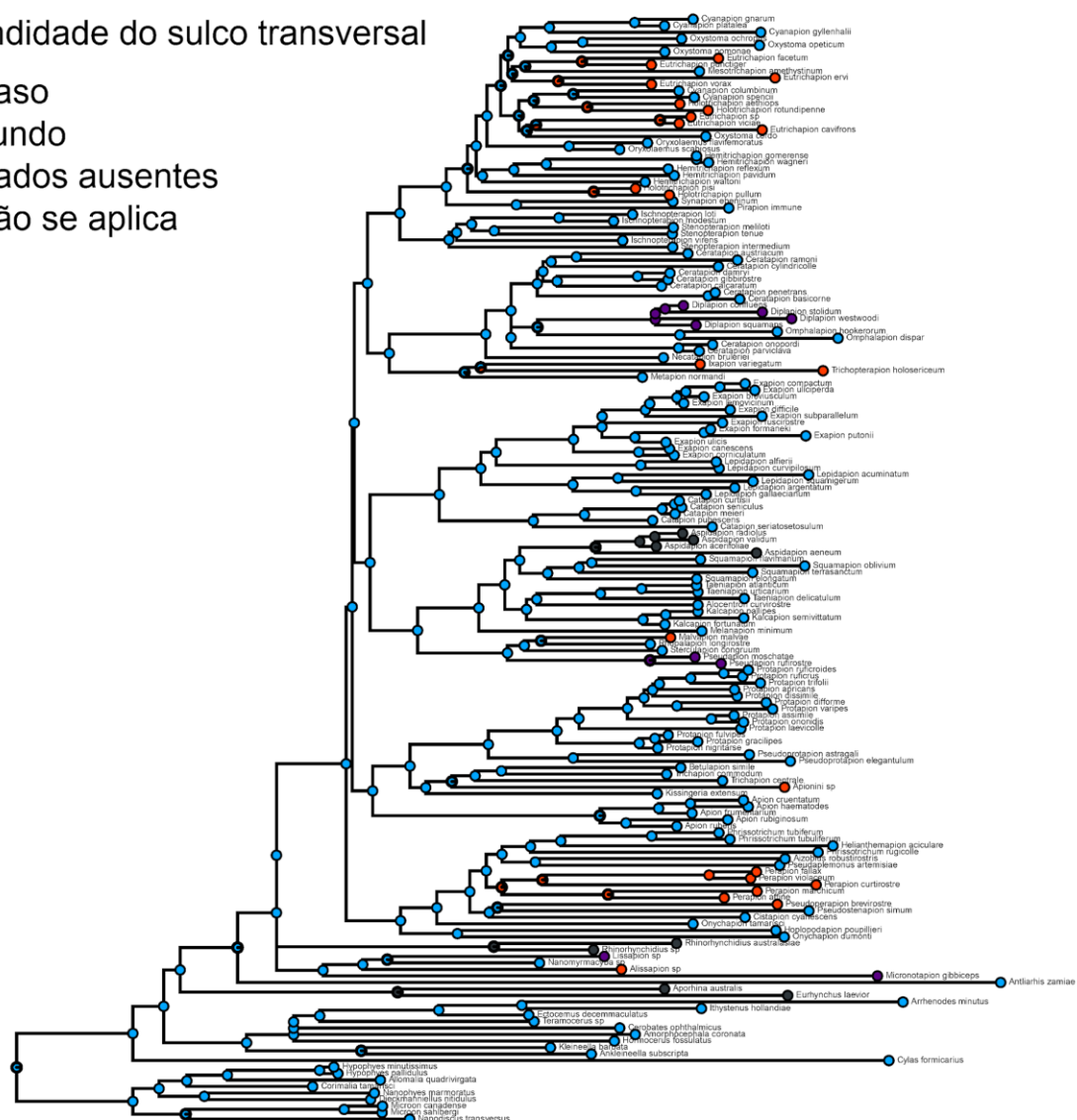


Figura 6. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Margens proximal e distal
do sulco transversal

- Correspondentes
- Não-correspondentes
- Dados ausentes
- Não se aplica

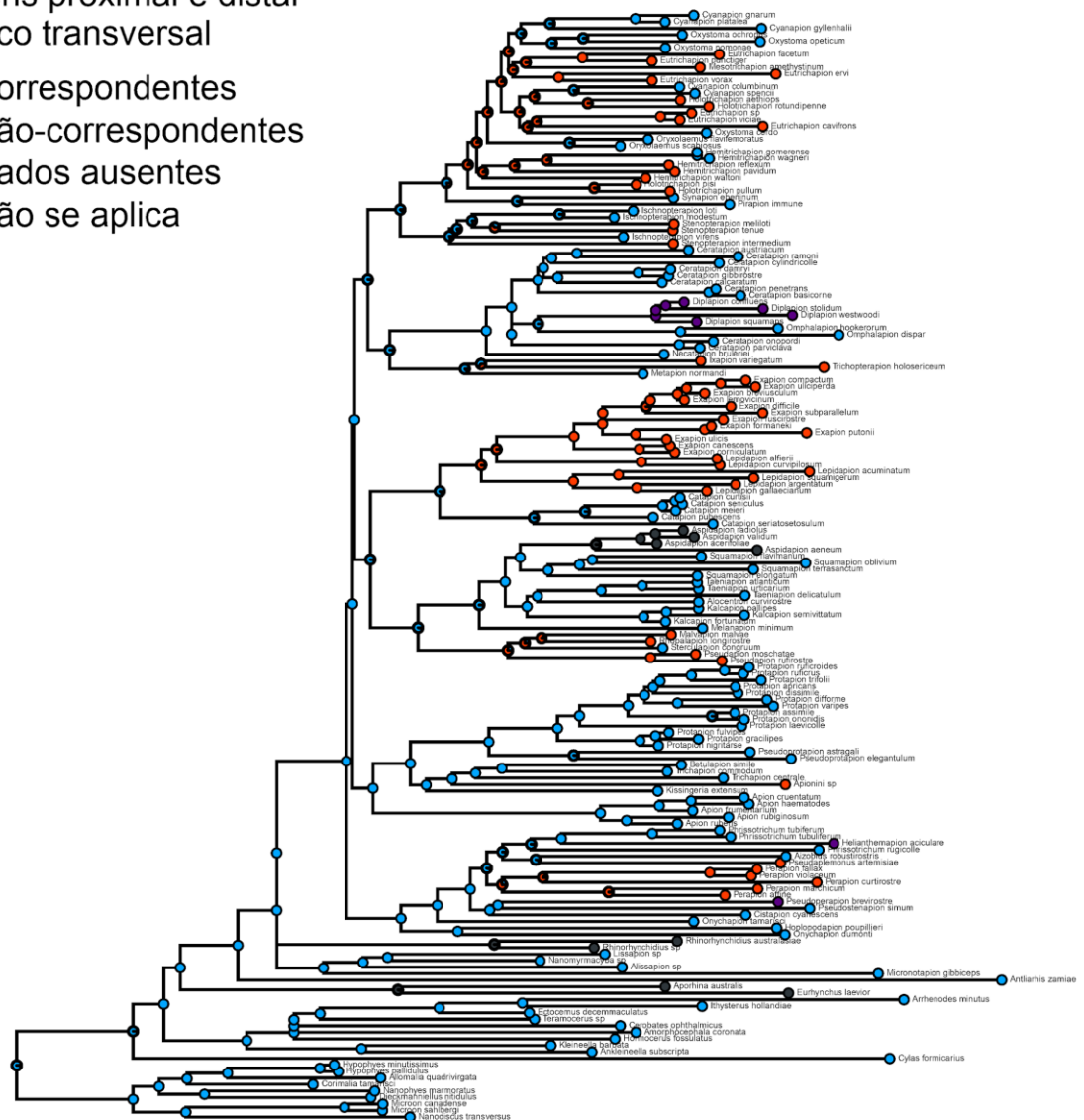


Figura 7. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Formato da margem proximal do sulco transversal

- Reta
- Côncava
- Convexa
- Emarginada
- Sinuosa
- Dados ausentes
- Não se aplica

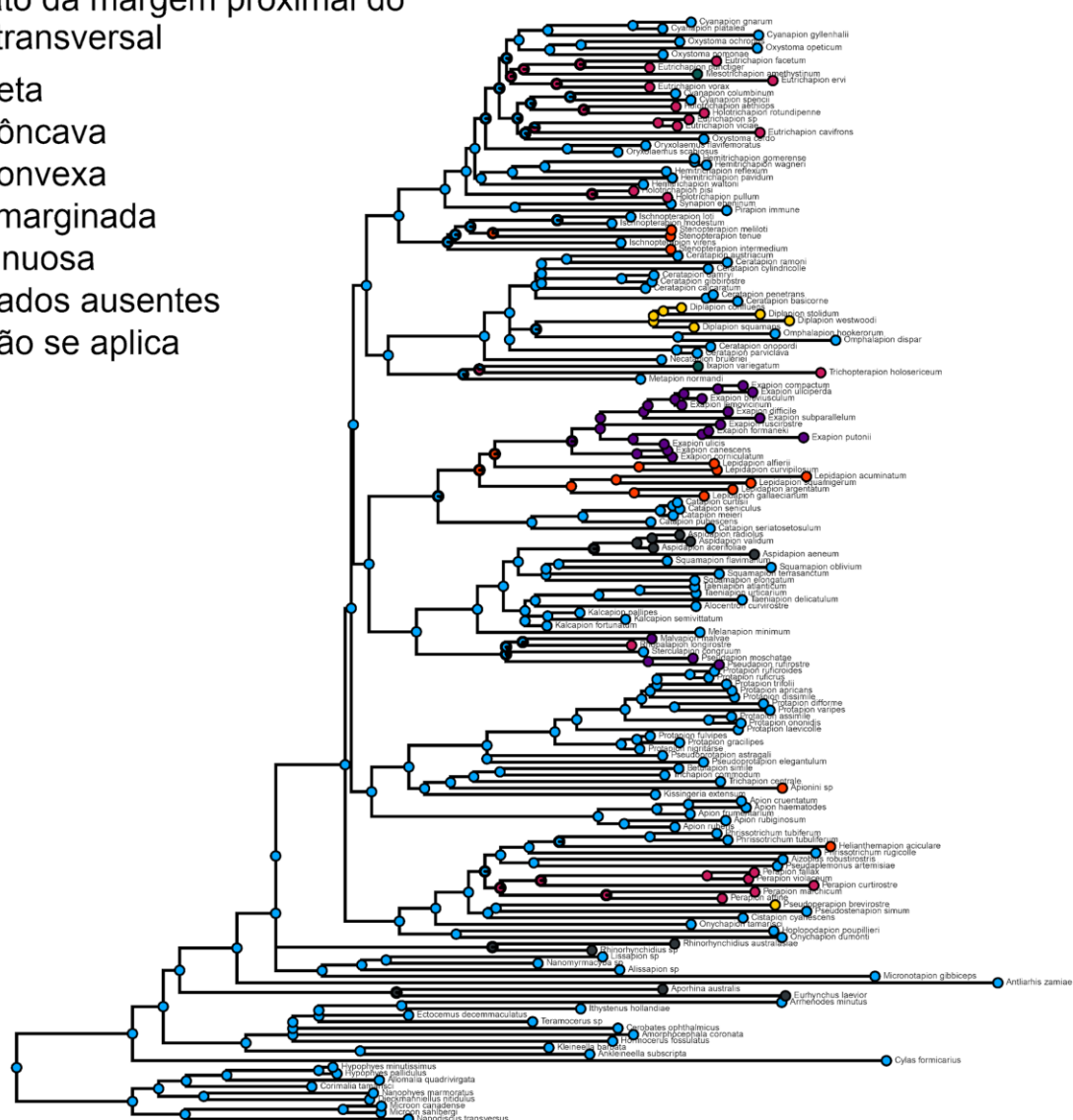


Figura 8. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Formato da margem distal do sulco transversal

- Reta
- Côncava
- Convexa
- Emarginada
- Sinuosa
- Dados ausentes
- Não se aplica

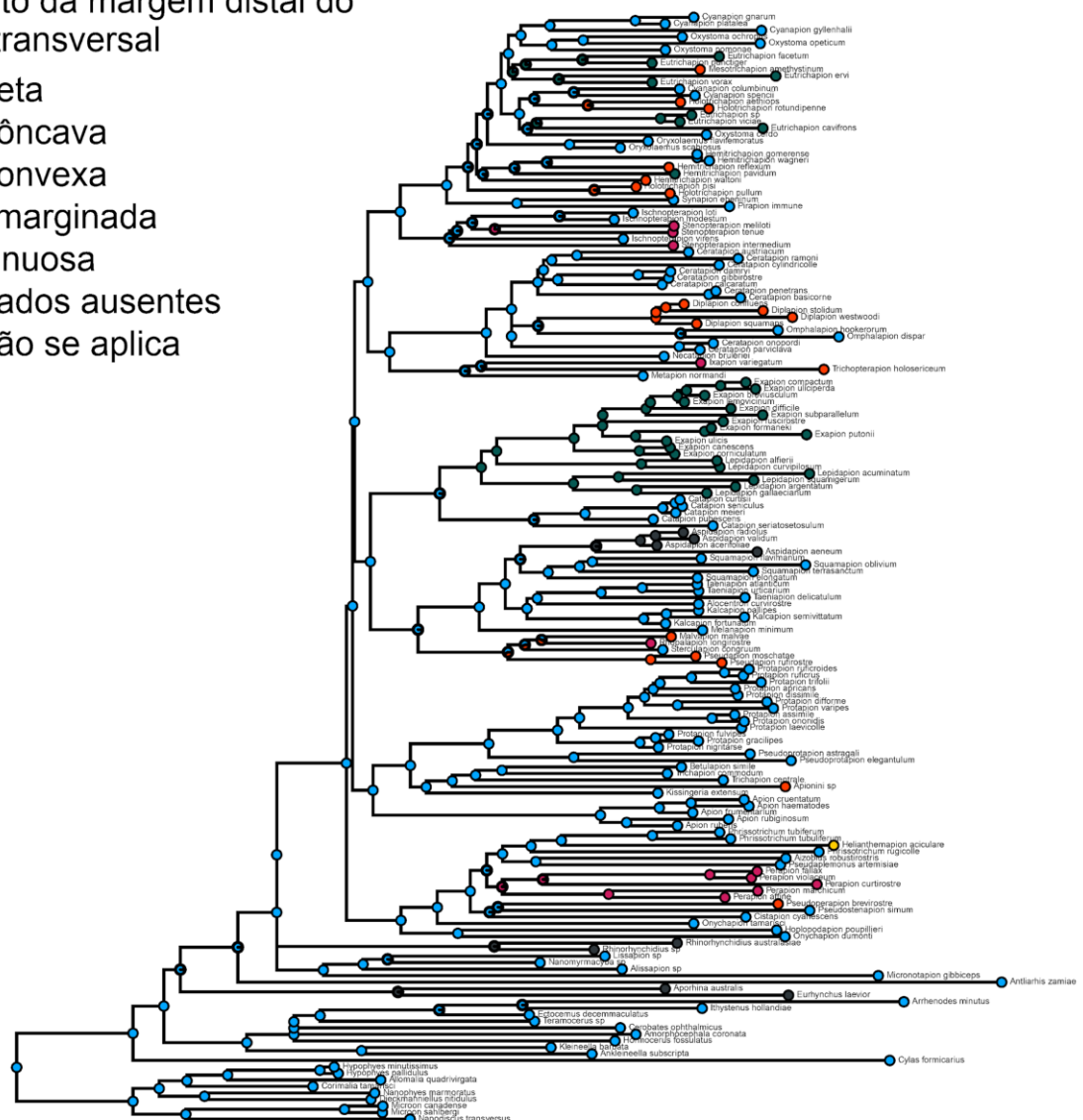


Figura 9. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Fóvea no sulco transversal

- Ausente
- Dados ausentes
- Não se aplica

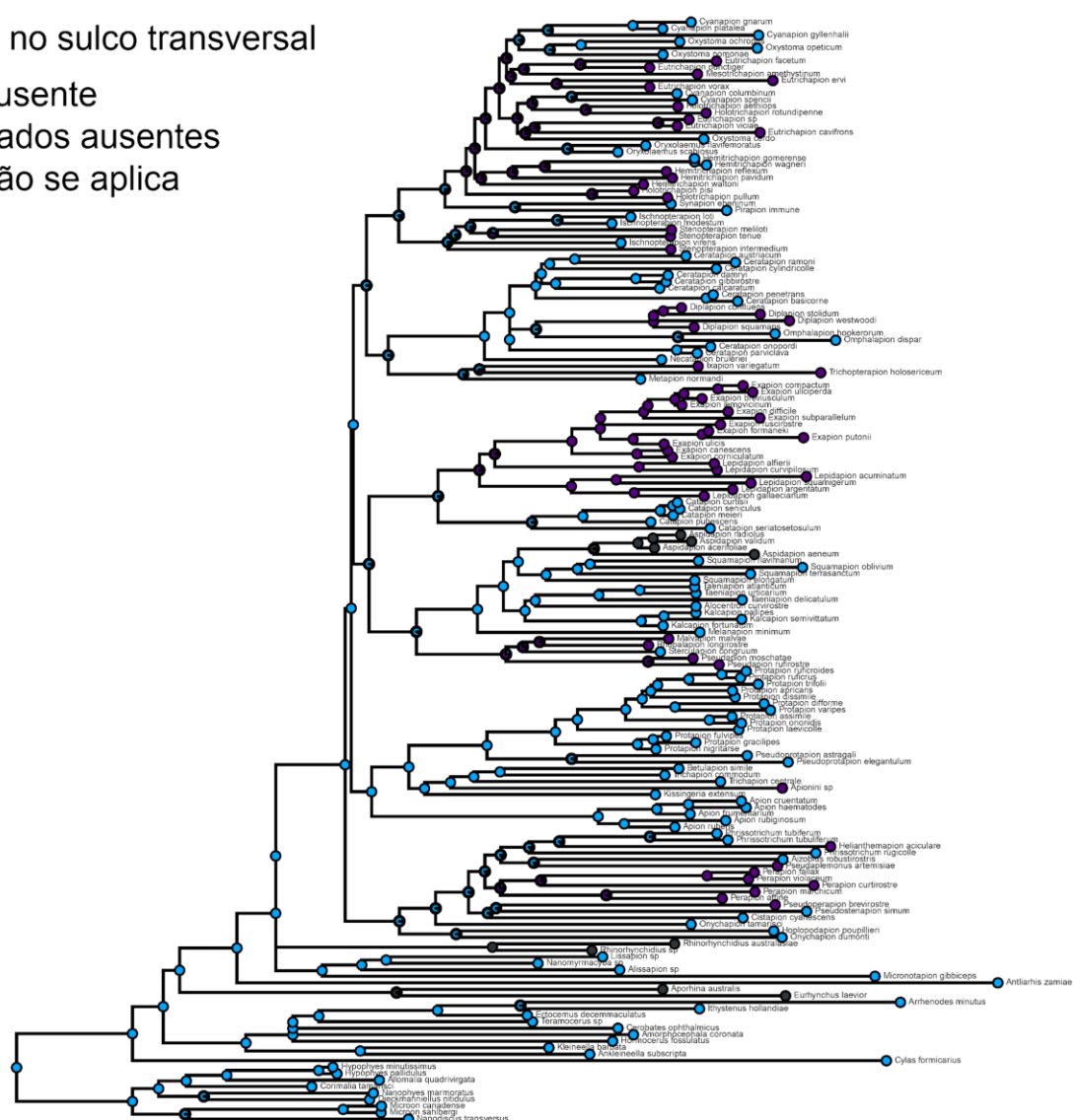


Figura 10. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

 Ausente
 Presente
 Dados ausentes
 Não se aplica

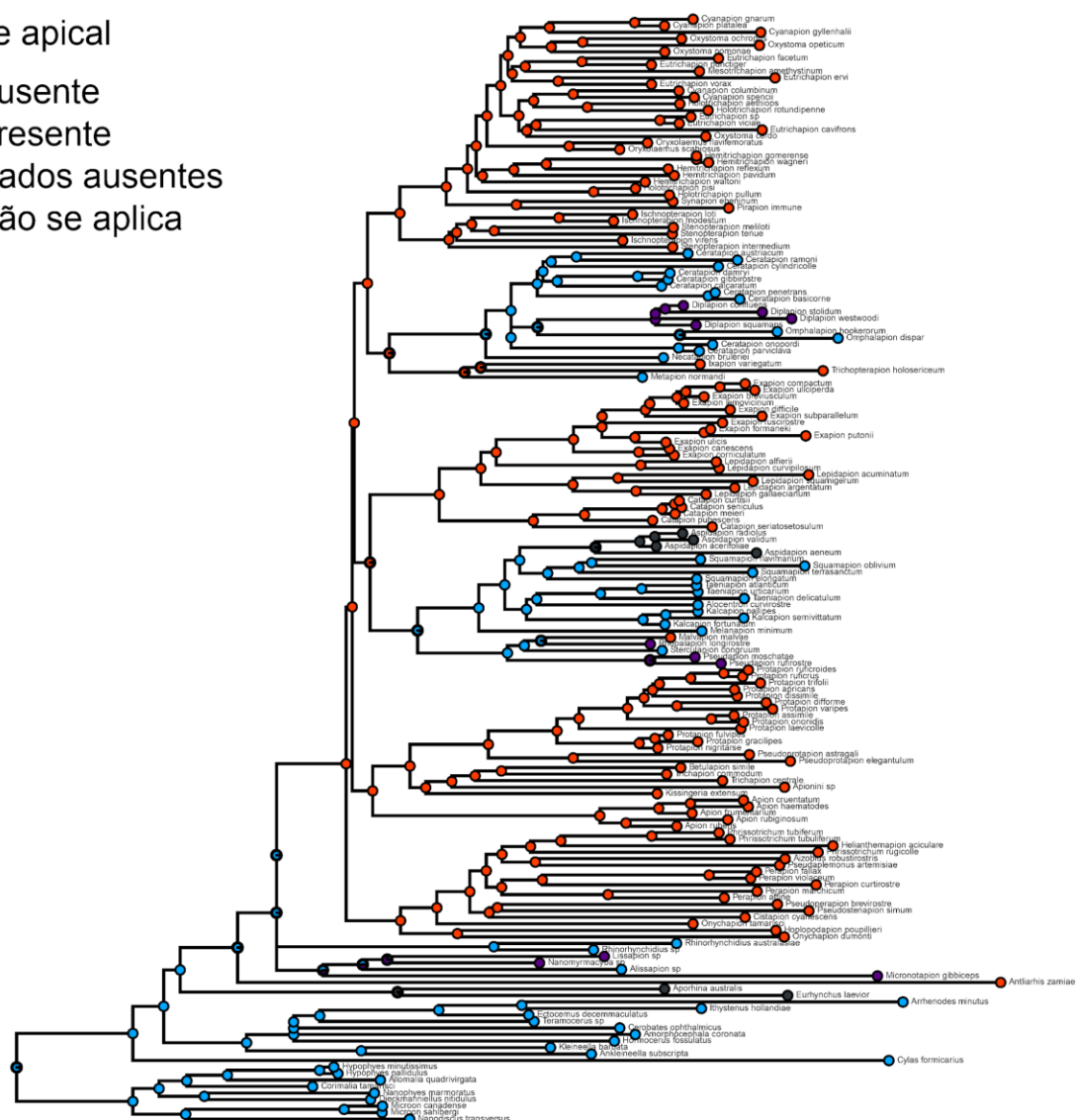


Figura 11. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Projeção da flange apical

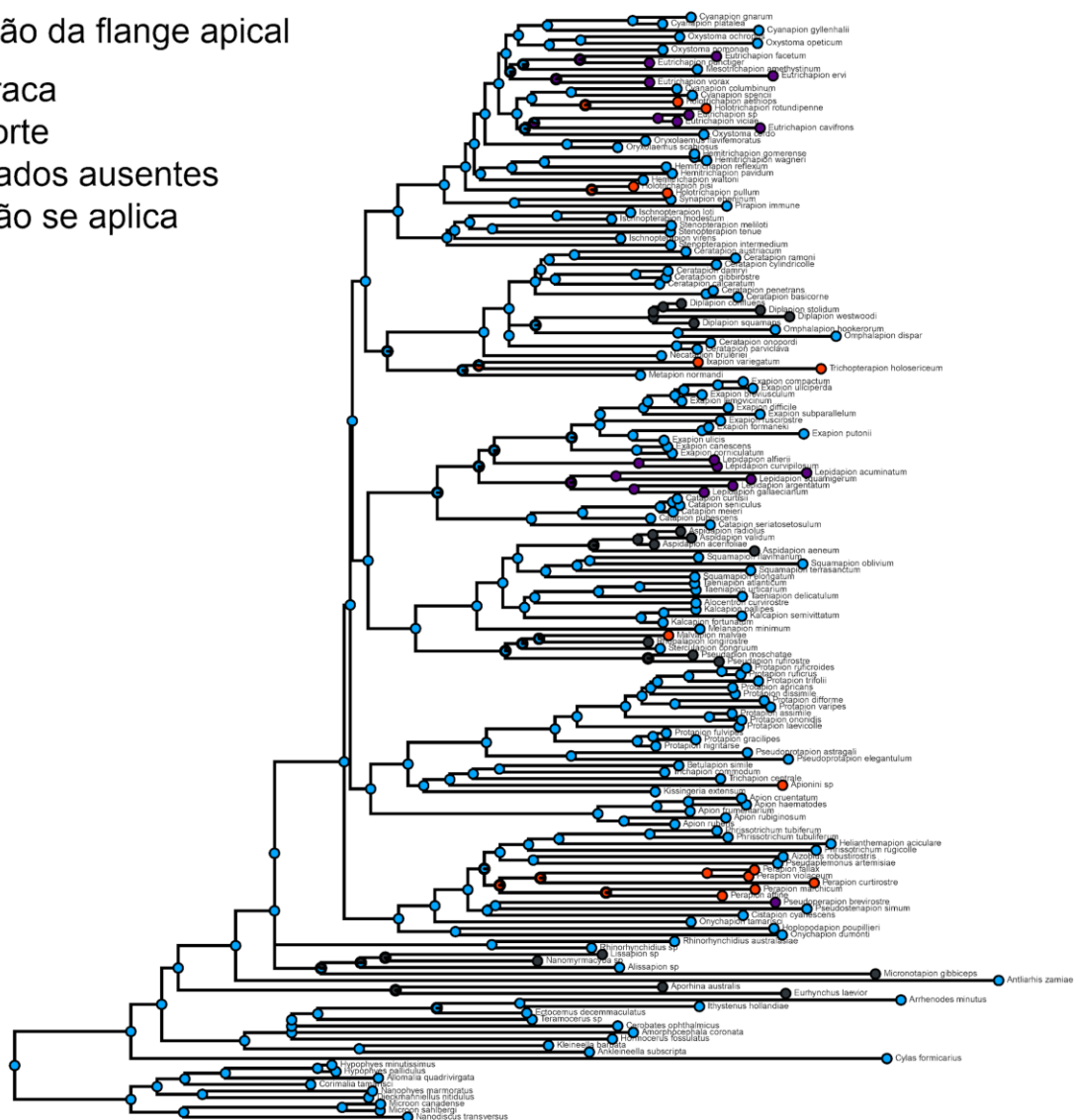
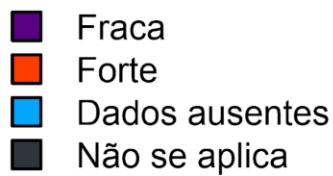


Figura 12. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Forma da flange apical

- Com projeção mediana aguda
- Uniforme
- Com emarginação simples
- Com emarginação dupla
- Dados ausentes
- Não se aplica

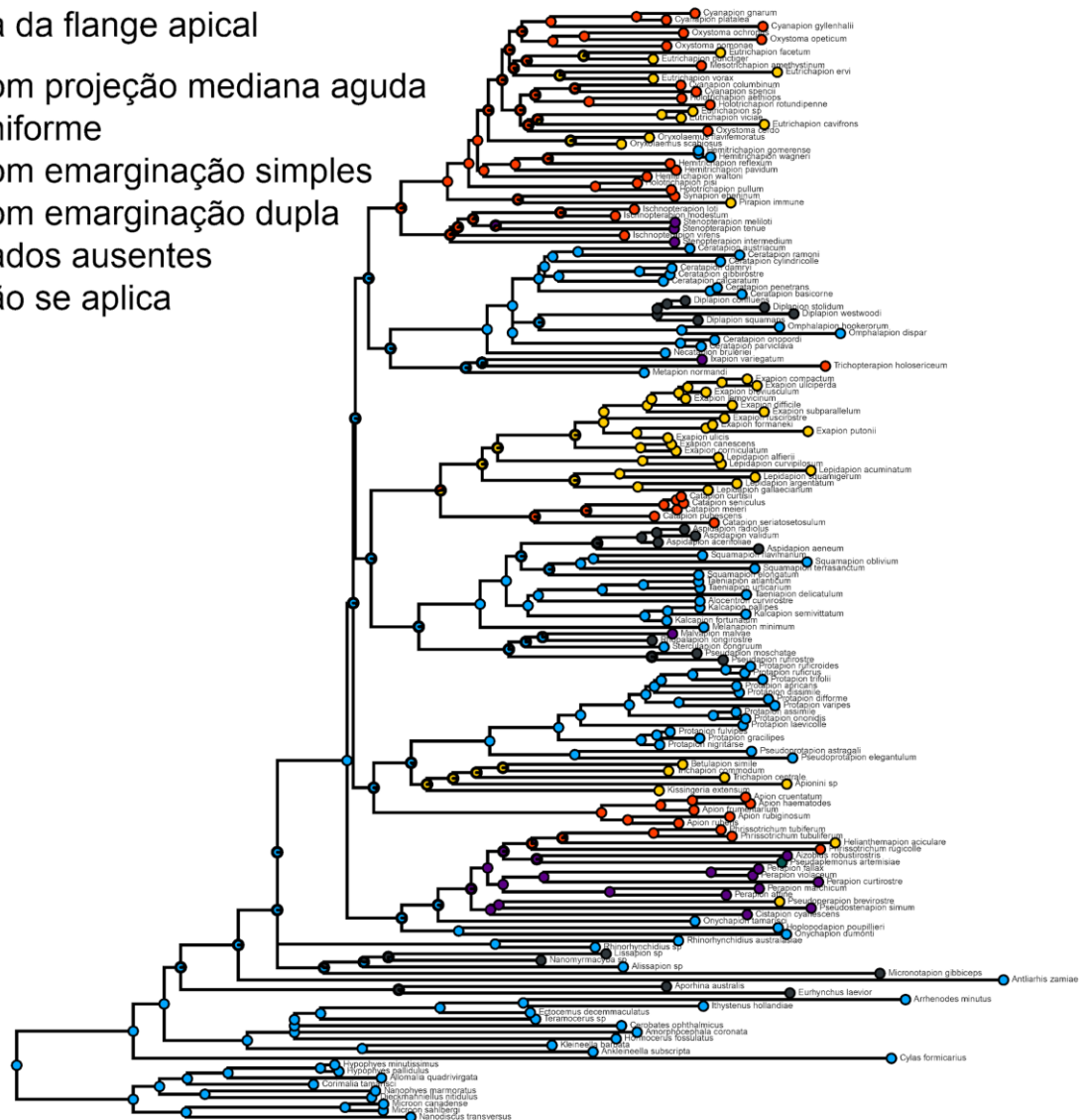


Figura 13. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

 Distinta
 Dados ausentes

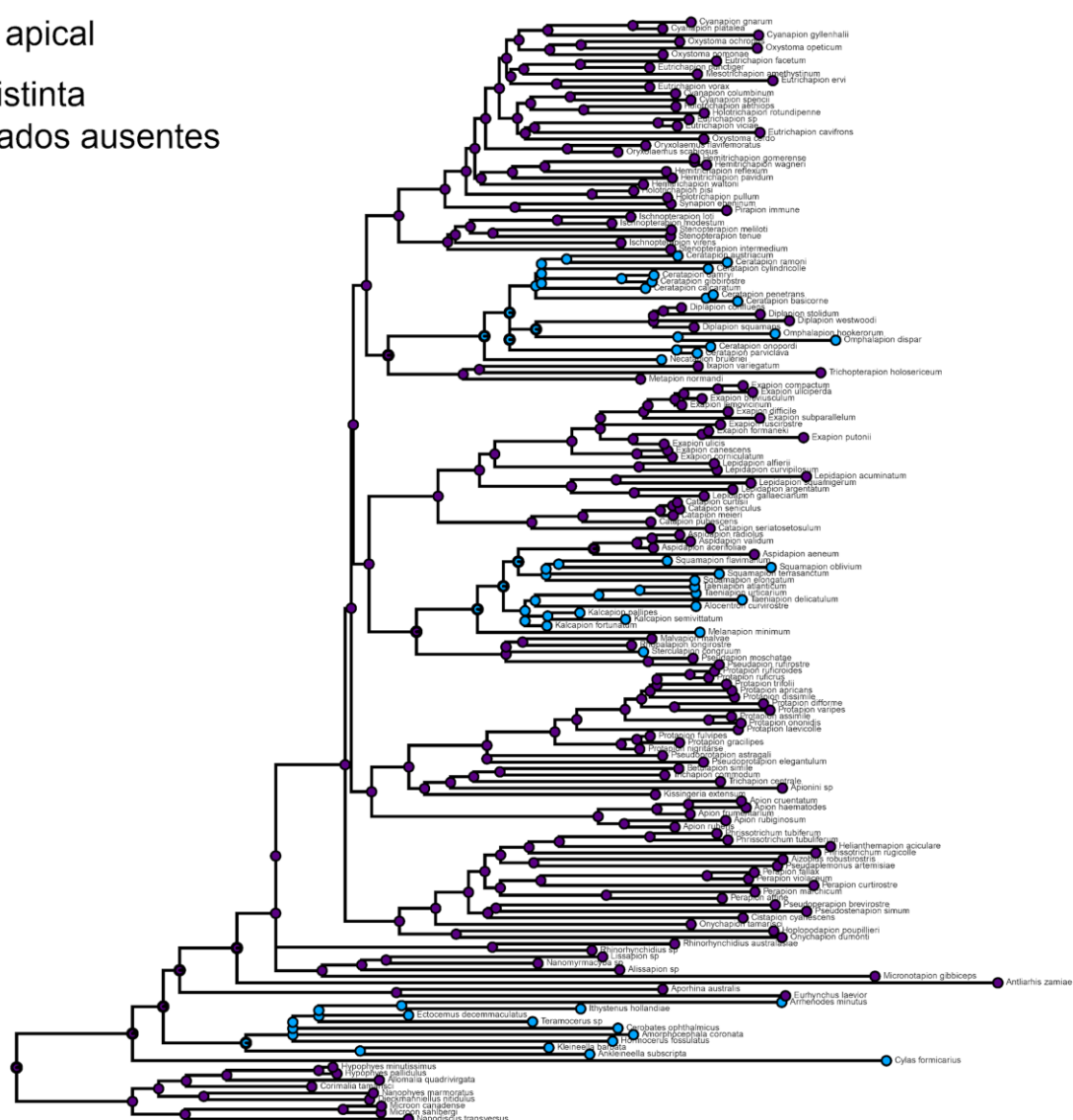


Figura 14. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Forma da borda apical

- Proeminente
- Deprimida
- Plana
- Dados ausentes

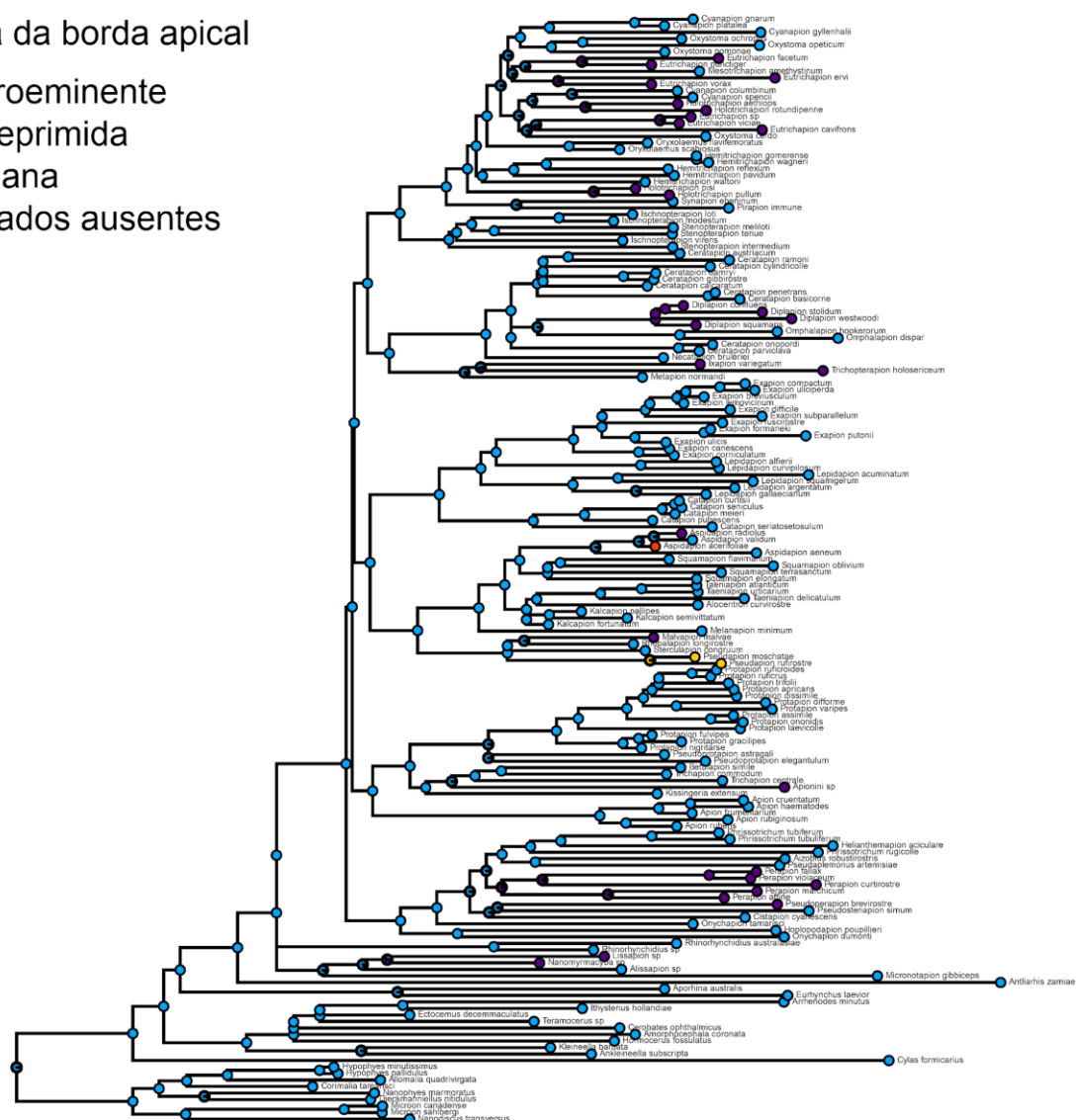


Figura 15. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Revestimento da borda apical

- Glabro
- Pubescente
- Dados ausentes

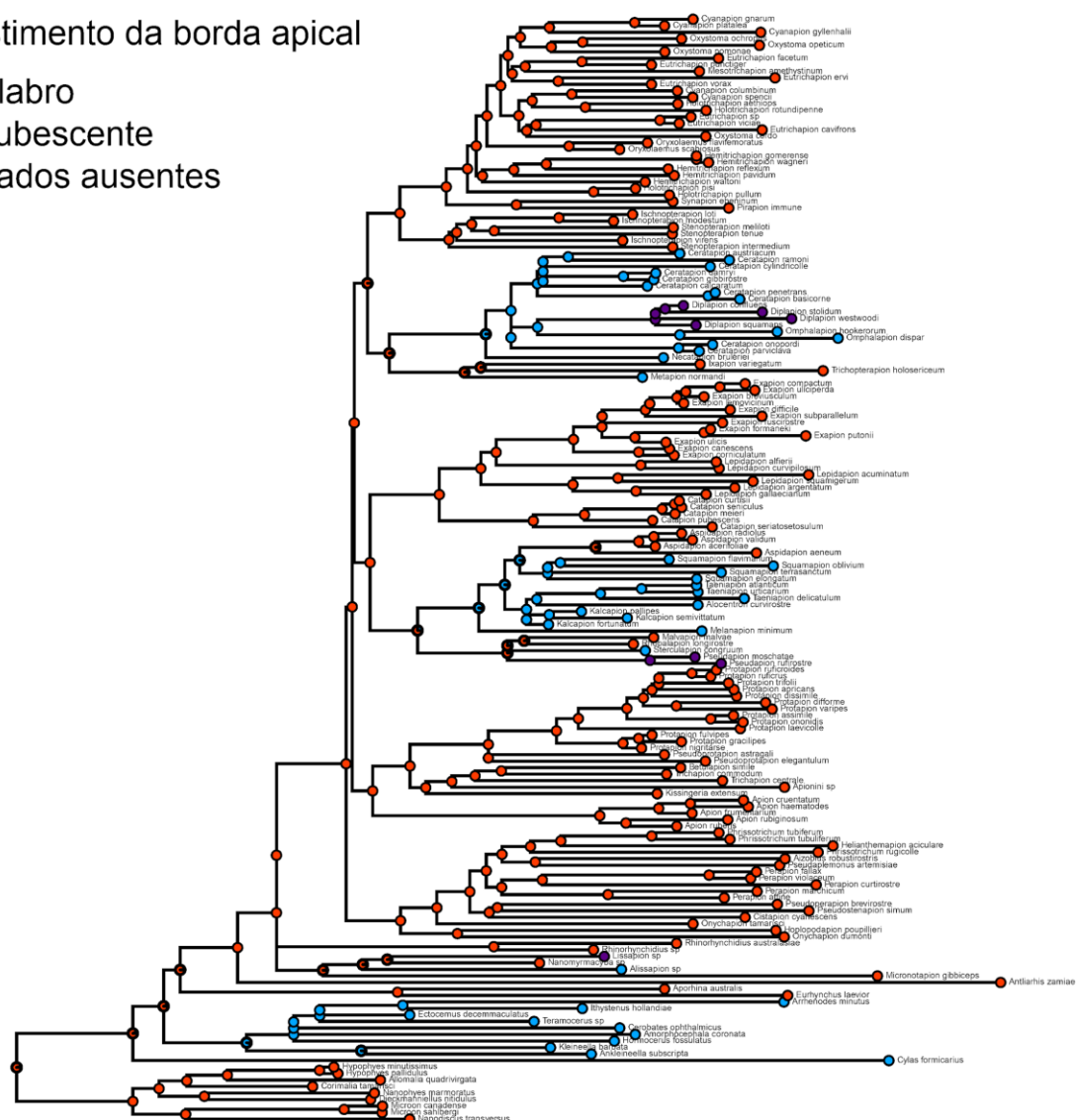
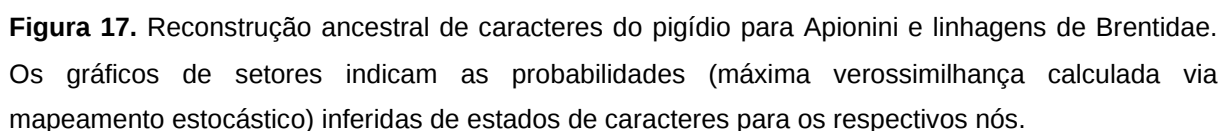


Figura 16. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

 Curtas
 Longas
 Dados ausentes
 Não se aplica



Orientação das setas da borda apical

- Centripetal
- Caudada
- Dados ausentes
- Não se aplica

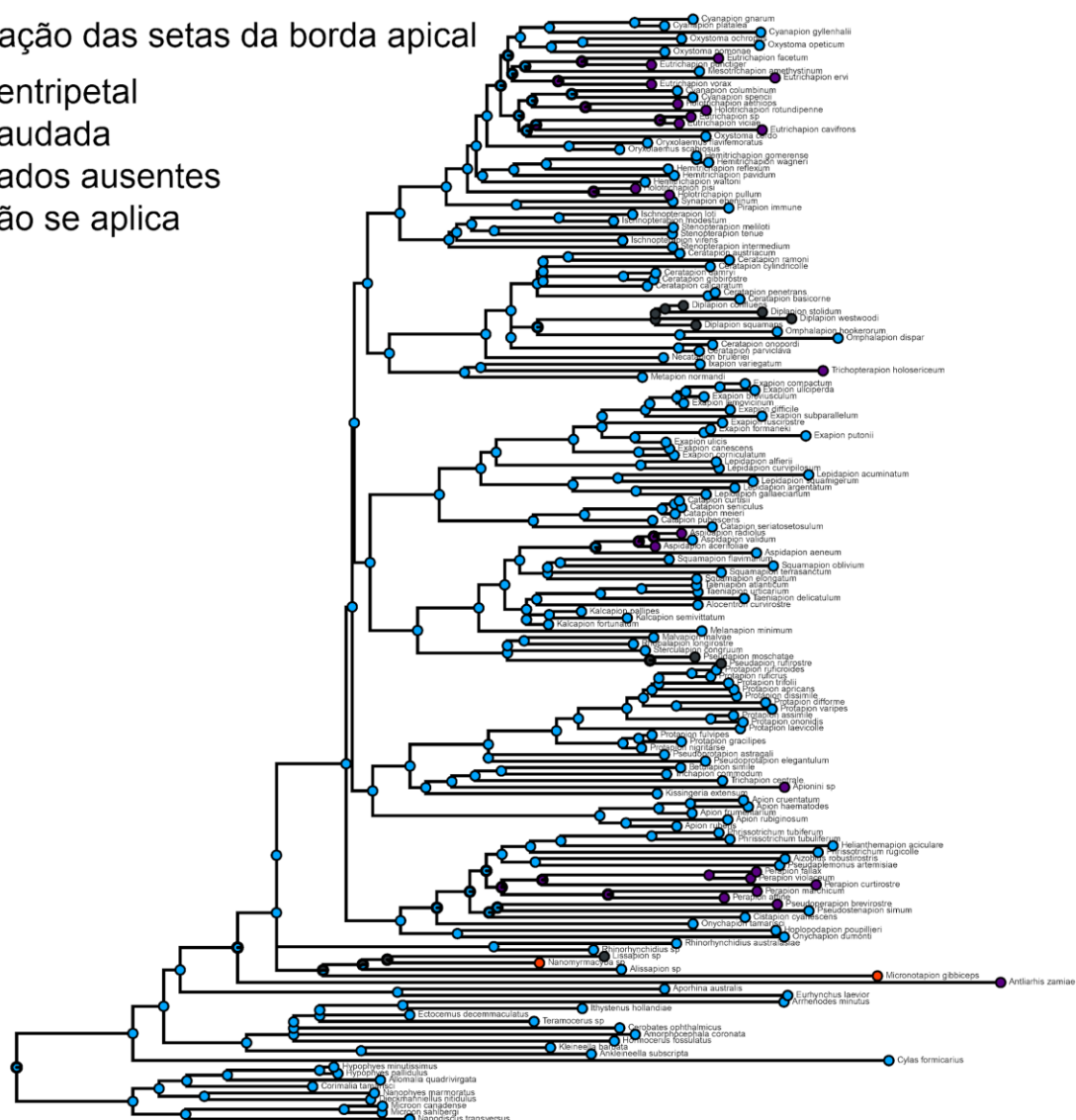


Figura 18. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Sulco na borda apical

- Ausente
- Dados ausentes

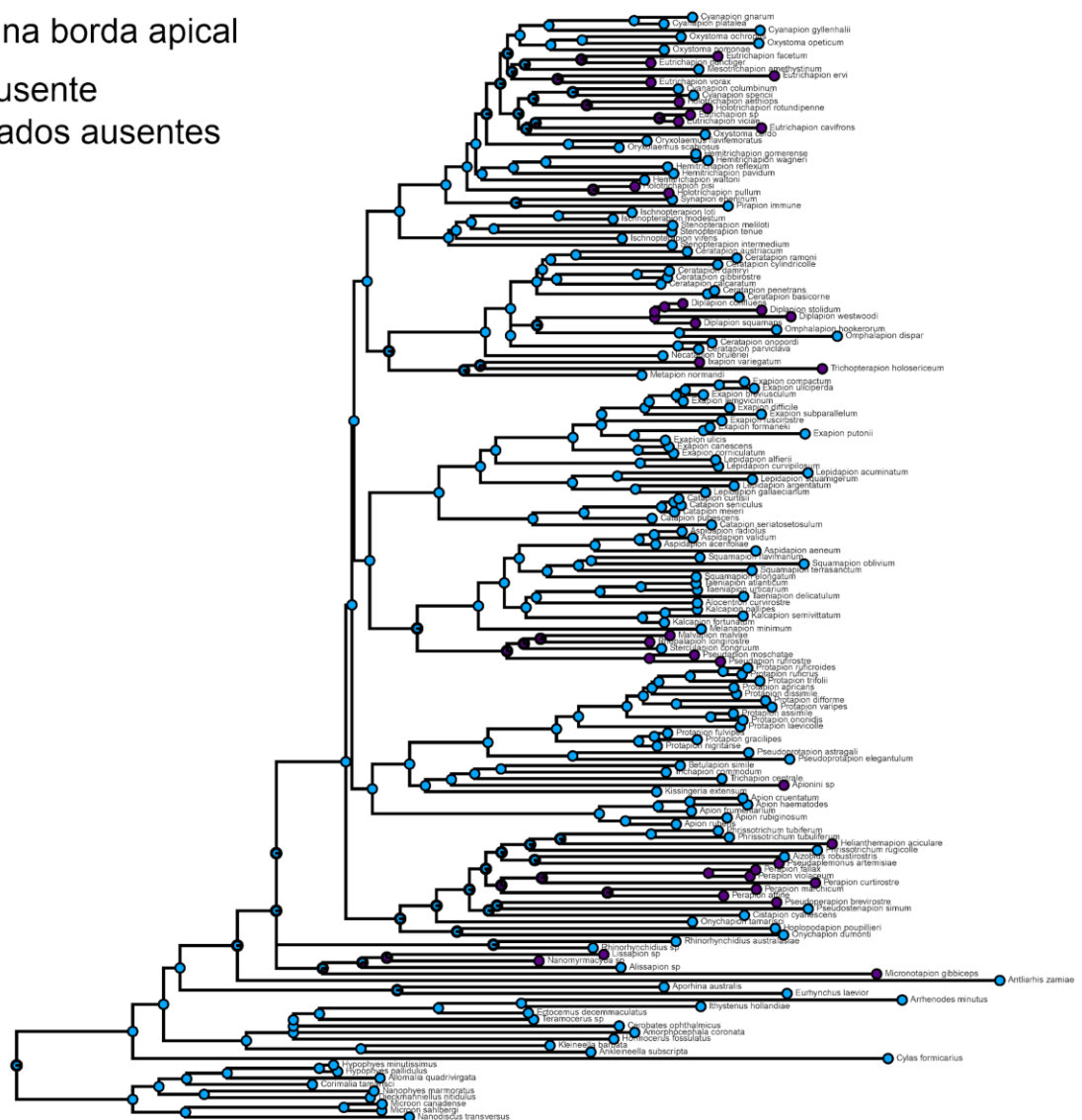


Figura 19. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Largura da borda apical

- Estreita
- Larga
- Dados ausentes

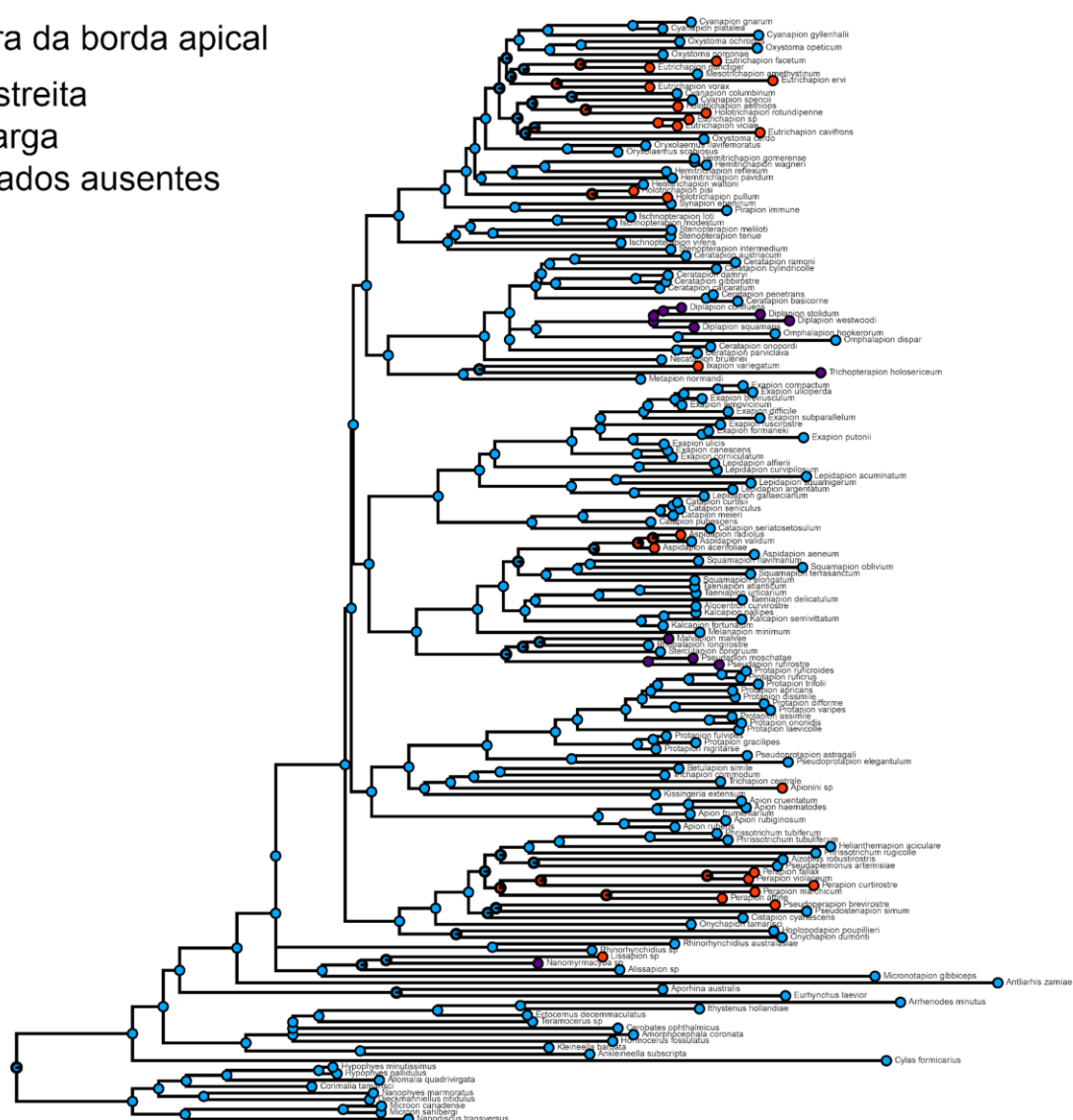
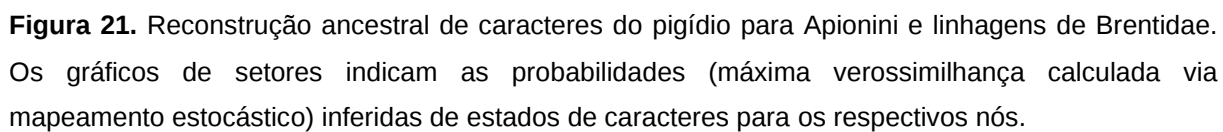
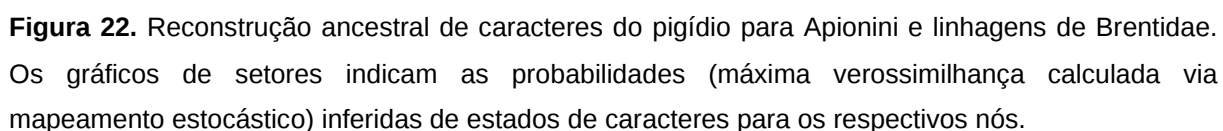


Figura 20. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

 Ausente
 Presente
 Vestigial



 Semicircular
 Semirretangular
 Dados ausentes
 Não se aplica



Apódemas

- Conspícuos
- Dados ausentes

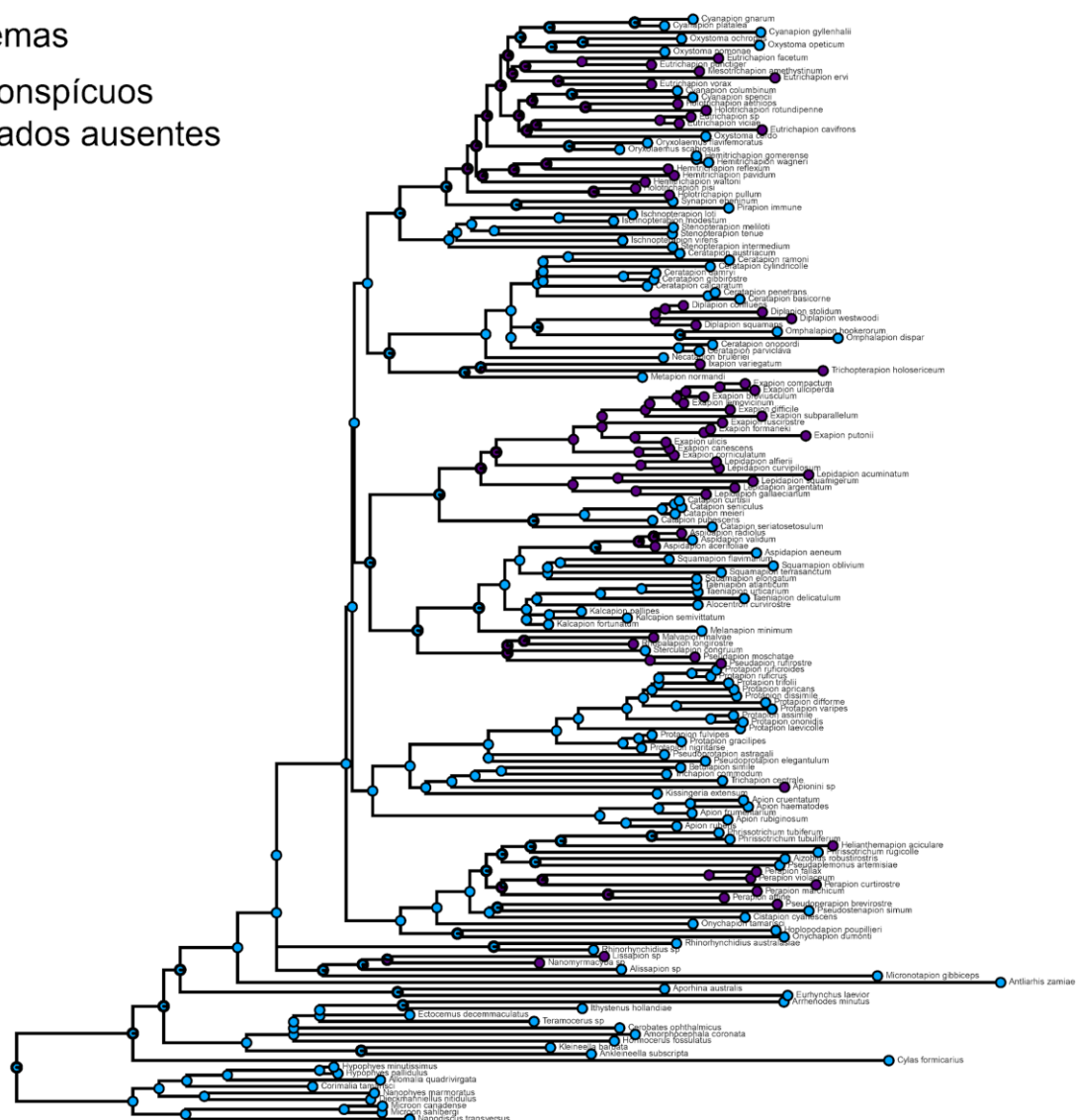


Figura 23. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

 Curtos
 Longos
 Dados ausentes

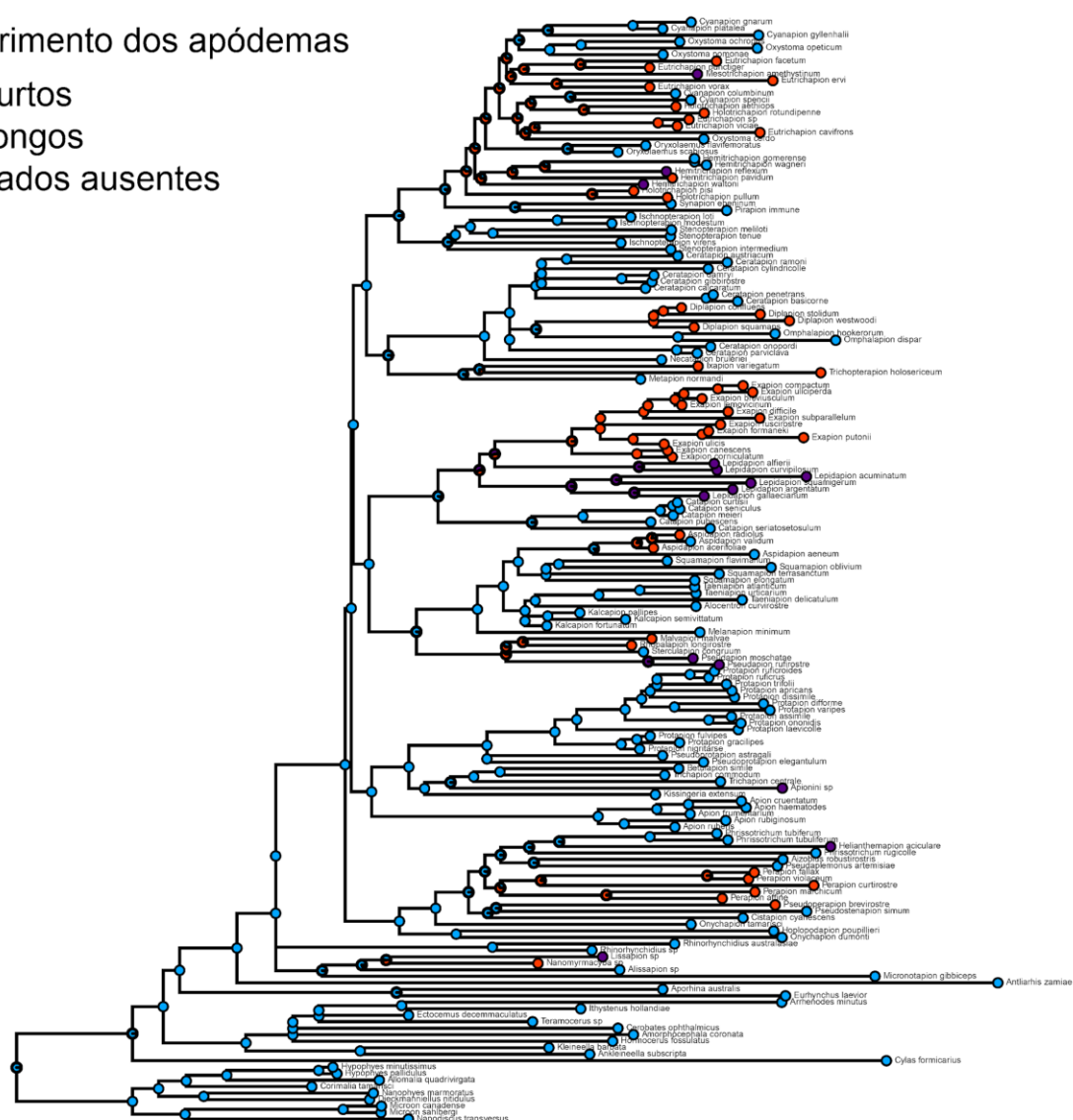


Figura 24. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Orientação dos apódemas

- Convergentes
- Divergentes
- Paralelos
- Dados ausentes

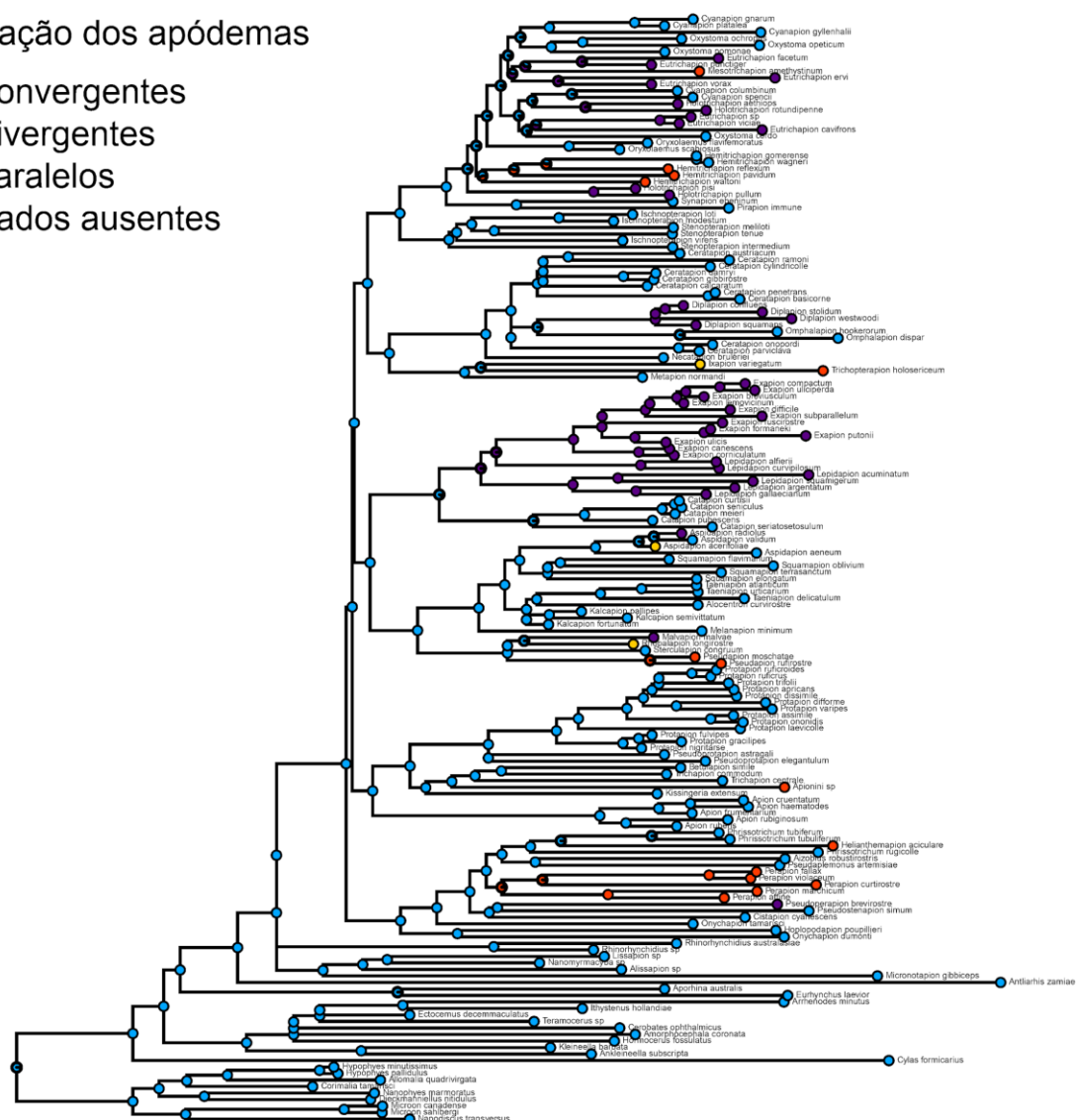


Figura 25. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós.

Apêndice 8 - Resultados das reconstruções ancestrais de quatro caracteres do pigídio de Apionini (Brentidae: Apioninae). (*árvore simplificada, 26 OTUs*)

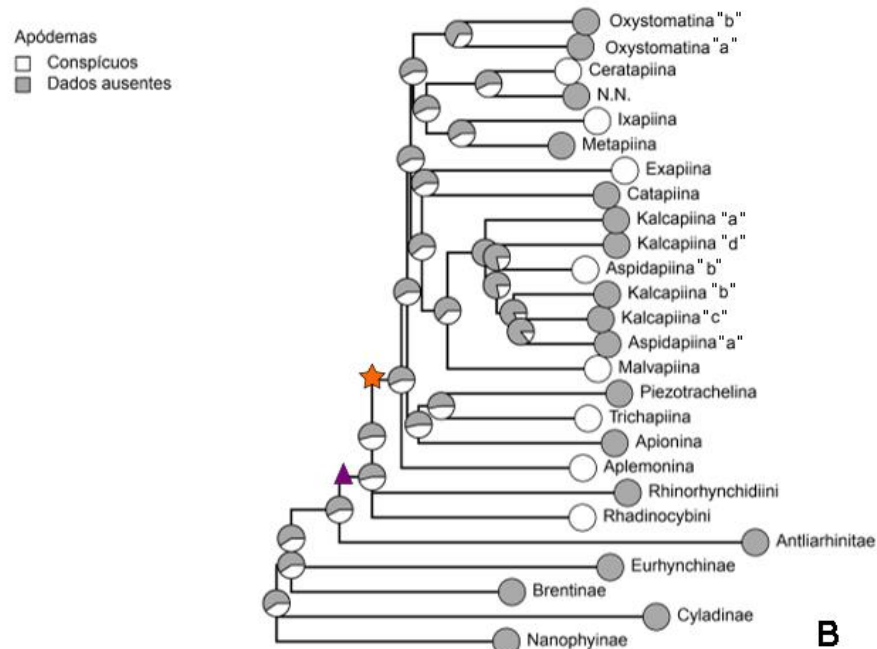
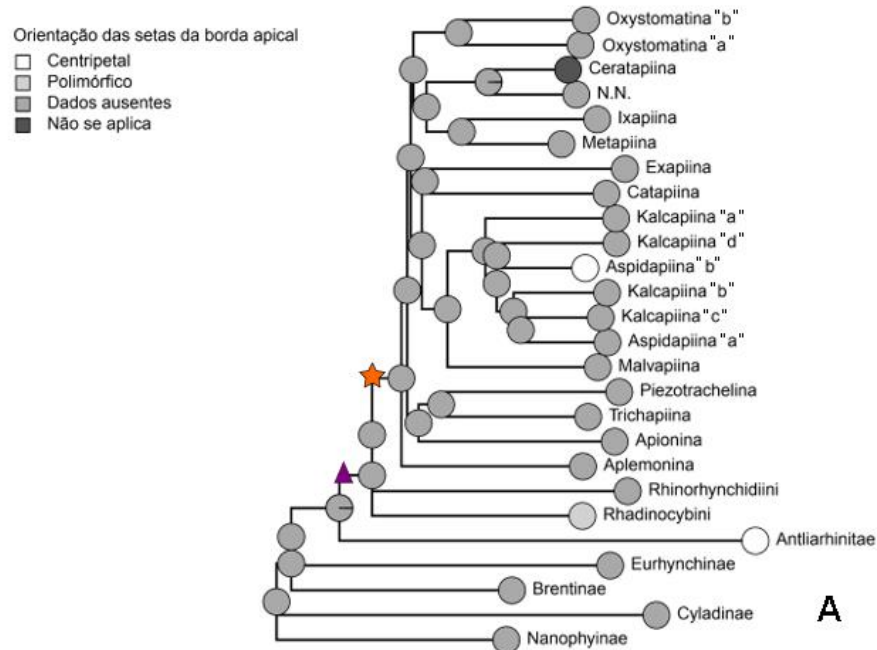


Figura 1. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio selecionados (A e B) para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós. Estrela indica o clado Apionini, triângulo indica o clado Apioninae, aspas indicam os grupos não-monofiléticos.

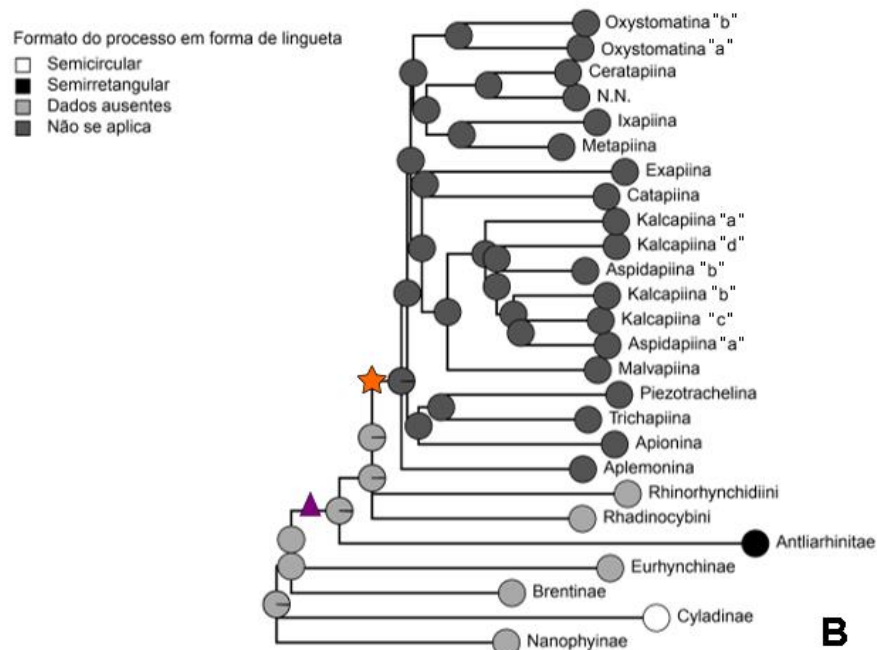
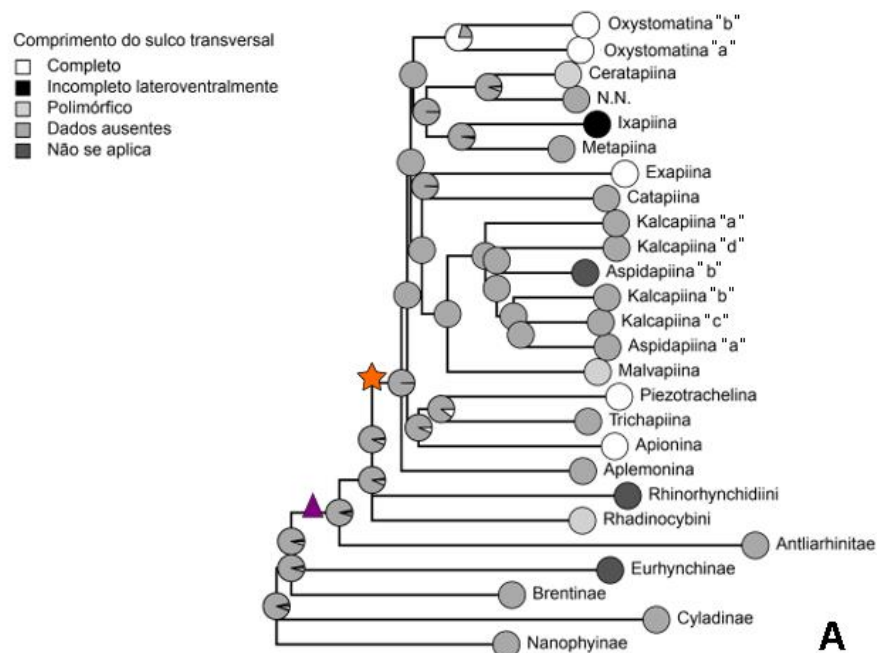


Figura 2. Reconstrução ancestral de caracteres do pigídio selecionados (A e B) para Apionini e linhagens de Brentidae. Os gráficos de setores indicam as probabilidades (máxima verossimilhança calculada via mapeamento estocástico) inferidas de estados de caracteres para os respectivos nós. Estrela indica o clado Apionini, triângulo indica o clado Apioninae, aspas indicam os grupos não-monofiléticos.