

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**ANÁLISE DAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE AS ESPÉCIES
DE *EUGLOSSA* LATREILLE, 1802 (HYMENOPTERA: APIDAE:
EUGLOSSINA), COM ÊNFASE NOS SUBGÊNEROS *GLOSSURA*
COCKERELL, 1917 E *GLOSSUROPODA* MOURE, 1989**

RAFAEL RODRIGUES FERRARI

BELO HORIZONTE

2014

Rafael Rodrigues Ferrari

**Análise das relações filogenéticas entre as espécies de
Euglossa Latreille, 1802 (Hymenoptera: Apidae: Euglossina),
com ênfase nos subgêneros *Glossura* Cockerell, 1917 e
Glossuropoda Moure, 1989**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Amaral da Silveira

Belo Horizonte

2014

A common theme in many phylogenetic studies is the desire to obtain better resolution. Although resolution of relationships is obviously a goal of phylogenetic analysis, it should not be obtained at the expense of ignoring data.

M. Kearney, 2002.

Às minhas fontes de inspiração, Tuta e Marina.

AGRADECIMENTOS

Serei eternamente grato à minha esposa, Marina, por sua bela demonstração de amor a mim e ao Tuta (meu filho). Durante este momento delicado, ela sempre colocou meu trabalho como prioridade, passando por cima dos seus próprios afazeres. A você linda, meus mais sinceros agradecimentos.

Agradeço a minha mãe, Cléa, por me receber em seu (nosso) lar. Foi lá que eu escrevi os parágrafos mais complexos e laboriosos deste documento. Assim como a Marina, minha mãe me deu todas as condições para que eu pudesse me dedicar inteiramente ao meu trabalho. Muito obrigado, mamusca.

Sou muito grato ao Prof. Fernando, meu orientador, por aceitar participar desta jornada ao meu lado. Muito obrigado por ceder seu laboratório ao meu estudo, e por todos estes anos de boa convivência. Muito do que hoje eu entendo sobre abelhas, evolução e ciência foi ele quem me ensinou.

Esta dissertação não teria se concretizado se não fosse a imensurável ajuda do Prof. André Nemésio, o idealizador deste estudo. O Prof. Nemésio foi um co-orientador não oficial, que sempre atendeu aos meus inúmeros requerimentos com totais disponibilidade e prontidão. Obrigado, também, pelos valiosos espécimes que me foram emprestados.

Gostaria de agradecer aos integrantes da minha banca avaliadora, Prof. Adalberto Santos, Prof. Luiz Roberto e Prof. Paulo Garcia, por aceitarem nosso convite. Aproveito a ocasião para, mais uma vez, agradecer ao Prof. Adalberto por permitir que eu usufrísse do laboratório da lupa e da câmara fotográfica sob sua responsabilidade.

Sou muito grato ao National Museum of Natural History (EUA) pelo empréstimo dos holótipos de *Euglossa tiputini* Roubik e *Euglossa nigrosignata* Moure. Este é um excelente gancho para agradecer à Ligiane, que fez os primeiros contatos com a curadoria do USNM. Devo-lhe uma!

Agradeço aos companheiros de laboratório por todo o bem que vocês trouxeram para minha vida pessoal e profissional. Foram anos maravilhosos! Obrigado pela paciência e carinho. Desejo a vocês todo o sucesso do mundo! Contem comigo para o que for preciso... sempre!

Sou grato aos meus amigos do “butequim di quarta” e da CervaJonka por permitirem que minha passagem pela pós-graduação fosse regada a bons papos, boas comidas, boas cervejas, mas, principalmente, à amizades verdadeiras. Assim, foi fácil!

Agradeço aos docentes da Pós-Graduação em Zoologia por dividirem comigo seus conhecimentos. Sou grato, também, ao Rafael (secretário) pela eficiência e gentileza com que resolveu meus problemas junto à pós-graduação.

Muito obrigado à CAPES pela bolsa de estudos. Sem ela, certamente, as coisas não dariam certo.

Encerrando com chave de ouro, agradeço enormemente ao Momô (Ivan) e ao Doug (Guilherme, néh?) por me ensinarem a manusear programas, como o Mr.Bayes, Mega, MrModeltest e por aí vai, até então, obscuros para mim. Vocês foram fundamentais na concretização deste estudo. Quando eu crescer, quero ser como vocês!

Desculpem-me aquelas pessoas que me ajudaram e cujos nomes não foram mencionados aqui.

ÍNDICE

LISTA DE TABELAS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMO	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUÇÃO	3
2. OBJETIVOS	8
2.1. Objetivo geral	8
2.2. Objetivos específicos	8
3. MATERIAIS E MÉTODOS	9
3.1. Terminologia	9
3.2. Seleção dos táxons	9
3.3. Obtenção dos espécimes	10
3.4. Levantamento dos caracteres	10
3.4.1. <i>Caracteres morfológicos</i>	10
3.4.2. <i>Caracteres moleculares</i>	13
3.5. Matrizes de caracteres	14
3.6. Análises filogenéticas	15
3.6.1. <i>Parcimônia</i>	15
3.6.2. <i>Inferência bayesiana</i>	16
3.6.3. <i>Medida de suporte para os cladogramas</i>	16
3.6.4. <i>Análises com restrição</i>	17
4. RESULTADOS	19
4.1. Lista de caracteres morfológicos	19
4.1.1. <i>Caracteres discretos</i>	19
4.1.2. <i>Caracteres contínuos</i>	62
4.2. Caracteres moleculares	63
4.3. Relações filogenéticas	63
4.3.1. <i>Parcimônia</i>	63
4.3.2. <i>Inferência bayesiana</i>	64
4.4. Relações entre os gêneros de <i>Euglossina</i>	78
4.5. Relações entre os subgêneros de <i>Euglossa</i>	80

4.6. Subgêneros <i>Glossuropoda</i> e <i>Glossura</i>	83
4.6.1. <i>Glossuropoda</i>	83
4.6.2. <i>Glossura</i>	86
4.7. Classificação de <i>Euglossa</i>	91
5. DISCUSSÃO	98
5.1. Relações entre os gêneros de <i>Euglossina</i>.....	98
5.2. Relações entre os subgêneros de <i>Euglossa</i>	99
5.3. Subgêneros <i>Glossuropoda</i> e <i>Glossura</i>	102
5.3.1. <i>Glossuropoda</i>	102
5.3.2. <i>Glossura</i>	104
6. CONCLUSÕES	107
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	108
8. APÊNDICES	122

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista dos táxons incluídos nas análises filogenéticas deste estudo.....	11
Tabela 2. Valores de referência para interpretação do fator bayesiano (modificada de Kass & Raftery, 1995).....	18
Tabela 3. Estatísticas das análises filogenéticas conduzidas através de parcimônia. IC= índice de consistência; IR= índice de retenção; n/a= não se aplica.....	65
Tabela 4. Lista dos 11 valores da constante de concavidade (<i>k</i>) empregados em cada uma das análises realizadas com pesagem implícita.....	66
Tabela 5. Estatísticas das análises de Inferência Bayesiana. DPMFB= desvio padrão da média da frequência de bifurcações; TEA= tamanho efetivo da amostra.....	66
Tabela 6. Lista de sinapomorfias morfológicas sugeridas para o gênero <i>Euglossa</i>	79
Tabela 7. Resultados das análises de parcimônia e inferência bayesiana com restrição, envolvendo evidência total, realizadas com o subgênero <i>Glossuropoda</i> e seus respectivos grupos, da forma como reconhecidos por Nemésio & Rasmussen (2011) e Ramírez <i>et al.</i> (2002, 2010), respectivamente. B_{10} = fator bayesiano; n/a= não se aplica; *= hipótese mais parcimoniosa ou de maior PP.....	84
Tabela 8. Resultados das análises de parcimônia e inferência bayesiana com restrição, envolvendo evidência total, realizadas com o subgênero <i>Glossura</i> e seus respectivos grupos (incluindo o grupo <i>bursigera</i>), da forma como reconhecidos por Nemésio & Rasmussen (2011) e Ramírez <i>et al.</i> (2002, 2010), respectivamente. B_{10} = fator bayesiano; *= hipótese mais parcimoniosa ou de maior PP.....	87
Tabela 9. Resultados das análises de parcimônia e inferência Bayesiana com os táxons restringidos de acordo com a classificação sugerida no presente estudo. B_{10} = fator bayesiano; *= hipótese mais parcimoniosa ou de maior PP.....	91

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Vista lateral do aparelho bucal enfatizando a região basal da maxila. (A) Palpômero maxilar distal sem cerda longa em *A. caerulea*. (B) Palpômero maxilar com cerda longa em *Eg. solangeae* (seta preta).....48
- Figura 2.** Vista frontal do labro. (A) Labro sem faixa longitudinal negra em *Eg. ignita*. (B) Faixa negra presente em *Eg. lugubris*.....48
- Figura 3.** Vista frontal do labro. (A) Par de áreas circulares despigmentadas ausente em *El. nigrata*. Margem apical do labro formando um rebordo ou degrau (seta branca). (B) Par de áreas despigmentadas presente em *Eg. allosticta*., Margem apical não forma rebordo. cm= carena mediana; cl= carena lateral.....49
- Figura 4.** Vista lateral da cabeça focando a região genal. (A) Gena sem projeção ventral em *Eg. piliventris*. (B) Gena ventralmente projetada em *Ex. frontalis* (seta preta).....49
- Figura 5.** Vista lateral da cabeça destacando a área malar. (A) Área malar sem projeção ventral em *Eg. lugubris*. (B) Área malar com uma projeção ventral pequena em *Ef. nordestina* (seta branca). (C) Área malar com uma projeção ventral grande (seta branca). (D) Área malar com uma projeção ventral enorme em *Eg. intersecta* (seta branca).....50
- Figura 6.** Vista oblíqua da cabeça destacando a mancha branco-marfim e sua posição na área parocular. (A) Área parocular sem mancha em *Eg. viridifrons*. (B) Mancha com largura aproximadamente uniforme em *Eg. modestior*. (C) Mancha mais larga em sua extremidade inferior em *Eg. lugubris*. (D) Mancha extremamente mais larga em sua extremidade inferior em *Eg. cyanochlora*.....51
- Figura 7.** Vista lateral da cabeça focando o lobo parocular. (A) Lobo amplamente arredondado parocular em *El. athleticana*. (B) Lobo parocular ligeiramente arredondado em *Eg. truncata*. (C) Lobo parocular angulado em *Eg. imperialis*, levemente projetado em sentido inferior.....52

- Figura 8.** Vista oblíqua da cabeça com grande aumento na fossa tentorial esquerda. (A) Sulco tentorial estreito em *Eg. augaspis* (seta branca). (B) Sulco tentorial amplo em *Eg. laevicincta* (seta branca).....52
- Figura 9.** Vista oblíqua do disco do clipeo ilustrando a faixa longitudinal mediana. (A) Faixa não erguida em *A. caerulea*. (B) Faixa levemente intumescida em *Ef. nordestina* (seta branca). (C) Faixa formando carena baixa em *Eg. melanotricha* (seta branca). (D) Faixa formando quilha alta em *Eg. oleolucens* (seta branca).....53
- Figura 10.** Visão oblíqua da cabeça enfatizando a região discal do clipeo. (A) Área deprimida do clipeo estreita em *El. athleticana*, separada das regiões laterais verticais por transição suave e arredondada (seta branca). (B) Área deprimida ampla em *Eg. heterosticta*, ocupando toda região frontal do clipeo e separada das regiões laterais verticais por transição abrupta e carenada (seta branca).....54
- Figura 11.** Vista frontal da cabeça com destaque para a área supra-clipeal. (A) Em *El. nigrita*, área supra-clipeal sem crista. (B) Área supra-clipeal com crista delgada em *Eg. solangeae* (largura da crista delimitada pelas setas brancas). (C) Área supra-clipeal com crista larga em *Eg. intersecta* (largura da crista delimitada pelas setas brancas). asc= área supra-clipeal; c= clipeo; sf= sulco frontal.....54
- Figura 12.** Vista frontal da cabeça destacando a região alveolar direita. (A) Área despontuada intra-alveolar ausente em *Eg. decorata*. (B) Área despontuada presente em *Eg. modestior* (seta branca).....55
- Figura 13.** Vista frontal da cabeça destacando a região alveolar esquerda. (A) Faixa negra presente na margem inferior do alvéolo antenal em *Eg. intersecta* (seta preta). (B) Faixa negra ausente em *Eg. juremae*.....55
- Figura 14.** Vista oblíqua da cabeça com ênfase no escapo. (A) Superfície ventral do escapo sem quilha em *Ef. nigrohirta*. (B) Superfície ventral do escapo de *El. nigrita* apresentando quilha longitudinal longa (seta branca).....56
- Figura 15.** Vista ântero-dorsal da cabeça destacando a frente. (A) Metade superior da linha frontal ausente em *Ex. smaragdina*. (B) Linha frontal completa em *Eg. ioprosopa* (seta branca).....56

- Figura 16.** Vista dorso-oblíqua da cabeça destacando o vértice. (A) Espaço ocelo-orbital sem reentrância em *Eg. gorgonensis*. (B) Espaço ocelo-orbital apresentando reentrância profunda em *Eg. roubiki* (seta branca).....57
- Figura 17.** Vista ântero-lateral do mesossoma destacando a região omaular. (A) Região omaular sem região circular diferenciada em *El. athleticana*. (B) Região omaular apresentando área circular diferenciada em *Eg. chalybeata* (seta branca). (C) Região omaular com área circular diferenciada nitidamente deprimida em *Eg. rugilabris* (seta branca).....57
- Figura 18.** Vista ântero-dorsal do escutelo. (A) Margem posterior do escutelo truncada em *Ex. frontalis*. (B) Margem posterior emarginada em *El. nigrita*. (C) Margem posterior arredondada em *Eg. gorgonensis*.....58
- Figura 19.** Vista interna da asa anterior esquerda. (A) Veia m-cu formando um ângulo obtuso próximo ao encontro com a 2ª célula submarginal em *Ef. nigrohirta* (seta branca). (B) Veia m-cu fazendo curva suave (sem formação de ângulo) próximo ao encontro com a 2ª célula submarginal em *Eg. allosticta* (seta branca).....58
- Figura 20.** Vista externa do basitarso médio esquerdo. (A) Basitarso médio sem qualquer projeção em *B. brasilienses*. (B) Basitarso médio biconvexo em *Eg. intersecta*, com dois lobos projetados em sentido posterior. ld= lobo distal; lp= lobo proximal.....59
- Figura 21.** Vista externa da tíbia média direita ilustrando a área aveludada e o(s) coxim(ns). (A) Área aveludada recobrando apenas parcialmente a superfície externa da tíbia média em *El. nigrita* (seta branca indica área não recoberta). (B) Área aveludada ocupando totalmente a superfície externa em *Eg. heterosticta*.....59
- Figura 22.** Vista externa da perna média esquerda ilustrando os tarsômeros distais. (A) 4º tarsômero médio sem expansões ântero e pósteros distais em *Eg. decorata*. (B) 4º tarsômero médio apresentando expansões ântero e pósteros distais em *Eg. intersecta*. eap= expansão ântero-distal; epd= expansão pósteros-distal.....60
- Figura 23.** Foto ventral do metassoma destacando E1–E3. (A) E2 sem tufos em *Eg. rufipes*. (B) E2 apresentando par de tufos em *Eg. truncata* (setas brancas). (C) E2 com

par de tufos (apenas o tufo direito mostrado) localizados sobre depressões ovaladas (seta branca). Para realização da fotografia, parte do tufo foi removida. (D) E2 com par de tufos localizados dentro e sobre fendas diagonais abertas (seta branca). E1= esterno 1; E2= esterno 2; E3= esterno 3.....61

Figura 24. Consenso estrito das 48 árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise de morfologia (sem os caracteres contínuos) sem pesagem de caracteres. Valores abaixo dos ramos representam o suporte de Bremer para os clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....67

Figura 25. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia, com pesagem implícita, realizada exclusivamente com caracteres morfológicos (sem incluir os caracteres contínuos). Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....68

Figura 26. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia, com pesagem implícita, realizada exclusivamente com caracteres morfológicos. Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica; valores entre colchetes indicam suporte negativo. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos

correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....69

Figura 27. Consenso estrito das oito árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise dos caracteres moleculares sem pesagem dos caracteres. Valores abaixo dos ramos representam o suporte de Bremer para os clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....70

Figura 28. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia, com pesagem implícita, realizada exclusivamente com caracteres moleculares. Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica; valores entre colchetes indicam suporte negativo. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....71

Figura 29. Consenso estrito das 36 árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise de evidência total sem pesagem dos caracteres. Os caracteres contínuos não foram incluídos nesta análise. Valores abaixo dos ramos representam o suporte de Bremer para os clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por

esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....72

Figura 30. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia com evidência total e pesagem implícita. Os caracteres contínuos não foram incluídos nesta análise. Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica; valores entre colchetes indicam suporte negativo. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....73

Figura 31. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia com evidência total e pesagem implícita. Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica; valores entre colchetes indicam suporte negativo. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....74

Figura 32. Cladograma obtido através da análise de inferência bayesiana realizada exclusivamente com os caracteres morfológicos. Valores abaixo dos ramos correspondem às probabilidades posteriores dos clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros

suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....75

Figura 33. Cladograma obtido através da análise de inferência bayesiana realizada exclusivamente com os caracteres moleculares. Valores abaixo dos ramos correspondem às probabilidades posteriores dos clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....76

Figura 34. Cladograma obtido através da análise de inferência bayesiana realizada com evidência total. Valores abaixo dos ramos correspondem às probabilidades posteriores dos clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.....77

RESUMO

O gênero de abelhas *Euglossa* Latreille, 1802 é o mais diversificado da subtribo Euglossina (Hymenoptera: Apidae: Apini), compreendendo 140 espécies válidas distribuídas em sete subgêneros: *Alloglossura* Hinojosa-Díaz & Engel, 2012, *Dasystilbe* Dressler, 1978b, *Euglossa s.str.*, *Euglossella* Moure, 1967, *Glossura* Cockerell, 1917, *Glossurella* Dressler, 1982b e *Glossuropoda* Moure, 1989. Análises filogenéticas recentes sugerem que a classificação infragenérica de *Euglossa* é constituída, pelo menos parcialmente, por grupos potencialmente artificiais, que necessitariam ser redefinidos filogeneticamente. Motivado por este panorama, o presente estudo investigou a história evolutiva de *Euglossa*, enfatizando as relações entre *Glossura* e *Glossuropoda*. A amostragem de táxons incluiu 55 espécies, 47 delas representando as principais linhagens de *Euglossa* e oito representando grupos externos. Caracteres morfológicos foram levantados em microscópio estereoscópico e sequências de quatro genes, três nucleares e um mitocondrial, foram obtidas no NCBI GenBank. As análises filogenéticas foram conduzidas através de parcimônia e inferência bayesiana, com um total de 3448 caracteres, sendo 126 morfológicos e 3322 moleculares. Os subgêneros *Euglossa s.str.*, *Euglossella* e *Glossuropoda* foram recuperados como monofiléticos. *Euglossella* apareceu como o grupo irmão das demais *Euglossa*. *Glossuropoda* é constituído por seis espécies distribuídas em três grupos: *intersecta* (*Eg. intersecta* Latreille, 1817 e *Eg. cyanochlora* Moure, 1996), *rugilabris* (*Eg. inflata* Roubik, 2004, *Eg. juremae* Moure, 1989 e *Eg. rugilabris* Moure, 1967) e *nigrosignata* (*Eg. nigrosignata* Moure, 1969 [reincluída em *Glossuropoda*]). Os subgêneros *Alloglossura* e *Glossurella* constituem grupos artificiais e necessitam ser mais bem estudados para que possam ser redefinidos. *Euglossa (Glossura) stellfeldi* Moure, 1947 foi considerada *incertae sedis*, tornando *Glossura* um grupo monofilético. O subgênero *Glossura* (sem *E. stellfeldi*) é composto por 17 espécies distribuídas em quatro grupos: *allosticta* (*Eg. allosticta* Moure, 1969 e *Eg. viridifrons* Dressler, 1982b), *asarophora* (*Eg. asarophora* Moure & Sakagami in Moure, 1969, *Eg. natesi* Parra-H, Ospina-Torres & Ramírez, 2005 e *Eg. rufipes* Rasmussen & Skov, 2006), *piliventris* (*Eg. lugubris* Roubik, 2004, *Eg. piliventris* Guérin-Méneville, 1844 e *Eg. tiputini* Roubik, 2004) e *orellana* (*Eg. bazinga* Nemésio & Ferrari, 2012, *Eg. chalybeata* Friese, 1925, *Eg. flammea* Moure, 1969, *Eg. ignita* Smith, 1874, *Eg. imperialis* Cockerell, 1922, *Eg. iopoecila* Dressler, 1982a, *Eg. occidentalis* Roubik, 2004, *Eg. orellana* Roubik, 2004 e *Eg. roubiki* Nemésio, 2009a).

Palavras-chave: Apinae, Cladística, euglossíneos, região Neotropical, taxonomia.

ABSTRACT

The bee genus *Euglossa* Latreille, 1812 (Hymenoptera: Apidae: Apini) is the most diversified in the subtribe Euglossina, comprising 140 valid species included in seven recognized subgenera: *Alloglossura* Hinojosa-Díaz & Engel, 2012, *Dasystilbe* Dressler, 1978b, *Euglossa s.str.*, *Euglossella* Moure, 1967, *Glossura* Cockerell, 1917, *Glossurella* Dressler, 1982b and *Glossuropoda* Moure, 1989. Some recent phylogenetic studies have suggested that the infrageneric classification of *Euglossa* comprises, at least partly, artificial groups that would need to be phylogenetically redefined. Based on this panorama, this dissertation investigated the phylogenetic relationships of the *Euglossa* species, with emphasis on those belonging to subgenera *Glossura* and *Glossuropoda*. Fifty-five species were included, 47 of them representing the main lineages of *Euglossa* and eight representing outgroups. Morphological characters were surveyed under stereoscopic microscope, and DNA sequences of four genes, three nuclear and one mitochondrial, were obtained from the NCBI GeneBank. Phylogenetic analyses were carried out using parsimony and Bayesian inference with 3448 characters (126 morphological and 3322 molecular). The subgenera *Euglossa s.str.*, *Euglossella* and *Glossuropoda* were retrieved as monophyletic. *Euglossella* was recovered as the sister-group of the remaining *Euglossa*. *Glossuropoda* comprises six species in three groups: *intersecta* (*Eg. intersecta* and *Eg. cyanochlora*), *rugilabris* (*Eg. inflata*, *Eg. juremae* and *Eg. rugilabris*) and *nigrosignata* (*Eg. nigrosignata* [reincluded in *Glossuropoda*]). The subgenera *Alloglossura* and *Glossurella* are artificial groups, so they need to be redefined. *Euglossa (Glossura) stellfeldi* was considered *incertae sedis* allowing *Glossura* to be monophyletic. *Glossura* comprises 17 species distributed in four groups: *allosticta* (*Eg. allosticta* Moure, 1969 and *Eg. viridifrons* Dressler, 1982b), *asarophora* (*Eg. asarophora* Moure & Sakagami in Moure, 1969, *Eg. natesi* Parra-H, Ospina-Torres & Ramírez, 2005 and *Eg. rufipes* Rasmussen & Skov, 2006), *piliventris* (*Eg. lugubris* Roubik, 2004, *Eg. piliventris* Guérin-Méneville, 1844 and *Eg. tiputini* Roubik, 2004) and *orellana* (*Eg. bazinga* Nemésio & Ferrari, 2012, *Eg. chalybeata* Friese, 1925, *Eg. flammea* Moure, 1969, *Eg. ignita* Smith, 1874, *Eg. imperialis* Cockerell, 1922, *Eg. iopoecila* Dressler, 1982a, *Eg. occidentalis* Roubik, 2004, *Eg. orellana* Roubik, 2004 and *Eg. roubiki* Nemésio, 2009a).

Keywords: Apinae, Cladistics, Neotropics, orchid bees, taxonomy.

1. INTRODUÇÃO

Euglossina (sensu Roig-Alsina & Michener, 1993) é um grupo de abelhas exclusivamente neotropical, com poucos representantes atingindo o sudoeste da região Neártica (Minckley & Reyes, 1996; Skov & Wiley, 2005). As euglossinas (ou “abelhas-das-orquídeas”) pertencem ao clado das abelhas corbiculadas (Apini, sensu Roig-Alsina & Michener, 1993), caracterizado, dentre outros aspectos, por suas fêmeas possuírem a superfície externa da tíbia posterior transformada em um aparato especial para transporte de pólen—a corbícula. Entretanto, diferentemente dos outros grupos de Apini, isto é, das meliponinas (subtribo Meliponina), e dos gêneros *Apis* Linnaeus, 1758 (Apina) e *Bombus* Latreille, 1802 (Bombina), Euglossina é a única linhagem de corbiculados cujas espécies não possuem uma organização eussocial.

As relações de parentesco entre as subtribos de Apini é motivo de controvérsias. Estudos cladísticos que utilizaram caracteres morfológicos (e.g. Roig-Alsina & Michener, 1993; Chavarría & Carpenter, 1994; Engel, 2001) sugeriram que Euglossina é o grupo-irmão dos demais corbiculados. Por outro lado, na maioria das filogenias baseadas em sequências de DNA (e.g. Koulianos *et al.*, 1999; Mardulyn & Cameron, 1999; Cameron & Mardulyn, 2001) Euglossina surgiu como grupo irmão de Apina.

A subtribo Euglossina reúne cerca de 250 espécies (Nemésio & Rasmussen, 2011) distribuídas em cinco gêneros monofiléticos: *Aglae* Lepeletier & Serville, 1825, *Exaerete* Hoffmannsegg, 1817, *Eufriesea* Cockerell, 1908, *Eulaema* Lepeletier, 1841 e *Euglossa* Latreille, 1802, cujas relações foram estudadas pela primeira vez por Kimsey (1982). De acordo com este trabalho, *Aglae* seria o grupo-irmão dos demais gêneros, e *Eufriesea* seria o grupo-irmão de *Eulaema*. A mesma autora realizou, em 1987, um estudo semelhante, mas, desta vez, seus resultados colocaram *Aglae* em uma posição mais apical na genealogia de Euglossina, em um clado contendo, ainda, *Eufriesea* e *Eulaema*. Em ambos os estudos, entretanto, *Exaerete* foi recuperado como o grupo-irmão de *Euglossa*. Os resultados das análises conduzidas por Michener (1990) não foram muito esclarecedores, uma vez que duas politomias de terceiro grau obscureceram as relações entre os gêneros. Entretanto, assim como obtido por Kimsey (1987), o clado (*Aglae*, *Eufriesea*, *Eulaema*) foi resgatado. Michel-Salzat *et al.* (2004) foram os primeiros a utilizar dados moleculares (além dos caracteres morfológicos de Oliveira [2000]) em um estudo cladístico sobre Euglossina. Estes autores recuperaram

uma filogenia na qual *Aglae* voltou a aparecer como grupo-irmão dos demais gêneros, e os grupos de vida livre, *Euglossa*, *Eufriesea* e *Eulaema*, constituíram um grupo monofilético. A topologia (*Aglae* (*Exaerete* (*Euglossa* (*Eulaema*, *Eufriesea*))))), sugerida por Michez-Salzat *et al.* (2004), é a mesma obtida, anos mais tardes, por Oliveira (2006) e Faria Jr. (2009). As análises filogenéticas mais modernas envolvendo Euglossina foram aquelas conduzidas por Ramírez *et al.* (2010). De acordo com seus resultados, *Exaerete* seria o grupo-irmão do restante das euglossinas, seguido por *Eufriesea*, *Aglae*, *Eulaema* e *Euglossa*. Este é, até hoje, o único estudo a sugerir que *Eulaema* seria o grupo-irmão de *Euglossa*.

O gênero *Euglossa* é o mais diversificado da subtribo Euglossina, abrigando, atualmente, 140 espécies válidas (atualização a partir do catálogo de Nemésio & Rasmussen, 2011). Contudo, até o início da década de 1960, apenas 32 delas haviam sido descritas, a maioria a partir das raras fêmeas coletadas em campo. A real diversidade de *Euglossa* só passou a ser conhecida quando se descobriu que os machos de Euglossina coletam compostos aromáticos produzidos por certas flores (Vogel, 1966), que poderiam ser artificialmente sintetizados e utilizados como iscas em inventários faunísticos (Dodson *et al.*, 1969). O fácil acesso aos machos proporcionou a descrição de dezenas de espécies até então desconhecidas pela ciência (*eg.* Moure, 1965, 1967a, 1968, Dressler, 1982a, b, c; Roubik, 2004; Nemésio, 2009a). As abelhas pertencentes a *Euglossa* são facilmente reconhecidas: caracteristicamente apresentam colorido marcante e forte brilho metálico (variando de um verde intenso a roxo, passando por vários tons de vermelho e azul). A única exceção a este padrão são as espécies do subgênero *Euglossella* Moure, 1967a incluídas no grupo *decorata*, cujas abelhas são relativamente pilosas, possuem o integumento escurecido e com brilho metálico pouco intenso (Hinojosa-Díaz & Engel, 2011a). De acordo com Michener (2007), *Euglossa* se distingue dos outros grupos de Euglossina por possuir labro esbranquiçado com duas manchas ovais transparentes; manchas paroculares e 2^o esterno metassomático com duas depressões ou fendas, a partir das quais, emergem tufo de pelos.

A primeira proposta de classificação infragenérica para *Euglossa* foi elaborada por Dressler (1978b). Neste estudo, o autor reconheceu os subgêneros *Euglossa s.str.*, *Euglossella*, *Glossura* Cockrell, 1917, e propôs o subgênero *Dasystilbe* para abrigar a enigmática *Eg. villosa* Moure, 1968. Mais tarde, Dressler (1982b) e Moure (1989) erigiram, respectivamente, *Glossurella* e *Glossuropoda* e Hinojosa-Díaz & Engel

(2012) propuseram *Alloglossura* para incluir parte das espécies, até então, mantidas em *Glossurella*. Estes são, portanto, os sete táxons supraespecíficos empregados, atualmente, na classificação subgenérica de *Euglossa*.

Glossura é o terceiro subgênero de *Euglossa* em número de espécies (atrás apenas de *Euglossa s.str.* e *Glossurella*), compreendendo 18 espécies no total (Nemésio & Rasmussen, 2011). Segundo Dressler (1978b), este grupo se caracteriza pelo coxim anterior inteiro, triangular, oblongo ou ovalado; metatíbia triangular e usualmente aguda; dois ou três dentes na mandíbula; ângulo pronotal obtuso e língua muito longa. Todavia, nenhum estudo, até hoje, testou se estas características são, de fato, sinapomorfias de *Glossura*. Dressler (1978b) distribuiu as espécies do subgênero em cinco grupos: *bursigera*, *intersecta*, *piliventris*, *rugilabris* e *stellfeldi*. Entretanto, este autor não fez qualquer menção acerca das relações filogenéticas entre estes grupos. Mais tarde, o grupo *bursigera* foi removido para *Glossurella* por Dressler (1982b); e os grupos *intersecta* e *rugilabris* para *Glossuropoda*, por Moure (1989) e Ramírez *et al.* (2002), respectivamente, reduzindo o número de grupos reconhecidos neste subgênero para dois. As espécies de *Glossura* foram revistas recentemente por Roubik (2004). Este autor, apesar de fornecer diagnoses para todas as espécies, comentou sobre a dificuldade em se distinguir os componentes de dois conjuntos de espécies crípticas no subgênero: (i) *Eg. lugubris* Roubik, 2004, *Eg. piliventris* Guérin-Méneville, 1844 e *Eg. tiputini* Roubik, 2004; e (ii) *Eg. chalybeata* Friese, 1925, *Eg. flammae* Moure, 1969, *Eg. ignita* Smith, 1874, *Eg. imperialis* Cockerell, 1922, *Eg. iopoecila* Dressler, 1982a e *Eg. occidentalis* Roubik, 2004. Na tentativa de mitigar este problema, Roubik & Hanson (2004), Faria Jr. & Melo (2007) e Nemésio & Ferrari (2011) forneceram chaves de identificação para as espécies de *Glossura* com ocorrência na América Central e nas Florestas Atlântica e Amazônica, respectivamente.

Glossuropoda contém apenas seis espécies válidas (Nemésio, 2009b; Nemésio & Rasmussen, 2011) sendo o menos diversificado dentre os subgêneros reconhecidos em *Euglossa*. Suas espécies encontram-se divididas nos grupos *intersecta* e *rugilabris* (Ramírez *et al.*, 2002, 2010), originalmente propostos para *Glossura*. Roubik (2004) também reconheceu pares de espécies crípticas em *Glossuropoda*; estas espécies, entretanto, podem ser distinguidas com a chave de identificação fornecida por Nemésio (2009b). Baseado em caracteres distintivos reconhecidos em *Glossuropoda* por Dressler (1978b) e Moure (1989), Roubik (2004) propôs uma série de sinapomorfias putativas para o subgênero: (i) mancha parocular branco-marfim larga; (ii) pilosidade longa e

densa no basitarso anterior; (iii) ausência de esporões na tíbia média; (iv) tíbia média intumescida; (v) tíbia posterior triangular com sulco curto e profundo; e (vi) segundo esterno não modificado e sem tufos de pelos. Diferentemente de *Glossura* que possui ampla distribuição geográfica (desde a Argentina até a Jamaica), as espécies de *Glossuropoda* são restritas às florestas úmidas sul-americanas (Nemésio, 2009b) e, excetuando-se *Eg. (Glossuropoda) intersecta* Latreille, 1817, dificilmente são capturadas em campo (Roubik, 2004; Nemésio *et al.*, 2012).

Embora as relações filogenéticas internas de Apini e de Euglossina tenham atraído a curiosidade dos cladistas, pouca atenção, até o momento, foi dada à história evolutiva de *Euglossa*. Dick *et al.* (2004) foram os primeiros a investigá-la. Ainda que o cunho de seu estudo fosse, basicamente, filogeográfico, os resultados de Dick *et al.* (2004) sugeriram que (i) *Glossuropoda* seria o grupo-irmão do restante de *Euglossa*, e que (ii) *Glossura* seria parafilético em relação à *Euglossa s.str.* É importante salientar, entretanto, que a amostragem realizada por aqueles autores foi bastante deficitária, e incluiu, somente, cinco espécies de *Euglossa*. Um ano mais tarde, Darveau *et al.* (2005) conduziram um estudo filogenético mais abrangente (24 espécies de *Euglossa*), embora não tenham incluído qualquer espécie de *Dasystilbe* e *Glossuropoda*. Assim como em Dick *et al.* (2004), *Glossura* foi recuperado como um grupo parafilético, mas, desta vez, em relação à *Glossurella*. O monofiletismo sugerido para o grupo *piliventris* não impediu o parafiletismo de *Glossura*, já que *Eg. (Glossura) asarophora* Moure & Sakagami *in* Moure, 1969 e *Eg. (Glossura) allosticta* Moure, 1969 constituíram um clado com parte de *Glossurella*. Por este motivo, Darveau *et al.* (2005) também foram os primeiros a questionar, formalmente, o subgênero *Glossurella*, da forma como organizado por Dressler (1982b).

Ramírez *et al.* (2010) realizaram, até o momento, a investigação mais abrangente acerca das relações internas de Euglossina. Neste estudo, foram incluídos 146 terminais, representantes de todos os táxons supraespecíficos reconhecidos em Euglossina. Uma vez que 80 das 126 espécies ($\approx 65\%$) de euglossinas empregadas pertencem a *Euglossa*, Ramírez *et al.* (2010) apresentaram, até o momento, a filogenia mais detalhada para este gênero. Seus resultados sustentaram, com altos valores de suporte, o monofiletismo dos subgêneros *Euglossa s.str.*, *Euglossella* e *Glossuropoda*. Porém, assim como em Darveau *et al.* (2005), *Glossurella* e *Glossura* foram recuperados como grupos artificiais. Se a evolução ocorreu de acordo com o modelo sugerido por Ramírez *et al.* (2010), as espécies de *Glossuropoda* se originaram a partir de um ancestral *Glossura*.

Baseados nestes resultados, Nemésio & Ferrari (2011) propuseram a sinonimização de *Glossuropoda* e *Glossura*. De acordo com a filogenia de Ramírez *et al.* (2010), *Eg.(Glossura) inflata* Roubik, 2004 e *Eg. (Glossura) rugilabris* Moure, 1967 seriam espécies-irmãs, implicando no parafiletismo do grupo *intersecta* em relação ao grupo *rugilabris*. Ainda segundo estes autores, o grupo *piliventris* seria composto por duas linhagens pouco aparentadas, uma delas mais relacionada ao grupo *stellfeldi*, e a outra à *Glossuropoda*, contrariando o monofiletismo advogado por Darveau *et al.* (2005).

A evidência acumulada até aqui indica que a classificação infragenérica de *Euglossa* é constituída, pelo menos parcialmente, por grupos artificiais que necessitam ser formalmente redefinidos (*e.g. Glossura*). Embora se acredite que alguns táxons sejam monofiléticos (*e.g. Glossuropoda*), ainda não está claro quais são as sinapomorfias que os definem. O presente estudo é uma contribuição para a reversão deste panorama. Apenas através da elucidação das relações entre as espécies de *Glossura* e *Glossuropoda*, aspectos da história evolutiva destes grupos poderão ser seguramente tecidos e uma classificação subgenérica robusta para *Euglossa sensu lato* poderá ser proposta.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Investigar, através de métodos cladísticos, as relações filogenéticas entre as linhagens do gênero *Euglossa*, com ênfase nos subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda*.

2.2. Objetivos específicos

- (i) Propor hipóteses robustas para as relações filogenéticas entre os subgêneros de *Euglossa* atualmente reconhecidos.
- (ii) Verificar se os subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda* constituem grupos monofiléticos.
- (iii) Verificar se os grupos de espécies reconhecidos nos subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda* constituem grupos monofiléticos.
- (iv) Transpor os resultados encontrados à classificação infragenérica de *Euglossa*.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Terminologia

A terminologia utilizada neste estudo, relativa à morfologia geral das abelhas, é a de Michener (2007). Os termos utilizados para as estruturas características do gênero *Euglossa*, no entanto, são os empregados por Rebêlo & Moure (1996). Ao longo deste texto, os tergos metassomáticos foram designados como T1, T2, T3, etc, e os esternos como E1, E2, E3, etc. Similarmente, os flagelômeros antenais foram abreviados como F1, F2, F3, etc. As categorias utilizadas na caracterização das pontuações foram as seguintes (eep= espaço entre os pontos; dp= diâmetro do ponto): (i) eep maior que 1,5 vezes o dp (pontuação esparsíssima); (ii) eep igual a 1,0–1,5 vezes o dp (muito esparsa); (iii) eep igual ao dp (esparsa); (iv) eep igual à metade do dp (densa); (v) eep extremamente reduzidos, mas ainda visíveis (muito densa); (vi) eep representado pelas paredes dos pontos, com alguma sobreposição entre os pontos (densíssima).

No presente estudo, os gêneros de Euglossina cujos nomes iniciam-se com a letra “E” foram tratados através das seguintes abreviações, já tradicionais nos trabalhos sobre este grupo de abelhas: *Ef.* (*Eufriesea*), *Eg.* (*Euglossa*), *El.* (*Eulaema*) e *Ex.* (*Exaerete*).

3.2. Seleção dos táxons

Neste trabalho, foram aceitos os nomes válidos para as espécies de *Euglossa* e a sua alocação nos vários subgêneros propostos por Nemésio & Rasmussen (2011). As exceções são *Eg. fuscifrons* Dressler, 1982b, *Eg. gorgonensis* Chessman, 1929, *Eg. nigrosignata* Moure, 1969 e *Eg. oleolucens* Dressler, 1978a, incluídas no subgênero *Alloglossura*, erigido por Hinojosa-Díaz & Engel (2012).

Para elaboração do presente estudo, foram incluídas 47 espécies no grupo interno (Tabela 1), representando todos os subgêneros de *Euglossa*, exceto *Dasystilbe*, que é constituído por duas espécies das quais não se conseguiram exemplares. Os subgêneros *Alloglossura* (quatro espécies), *Euglossa s.str.* (dez espécies), *Euglossella* (três espécies) e *Glossurella* (seis espécies) foram apenas parcialmente amostrados; por outro lado, todas as espécies reconhecidas em *Glossura* (18) e *Glossuropoda* (cinco) foram incluídas neste estudo. Incluiu-se, também, *Eg. solangeae* Nemésio, 2007, tratada como *incertae sedis* quando da sua descrição, e mantida em “*Euglossa (unplaced)*” por

Nemésio & Rasmussen (2011). No grupo externo foram incluídas oito espécies, representando os cinco gêneros de Euglossina (*Aglae*, *Eufriesea*, *Euglossa*, *Eulaema* e *Exaerete*) e um gênero não-euglossina, *Bombus* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Apidae: Bombina). No total, foram incluídos 55 terminais.

3.3. Obtenção dos espécimes

A maioria dos espécimes estudados pertence ao acervo da Coleção de Invertebrados em Meio Seco das Coleções Taxonômicas da UFMG (UFMG). Além destes, exemplares recebidos como empréstimo da Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e do *National Museum of Natural History* (USNM) também foram examinados. A identidade de cada um dos espécimes incluídos neste estudo foi conferida através de chaves de identificação e diagnoses disponíveis para as espécies (*eg.* Rebêlo & Moure, 1996; Roubik, 2004; Roubik & Hanson, 2004; Faria Jr. & Melo, 2007; Nemésio, 2009a, b; Nemésio & Ferrari, 2011). O presente estudo foi elaborado com base exclusivamente em machos, nos quais se baseia a maior parte da sistemática do grupo (*eg.* Moure, 1965, 1967a, 1968, 1969; Dressler, 1978b, 1982a, b, c; Roubik, 2004; Nemésio, 2009a). A lista completa dos espécimes examinados está no Apêndice 1.

3.4. Levantamento dos caracteres

3.4.1. Caracteres morfológicos

Os caracteres morfológicos foram levantados através de análise minuciosa da morfologia externa dos machos. As abelhas foram examinadas com o auxílio de microscópio estereoscópico (modelo Leica MZ12 – ampliação máxima de 250 vezes) e iluminação por lâmpada fluorescente. Embora haja sobreposição com caracteres utilizados por outros autores (*e.g.* Engel, 1999; Oliveira, 2000), nenhum caráter morfológico empregado neste estudo foi codificado na matriz de dados com base, apenas, em informações da literatura.

Tabela 1. Lista dos táxons incluídos nas análises filogenéticas deste estudo.

Grupos externos
<i>Bombus transversalis</i> (Olivier, 1789)
<i>Aglae caerulea</i> Lepeletier & Serville, 1825
<i>Eufriesea nigrohirta</i> (Friese, 1899)
<i>Eufriesea auriceps</i> (Friese, 1899)
<i>Eulaema atleticana</i> Nemésio, 2009a
<i>Eulaema nigrata</i> Lepeletier, 1841
<i>Exaerete frontalis</i> (Guérin-Méneville, 1844)
<i>Exaerete smaragdina</i> (Guérin-Méneville, 1844)

Grupos internos
<i>Alloglossura</i>
<i>Euglossa fuscifrons</i> Dressler, 1982b
<i>Euglossa gorgonenis</i> Chessman, 1929
<i>Euglossa nigrosignata</i> Moure, 1969
<i>Euglossa oleolucens</i> Dressler, 1978a (espécie-tipo)
<i>Euglossa s.str.</i>
<i>Euglossa analis</i> Westwood, 1840
<i>Euglossa bembai</i> Nemésio, 2011b
<i>Euglossa cognata</i> Moure, 1970
<i>Euglossa heterosticta</i> Moure, 1978
<i>Euglossa ioprosopa</i> Dressler, 1982a
<i>Euglossa melanotricha</i> Moure in Sakagami <i>et al.</i> , 1967
<i>Euglossa modestior</i> Dressler, 1982c
<i>Euglossa pleosticta</i> Dressler, 1982c
<i>Euglossa securigera</i> Dressler, 1982c
<i>Euglossa truncata</i> Rebêlo & Moure, 1996
<i>Euglossella</i>
<i>Euglossa decorata</i> Smith, 1874
<i>Euglossa mandibularis</i> Friese, 1899
<i>Euglossa viridis</i> Perty, 1833 (espécie-tipo)
<i>Glossura</i>
<i>Euglossa allosticta</i> Moure, 1969
<i>Euglossa asarophora</i> Moure & Sakagami in Moure, 1969
<i>Euglossa bazinga</i> Nemésio & Ferrari, 2012
<i>Euglossa chalybeata</i> Friese, 1925
<i>Euglossa flammea</i> Moure, 1969
<i>Euglossa ignita</i> Smith, 1874
<i>Euglossa ignita</i> Smith, 1874
<i>Euglossa imperialis</i> Cockerell, 1922
<i>Euglossa iopoecila</i> Dressler, 1982a
<i>Euglossa lugubris</i> Roubik, 2004
<i>Euglossa natesi</i> Parra, Ospina-Torres & Ramírez, 2006
<i>Euglossa occidentalis</i> Roubik, 2004
<i>Euglossa orellana</i> Roubik, 2004

Tabela 1. Continuação...

Grupo-interno

Glossura

Euglossa piliventris Guérin-Méneville, 1844 (espécie-tipo)

Euglossa roubiki Nemésio, 2009a

Euglossa rufipes Rasmussen & Skov, 2006

Euglossa stellfeldi Moure, 1947

Euglossa tiputini Roubik, 2004

Euglossa viridifrons Dressler, 1982b

Glossurella

Euglossa augaspis Dressler, 1982b

Euglossa bursigera Moure, 1970 (espécie-tipo)

Euglossa laevicineta Dressler, 1982b

Euglossa parvula Dressler, 1982b

Euglossa pepeï Nemésio & Engel 2012

Euglossa stilbonota Dressler, 1982b

Glossuropoda

Euglossa cyanochlora Moure, 1996

Euglossa inflata Roubik, 2004

Euglossa intersecta Latreille, 1817 (espécie-tipo)

Euglossa juremae Moure, 1989

Euglossa rugilabris Moure, 1989

incertae sedis

Euglossa solangeae Nemésio, 2007

A busca por caracteres iniciou-se a partir de estruturas que vêm sendo historicamente utilizadas nas descrições de espécies e em chaves de identificação para *Euglossa* (e.g. Moure, 1968; Moure, 1969; Dressler, 1978a, b; Dressler, 1982a, b, c; Rebêlo & Moure, 1996; Roubik, 2004; Nemésio, 2009a; Nemésio & Ferrari, 2011; Hinojosa-Díaz, Nemésio & Engel, 2012). Entretanto, atenção especial foi dada àquelas estruturas pouco exploradas até o momento, como, por exemplo, a fossa tentorial, o lobo parocular, a região ocelar e a asa anterior.

A construção dos caracteres discretos seguiu a sintaxe sugerida por Sereno (2007). Desta forma, os caracteres foram tratados como neomórficos (apenas dois estados possíveis: “ausente” e “presente”) ou transformacionais (sem limite de estados: podem retratar diversos aspectos de uma estrutura, como posição, cor, forma, número, etc). De uma forma geral, as regras de notação propostas por Sereno (2007), além de outras implicações, proporcionam a bipartição de caracteres quimeras (caracteres que mesclam características transformacionais e neomórficas), evitando que os mesmos sejam empregados em análises filogenéticas.

Além dos caracteres discretos, também foram utilizados caracteres contínuos. A construção destes caracteres seguiu o método sugerido por Goloboff *et al.* (2006), no qual as medidas (estados dos caracteres) são apresentadas na forma de intervalos numéricos. Para cada um dos caracteres, no mínimo um (quando apenas um espécime de uma determinada espécie estava disponível) e no máximo cinco espécimes foram medidos. A partir das medidas obtidas, foram calculados a média e o erro padrão. O intervalo foi determinado como a média menos um erro padrão (limite inferior) até a média mais um erro padrão (limite superior; Goloboff *et al.*, 2006:591). Para que a proposição de homologia primária entre os estados (intervalos de um mesmo caráter) pudessem ser estabelecidas, as medidas foram tomadas a partir de pontos homólogos previamente estipulados. Os caracteres contínuos foram empregados, apenas, nas análises de parcimônia, já que a inferência bayesiana não é capaz de interpretar os intervalos numéricos como caracteres contínuos.

Parte dos caracteres discretos foi ilustrada através de fotografias tiradas em câmera Leica DFC500 acoplada a microscópio estereoscópico Leica M205C. As diversas camadas geradas, cada qual em um plano focal diferente, foram montadas em uma única imagem multifocal usando o programa Leica Applications Suite 3.3.0.

3.4.2. Caracteres moleculares

As seqüências nucleotídicas empregadas neste estudo são aquelas geradas por Ramírez *et al.* (2010). Elas foram obtidas em formato *fasta* a partir do NCBI GenBank. Os códigos de acesso a estas seqüências estão no Apêndice 2 (modificado de Ramírez *et al.*, 2010). Os caracteres moleculares referentes à *Eg. cyanochlora*, por sua vez, foram obtidos em Nemésio *et al.* (2012). Os espécimes testemunhos do estudo de Ramírez *et al.* (2010) foram solicitados como empréstimo para conferir se as interpretações sobre a identidade dos espécies eram coincidentes com aquelas empregadas aqui, mas, infelizmente, estes exemplares não puderam ser disponibilizados. Consequentemente, não é possível saber se as informações de morfologia e DNA foram devidamente associadas.

As seqüências nucleotídicas utilizadas são oriundas de quatro *loci* codificadores de proteína, dos quais três são nucleares, Arginina Quinase (Argk, ~700pb), Fator de Elongação 1- α (Efl, ~1200pb) e RNA Polimerase II (Pol, ~800pb), e um mitocondrial, Citocromo Oxidase I (CoI, ~1200pb) (Ramírez *et al.*, 2010).

Apesar de realizar uma amostragem de táxons inferior àquela promovida por Ramírez *et al.* (2010), o presente estudo inclui 14 espécies de euglossinas não empregadas nas análises destes autores. São elas: *Ef. auriceps*, *Ef. nigrohirta*, *Eg. bazinga*, *Eg. bembei*, *Eg. cyanochlora*, *Eg. iopoecila*, *Eg. juremae*, *Eg. nigrosignata*, *Eg. pepeii*, *Eg. pleosticta*, *Eg. roubiki*, *Eg. stellfeldi*, *Eg. tiputini* e *El. athleticana*. Para estas espécies, portanto, não existe informação de DNA disponível. Consequentemente, elas não foram incluídas nas análises realizadas apenas com os caracteres moleculares.

Cada um dos quatro blocos de sequências foi alinhado separadamente através do algoritmo MUSCLE v. 3.3.2 (Edgar, 2004), incorporado no programa MEGA5 v.5.2.2 (Tamura *et al.*, 2011). Todos os parâmetros utilizados foram mantidos nas opções padrão do programa. As sequências nucleotídicas foram traduzidas em códons para verificação de inconsistências (como a presença espúria de *stop codons*, por exemplo). O alinhamento automático foi manualmente corrigido no programa BioEdit 7.2.0 (Hall, 1999).

3.5. Matrizes de caracteres

A matriz de dados morfológicos discretos foi construída no programa NDE v.0.5.0 (Page, 1998). Os dados faltantes foram assinalados com “?”; os caracteres não aplicáveis a um determinado táxon foram representados por “-”. Depois de concluída, a matriz foi exportada para o programa Mesquite (Maddison & Maddison, 2012) para concatenação com os caracteres moleculares e conversão em arquivos adequados às análises.

Após alinhamento e edição das sequências nucleotídicas, cada um dos quatro blocos foi exportado separadamente pelo MEGA em formato *fasta*. No Mesquite, as partições foram concatenadas, e a matriz resultante convertida em arquivo *nexus*.

Ao final destes processos, três matrizes foram construídas: uma contendo apenas os caracteres morfológicos, outra contendo apenas os caracteres de DNA e uma terceira com toda informação reunida (evidência total). Para as análises de parcimônia, as três matrizes foram exportadas pelo Mesquite em arquivo *tnt*. Durante o processo de exportação, os *gaps* foram tratados como dados faltantes. Os arquivos *tnt* (com exceção daquele contendo a matriz de caracteres de DNA) foram posteriormente abertos no bloco de notas para a inserção manual dos caracteres contínuos. Para as análises de inferência bayesiana, as matrizes foram exportadas pelo Mesquite em formato “*nexus* para MrBayes”.

3.6. Análises filogenéticas

As relações entre as espécies de Euglossina foram investigadas através de dois métodos de inferência filogenética distintos: parcimônia e inferência bayesiana.

3.6.1. *Parcimônia*

As análises de parcimônia foram conduzidas em computador com processador Intel® Core 2 Duo 2GHz e 4GB de memória RAM, com emprego do programa TNT v.1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Uma vez que as matrizes de dados eram grandes demais para que o TNT pudesse explorar todas as árvores possíveis (segundo os próprios autores, isto não é possível para uma matriz com mais de 30 táxons), a busca pela(s) árvore(s) mais parcimoniosa(s) foi feita através de métodos heurísticos. As análises propriamente ditas foram realizadas através de 10^4 replicações, cada qual consistindo de uma árvore de Wagner gerada randomicamente (RAS, *random addition sequences*), seguida por uma rodada de *tree bisection and reconnection* (TBR), salvando-se até 10 árvores por replicação. Para que todas as (possíveis) árvores fossem armazenadas, a memória de árvores foi ajustada para comportar até 10^5 árvores. Durante algumas replicações, o TNT utilizou automaticamente o *subtree pruning and regrafting* (SPR) como método de permuta. A regra *min. length=0* foi utilizada para colapsar os ramos cujo comprimento mínimo, após a busca, era igual a zero. Para testar a influência do parâmetro *random seed* sobre as topologias encontradas, a metodologia apresentada acima foi repetida várias vezes, alterando-se, apenas, o valor deste parâmetro. Para garantir que apenas árvores ótimas fossem guardadas, a função *discard trees/which are suboptimal* foi acionada após o término de cada análise. As árvores obtidas através do TNT foram exportadas, e, posteriormente, editadas no programa Winclada v.1.00.08 (Nixon, 2002). Os índices de consistência e retenção, utilizados para avaliar a quantidade relativa de homoplasias nas árvores, foram calculados através do *script* “stats” (disponível em: <http://tnt.insectmuseum.org/index.php/scripts>).

As análises de parcimônia foram realizadas utilizando-se dois regimes de pesagens: (i) ponderando os caracteres de forma indiferenciada e (ii) penalizando os caracteres contra homoplasias através de pesagem implícita (Goloboff, 1993). Em ambos os casos, os caracteres foram tratados como não aditivos. As análises com pesagem implícita foram conduzidas utilizando-se o *script* fornecido por Mirande (2009). Este método incorpora múltiplos valores de *k* (constante de concavidade) em

uma série de análises simultâneas. A amostragem de k considerada como a mais adequada é aquela responsável por dividir, em intervalos regulares, os valores de *fit* total encontrados (Mirande, 2009). Isto é capaz de minimizar o impacto da concavidade da curva de k , reduzindo-se o viés que impulsiona a opção por valores mais altos de k em detrimento aos mais baixos. Operacionalmente, este *script* incorpora 11 valores distintos de k em análises conduzidas através de *new technology*. Ao final de uma análise completa, 11 árvores distintas são encontradas, uma para cada valor de k . A árvore armazenada na memória do TNT é calculada, então, como o consenso estrito destas 11 árvores. Todas as análises que incluíram os caracteres contínuos foram conduzidas, exclusivamente, através de pesagem implícita.

3.6.2. Inferência bayesiana

As análises de inferência bayesiana foram realizadas em ambiente *online*, através do portal CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2010), empregando o programa MrBayes v.3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012). A seleção do modelo de evolução mais adequado a cada um dos marcadores foi realizada através do programa MrModeltest v.2.3 (Nylander, 2004), com o auxílio da plataforma PAUP* v.4.0b10 (Swofford, 2002). As partições foram desconectadas umas das outras através do comando *unlink*, permitindo que cada uma reunisse seu próprio conjunto de parâmetros (como a taxa de substituição, por exemplo).

As análises propriamente ditas foram realizadas através de duas corridas independentes, compostas, cada qual, por quatro cadeias de *Markov chain Monte Carlo* (MCMC). As corridas foram mantidas por 10^7 gerações, certificando-se que o desvio padrão da média da frequência de bifurcações (DPMFB) fosse inferior a 10^{-2} (Ronquist *et al.* 2011). Os parâmetros foram amostrados a cada 10^3 gerações, totalizando 10^4 amostragens realizadas independentemente. As $2,5 \times 10^3$ primeiras amostragens (25% do total) foram descartadas através do comando *burn-in*. Depois de concluídas as análises, os padrões de estacionariedade e convergência das cadeias foram verificados através do programa Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.*, 2003). As árvores geradas pelo MrBayes foram visualizadas e editadas no programa FigTree v.1.3.1 (Rambaut, 2006).

3.6.3. Medidas de suporte para os clados

O nível de suporte às hipóteses propostas (clados) foi avaliado através de técnicas de exploração dos dados. Para os clados recuperados através de análise de

parcimônia, as medidas de suporte utilizadas foram a reamostragem simétrica (Goloboff *et al.*, 2003) e o suporte de Bremer (Bremer, 1994).

A reamostragem simétrica foi utilizada na avaliação do suporte de cladogramas recuperados através de pesagem implícita (Goloboff *et al.*, 2003). O cálculo foi realizado através de 10^4 replicações, com a probabilidade de 33% de adição ou remoção de caracteres. Os valores apresentados não são absolutos mas, sim, a diferença entre a frequência do clado em questão e a frequência do clado alternativo mais frequente (índice GC de Goloboff *et al.*, 2003). O resultado desta subtração (medida de suporte) foi plotado nos cladogramas presentes no consenso estrito.

O suporte de Bremer foi utilizado em análises nas quais os caracteres foram pesados de forma indiferenciada. Primeiramente, árvores ótimas foram geradas através do método RAS+TBR (ver seção 3.5.1.). Para obtenção de árvores subótimas, as árvores ótimas foram submetidas a sucessivas rodadas de TBR— a cada rodada, árvores subótimas progressivamente mais longas (um passo a mais por rodada) foram sendo armazenadas. Para que isto fosse possível, o *score* da função *suboptimal* foi sendo, simultaneamente, acrescido de um. Ao final deste processo, foram obtidas árvores subótimas com até 20 passos extras. Os ramos com suporte abaixo de um foram automaticamente colapsados.

O nível de suporte para os cladogramas obtidos através das análises de inferência bayesiana foi representado pelas probabilidades posteriores (PPs) encontradas para estes cladogramas. As PPs foram calculadas como a frequência com a qual um determinado clado apareceu nas árvores amostradas durante a fase estacionária. Excetuando-se as árvores descartadas por *burn-in*, a presença de cada um dos cladogramas recuperados foi verificada, então, em um conjunto de $7,5 \times 10^3$ árvores.

3.6.4. Análises com restrição

Análises com restrições foram realizadas com o intuito de se verificar qual o nível de suporte conferido pelos dados empregados à hipóteses alternativas não assumidas. Grupos monofiléticos foram forçados a constituir grupos não-monofiléticos, e vice-versa. As análises com restrição foram conduzidas tanto no TNT quanto no MrBayes. Nas análises de parcimônia, comparou-se o comprimento da(s) árvore(s) mais curta(s) obtida(s) através de análise com restrição com o comprimento da(s) árvore(s) mais parcimoniosa(s) original(is). Nas análises de inferência bayesiana, a comparação entre hipóteses foi realizada através do teste dos fatores bayesianos (Ronquist *et al.*,

2011). As análises com restrição foram realizadas envolvendo-se, apenas, os subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda* e seus respectivos grupos de espécies (focos do estudo).

No TNT, a “restrição não-monofilético” foi realizada selecionando-se os clados de interesse nas árvores ótimas através da opção *define constraints/for non-monophyly*, e prosseguindo com análise de múltiplos RAS+TBR (ver seção 3.5.1). Para a ‘restrição monofilético’, árvores “fictícias”, contendo um único clado (o de interesse), foram obtidas no TNT e armazenadas em arquivos à parte. Para que isto fosse possível, matrizes (também “fictícias”) foram previamente construídas no Mesquite. Em uma segunda análise, estas árvores foram importadas pelo TNT e o grupo de interesse foi marcado na opção *define constraints/for monophyly*, antes de se seguir com múltiplos RAS+TBR. É importante salientar que este procedimento precisa ser feito, uma vez que o TNT não oferece as ferramentas necessárias para que um conjunto qualquer de espécies seja prontamente forçado ao monofilatismo.

No MrBayes, as análises com restrição foram realizadas utilizando-se blocos (táxons de interesse) previamente ajustados para ambos os tipos de restrição, “monofilético” e “não-monofilético”, através das funções *constraint* e *constraint negative*, respectivamente. A verossimilhança marginal (também designada como verossimilhança total por Nylander *et al.*, 2004) de cada análise foi calculada através do método de *stepping-stone* (Xie *et al.*, 2011). As análises de *stepping-stone* foram conduzidas através de 10^7 gerações, amostrando-se os parâmetros a cada 10^3 gerações. As 10^4 amostragens obtidas foram, então, divididas em 50 passos (*steps*), totalizando 2×10^2 amostragens por passo. De acordo com Ronquist *et al.* (2011), o método de *stepping-stone* é a forma mais acurada de se calcular a verossimilhança marginal de um modelo. O fator bayesiano (B_{10}) foi calculado como a diferença entre a verossimilhança da “restrição monofilético” e a verossimilhança da “restrição não-monofilético”. A Tabela 2 (extraída de Kass & Raftery, 1995: 777) foi utilizada na avaliação do B_{10} .

Tabela 2. Valores de referência para interpretação do fator bayesiano (modificada de Kass & Raftery, 1995).

Fator bayesiano (B_{10})	Tipo de evidência
$B_{10} = 0...3 $	Muito singela
$B_{10} = 3...20 $	Positiva
$B_{10} = 20...150 $	Forte
$B_{10} = > 150 $	Muito forte

4. RESULTADOS

4.1. Lista de caracteres morfológicos

Nesta seção, os caracteres morfológicos obtidos durante a fase de levantamento de dados são apresentados. No total, 126 caracteres (116 discretos e dez contínuos) foram propostos. Os caracteres discretos foram numerados através de algarismos arábicos (1–116) e os caracteres contínuos em algarismos romanos (I–X).

A matriz de dados, contendo a codificação dos caracteres abaixo em cada uma das espécies estudadas, encontra-se no Apêndice 3. Para a maioria dos caracteres listados, foi anexado um comentário para auxiliar sua interpretação e/ou o reconhecimento de seus respectivos estados.

4.1.1. Caracteres discretos

01. Face, transição entre área supra-alveolar e fronte, forma:

(0) transição pouco marcada

(1) transição bem marcada

(2) transição abrupta

(3) transição súbita, formando ressalto em forma de crista

O presente caráter é mais bem visualizado em vista lateral da cabeça. A “transição pouco marcada” é totalmente arredondada, sem uma mudança nítida de inclinação do integumento. A “transição bem marcada” apresenta uma mudança sutil (mas evidente) na inclinação do integumento. A diferença entre os estados “0” e “1” é singela, por isto, recomenda-se comparação entre duas espécies que tenham recebido, cada qual, um destes estados. A “transição abrupta” é uma mudança nítida na inclinação do integumento. Ela não pode ser confundida com nenhum dos estados precedentes. O estado “3” é bem semelhante ao estado “2”, com a diferença de que, naquele, a transição, de tão abrupta, forma uma crista pronunciada que se estende ao longo de quase toda área supra-alveolar.

02. Palpo labial, palpômeros, número:

(0) 4

(1) 2

Para uma discussão mais detalhada acerca da evolução no número de palpômeros do palpo labial em *Euglossina*, consultar Faria Jr. (2009).

03. Palpo maxilar, palpômero distal, cerda muito longa única (Figura 1):

(0) ausente (Figura 1A)

(1) presente (Figura 1B)

As espécies de *Eufriesea* possuem algumas cerdas muito curtas e delgadas no palpômero maxilar distal. Entretanto, estas cerdas não pertencem à mesma série de transformação que as cerdas longas aqui em questão (presentes exclusivamente em *Euglossa*).

04. Mandíbula, dentes, número:

(0) 2

(1) 3

Definir o número de dentes na mandíbula de *A. caerulea* não é trivial. A mandíbula desta espécie é bastante modificada em relação à das demais euglossinas. Existem duas interpretações plausíveis: (i) *A. caerulea* possui dois dentes, sendo que o dente basal (o menor deles) é truncado e bilobado, devido a uma pequena invaginação na região mediana; neste caso, a mandíbula seria bidentada; (ii) cada um dos lobos do dente basal constitui um dente, e a mandíbula é tridentada. De forma arbitrária, foi estipulado que, em *A. caerulea*, a mandíbula possui dois dentes.

05. Labro, faixa mediana longitudinal enegrecida (Figura 2):

(0) ausente (Figura 2A)

(1) presente (Figura 2B)

Todas as espécies do grupo externo receberam o código “?”, que, no presente contexto, significa “impossibilidade de determinação”, não “dado faltante”. Diferentemente das espécies de *Euglossa* (que possuem o labro branco), as espécies que compõem o grupo externo possuem o labro negro. Por causa disto, não é possível saber se existe, ou não, uma faixa longitudinal enegrecida em uma estrutura totalmente negra.

06. Labro, par de áreas ovais despigmentadas (Figura 3):

(0) ausente (Figura 3A)

(1) presente (Figura 3B)

Estas estruturas estão presentes, exclusivamente, no gênero *Euglossa*. O formato destas áreas circulares, representado pela razão entre seu comprimento e largura, é um caráter filogeneticamente informativo (ver caráter contínuo II).

07. Labro, par de áreas circulares despigmentadas, permeabilidade à luz (Figura 2):

(0) permeável, tegumento translúcido (Figuras 2A)

(1) impermeável, tegumento fosco (Figura 2B)

Este caráter só se aplica aos terminais que possuem um par de áreas ovais no labro (estado 1, caráter 06).

08. Labro, margem inferior mediana, rebordo (Figura 3):

(0) ausente (Figura 3B)

(1) presente (Figura 3A)

As espécies de *Eulaema* possuem um degrau (rebordo) na margem inferior do labro, característica não observada em nenhum outro grupo de euglossinas estudado.

09. Labro, par de elevações laterais longitudinais:

(0) ausente

(1) presente (Figuras 2A, 2B, 3A, 3B)

Todas as espécies de Euglossina examinadas, com exceção de *A. caerulea*, possuem um par de elevações laterais no clípeo. As formas destas estruturas variam razoavelmente de grupo para grupo (ver caráter 10). Entretanto, por ocuparem posições semelhantes no clípeo, somado ao fato de que todas elas mantêm certo padrão de similaridade, todas as carenas laterais foram incluídas em uma mesma série de transformação.

10. Labro, par de elevações laterais longitudinais, forma:

(0) elevações representadas por estrias baixas e curtas

(1) elevações representadas por estrias baixas e longas (Figuras 2A, 2B, 3A, 3B)

(2) elevações representadas por carenas altas

(3) elevações representadas por protuberâncias subtriangulares muito altas

O estado de caráter “0” é caracterizado por estrias curtas que não ultrapassam as áreas ovais despigmentadas (em sentido apical). Em algumas espécies, como em *Eg. parvula*, estas estrias apresentam-se apenas como ligeiros intumescimentos sobre as áreas basais do labro. As “estrias baixas e longas” se assemelham em forma às estrias do “estado 0”, entretanto, aquelas (estado 1) são evidentes, também, abaixo das áreas ovais e alcançam ou quase a margem apical do clípeo. As “carenas altas” diferem das anteriores por

serem muito mais evidentes e de forma mais uniforme (retilíneo). Estas carenas sempre alcançam a margem inferior do clipeo. As “protuberâncias subtriangulares altas” diferem das estrias nos demais estados, e são encontradas, exclusivamente, nas espécies de *Eufriesea* estudadas.

11. Labro, carena longitudinal mediana:

(0) ausente

(1) presente (Figuras 2A, 2B, 3A, 3B)

Além do par de elevações laterais no clipeo (ver caracteres 09 e 10), a maioria das espécies de *Euglossina* possui, ainda, uma carena longitudinal mediana. O comprimento desta estrutura é filogeneticamente informativo (ver caráter 12).

12. Labro, carena longitudinal mediana, comprimento (Figura 3):

(0) completa (3B)

(1) incompleta (3A)

Existem dois grandes padrões relativos ao comprimento da carena longitudinal: (i) carenas longas que alcançam a margem apical do labro (“carena completa”), e (ii) carenas que não alcançam a margem apical do labro, atingindo no máximo, cerca de 2/3 do comprimento do labro (“carena incompleta”).

13. Labro, depressão médio-apical:

(0) ausente

(1) presente

Esta depressão, como aqui entendida, foi diagnosticada em *B. transversalis* e em *Exaerete*. Em primeira vista, algumas espécies também aparentam possuí-la. Entretanto, um exame mais cuidadoso mostra que a depressão em *Eg. cyanochlora*, por exemplo, é uma ilusão causada por: (i) carenas laterais muito altas (ver caracteres 09 e 10) e (ii) ausência da parte apical da carena mediana (ver caracteres 11 e 12).

14. Gena, projeção ventral (Figura 4):

(0) ausente (Figura 4A)

(1) presente (Figura 4B)

Exclusivamente nas espécies de *Exaerete*, a gena forma uma grande projeção ventral na sua porção mais inferior (próxima à carena hipostomal). Esta projeção é formada a partir de uma mudança brusca no contorno da gena.

15. Gena, cerdas negras e curtas, distribuição:

(0) amplamente distribuídas na gena

(1) concentradas na margem justa-orbital

Em *Euglossa*, as cerdas negras e curtas estão concentradas na faixa justa-orbital, distribuição esta que não ocorre em qualquer outro gênero de Euglossina. Nestes grupos, as cerdas podem estar distribuídas de forma mais difusa na gena (como ocorre em *Eulaema* e *Eufriesea*), ou podem estar virtualmente ausentes, como em *Exaerete*.

16. Área malar, extensão além da articulação posterior da mandíbula (Figura 5):

(0) ausente (Figura 5A)

(1) presente (Figuras 5B, 5C, 5D)

Na maior parte das espécies estudadas, as margens posteriores da área malar e da mandíbula são coincidentes, ou então, a área malar estende-se ligeiramente além da articulação posterior da mandíbula. Por outro lado, em *Eufriesea*, *Eulaema*, *Eg. intersecta* e *Eg. lugubris*, a área malar expande-se em sentido posterior, projetando-se nitidamente além da articulação posterior da mandíbula.

17. Área malar, extensão além da articulação posterior da mandíbula, tamanho (Figura 5):

(0) pequena ($\leq 0,25 \times$ o diâmetro do ocelo médio; Figura 5B)

(1) grande ($= 0,5 \times$ o diâmetro do ocelo médio; Figura 5C)

(2) muito grande ($> 1,5 \times$ o diâmetro do ocelo médio; Figura 5D)

O presente caráter só é aplicável àquelas espécies que possuem a área malar expandida em sentido ventral (estado 1, caráter 16).

18. Área parocular, mancha longitudinal branco-marfim (Figura 6):

(0) ausente (Figura 6A)

(1) presente (Figuras 6B, 6C, 6D)

A mancha longitudinal na área parocular (assim como qualquer outra marca branco-marfim na face) é uma característica exclusiva de *Euglossa*.

19. Área parocular, mancha longitudinal branco-marfim, largura da extremidade inferior (Figura 6):

(0) semelhante, ou, no máximo, levemente mais larga que a extremidade superior (Figura 6B)

(1) mais larga, aproximadamente, duas vezes mais larga que a extremidade superior (Figura 6C)

(2) muito mais larga que a extremidade superior, alcançando o clípeo (Figura 6D)

Existem três padrões bem definidos em relação à largura da extremidade inferior da mancha parocular: (i) manchas uniformemente largas (ou quase) ao longo de toda sua extensão (como em *Eg. modestior*); (ii) manchas que se alargam abruptamente em direção à extremidade inferior (em *Eg. lugubris*, por exemplo); e (iii) manchas cujas extremidades inferiores, de tão largas, alcançam o clípeo (por exemplo, em *Eg. cyanochlora*).

20. Lobo parocular, canto inferior, forma (Figura 7):

(0) amplamente arredondado (Figura 7A)

(1) ligeiramente arredondado (Figura 7B)

(2) angulado (Figura 7C)

O lobo parocular é mais bem observado em vista lateral da cabeça.

21. Sulco tentorial, largura (Figura 8):

(0) estreito ($= 0,15-0,20 \times$ o diâmetro do ocelo médio; Figura 8A)

(1) amplo ($\geq 0,25 \times$ o diâmetro do ocelo médio; Figura 8B)

As euglossinas possuem um sulco que parte de cada fossa tentorial e que, inferiormente, margeiam o lobo parocular. Aqui, estas estruturas foram designadas como “sulcos tentoriais”. A largura do “sulco tentorial estreito” é quase uniforme ao longo de todo o seu comprimento. Por outro lado, o “sulco tentorial amplo” apresenta uma expansão lateral gradual (invadindo parte do clípeo), tornando seu diâmetro variável.

22. Fossa tentorial, desnível em relação à superfície superior do lobo parocular:

(0) no mesmo plano

(1) ligeiramente rebaixado ($= 0,1-0,2$ vezes x o diâmetro do ocelo médio)

(2) muito rebaixado ($= 0,3-0,4$ vezes x o diâmetro do ocelo médio)

(3) extremamente rebaixado ($> 0,5$ x o diâmetro do ocelo médio)

O nível de rebaixamento da fossa tentorial foi calculado como a razão entre a sua distância e o topo do lobo parocular (ponto mais frontal) pelo diâmetro do ocelo médio.

23. Clípeo, canto ínfero-lateral, nível de projeção:

(0) não projetado

(1) pouco projetado

(2) muito projetado

Em *Euglossina*, o canto ínfero-lateral do clípeo projeta-se apicalmente. Exceto em *Eufriesea*, esta projeção quase alcança a margem inferior do labro (“muito projetado”). Para melhor visualização deste caráter, a cabeça deve ser examinada em vista oblíqua, focando-se a região próxima à articulação da mandíbula.

24. Clípeo, canto ápico-lateral, forma:

(0) angulado, ligeiramente agudo (= 60–85°)

(1) angulado, muito agudo (< 50°)

(2) ligeiramente arredondado

(3) muito arredondado

Na maior parte das espécies estudadas, o canto ínfero-lateral do clípeo apresenta-se angulado. Nestas circunstâncias, as arestas podem formar um ângulo relativamente grande (“angulado, ligeiramente agudo”), conferindo um aspecto lanceolado ao canto; ou, podem formar um ângulo muito pequeno (“angulado, muito agudo”), neste caso, o canto torna-se espiniforme. Nas espécies cujo canto ápico-lateral é arredondado, as arestas podem se encontrar em curva suave (“ligeiramente arredondado”), ou em curva muito pronunciada (“muito arredondado”).

25. Clípeo, disco, pontuação, densidade:

(0) muito esparsa (eep igual a 1,0–1,5 x o dp)

(1) densa (eep igual a 0,5 x o dp)

(2) muito densa (eep extremamente reduzidos)

(3) densíssima (eep representado pelas paredes dos pontos, com alguma sobreposição entre os pontos)

Aqui, apenas a distância entre os pontos grossos foi levada em consideração; as distâncias entre os pontos finos (quando presentes), bem como entre os pontos finos e os pontos grossos, não foram consideradas.

26. Clípeo, disco, espaço entre os pontos, ornamentação:

(0) microreticulada

(1) lisa

(2) levemente microestriada

O integumento do disco do clípeo, nas espécies do grupo externo, é facilmente visualizado, uma vez que os espaços entre os pontos são amplos (ver caráter 25). Por outro lado, em *Euglossa*, os espaços entre os pontos são muito reduzidos.

27. Clípeo, projeção em relação à área parocular inferior:

- (0) pouco projetado ($< 2,0$ x)
- (1) razoavelmente projetado (= 2,5–3,0 x)
- (2) muito projetado (= 3,5–3,75 x)
- (3) extremamente projetado ($\geq 4,0$ x)

Para estimar o nível de projeção do clípeo, foi avaliada a distância entre a margem inferior da área parocular e o ponto mais saliente do disco do clípeo. Esta avaliação foi realizada em vista de perfil da cabeça.

28. Clípeo, faixa longitudinal mediana, elevação do integumento (Figura 9):

- (0) não elevado (Figura 9A)
- (1) discreta (Figura 9B)
- (2) evidente, formando uma carena baixa (Figura 9C)
- (3) pronunciada, formando uma quilha alta (Figura 9D)

Nas espécies de *Euglossina* estudadas, com exceção dos grupos parasitas, o integumento da faixa mediana do clípeo ergue-se em relação à superfície do restante do disco. Em *Eufriesea*, este erguimento é muito sutil, representado apenas por um intumescimento baixo. Na maioria das espécies, entretanto, o integumento daquela região apresenta-se razoavelmente erguido, produzindo uma carena. Essa carena pode ser baixa e arredondada (estado 2), ou, alta com crista cortante (estado 3).

29. Clípeo, depressão (Figura 10):

- (0) ausente
- (1) presente (Figura 10A)

Em *B. transversalis*, o disco do clípeo é nitidamente convexo (estado 0). Por outro lado, nos grupos estudados de *Euglossina*, o clípeo é deprimido, côncavo (estado 1). A dimensão destas depressões varia ao longo do grupo, porém, mais acentuadamente entre os gêneros. Todas estas estruturas foram incluídas em uma mesma série de transformação, devido, principalmente, à posição semelhante que ocupam no clípeo.

30. Clípeo, depressão, dimensão (Figura 10):

- (0) reduzida (Figura 10A)

(1) ampla, ocupando toda região frontal do clípeo (Figura 10B)

Após comparar com as depressões presentes no clípeo das espécies do grupo externo (estado 0), chega-se à conclusão de que toda a região frontal do clípeo de *Euglossa* é, na realidade, uma depressão em sua expansão máxima. Em outras palavras, toda a área delimitada pelas carenas laterais do clípeo pertence a mesma série de transformação que aquelas depressões presentes nos outros gêneros de Euglossina.

31. Clípeo, transição entre a depressão central e as regiões laterais, forma (Figura 10):

(0) suave (Figura 10A)

(1) brusca (Figura 10B)

Uma transição suave é aquela onde a área de transição (entre a depressão e a região lateral do clípeo) possui forma arredondada. A transição brusca, por sua vez, é caracterizada pela presença de uma carena lateral alta.

32. Sutura epistomal, ângulo de encontro com a sutura subantenal, ângulo interno, medida:

(0) ligeiramente obtuso ($\leq 105^\circ$)

(1) fortemente obtuso ($> 110^\circ$)

33. Superfície da área supraclipeal, nível em relação ao disco do clípeo:

(0) muito rebaixada

(1) ligeiramente rebaixada

(2) mesmo nível

Para analisar este caráter, a observação foi feita em vista lateral, tomando-se como referenciais os pontos mais altos do clípeo e da área supraclipeal. A elevação da área supraclipeal em relação ao clípeo está relacionada ao nível de convexidade deste. Isto é, aqueles terminais que foram codificados com o estado “1” (*Euglossa*), ou, mais acentuadamente, com estado “0” (*B. transversalis*), apresentam um clípeo abaulado. As espécies que receberam o estado “2”, como *Ef. nigrohirta* e *Ef. auriceps*, por outro lado, apresentam um clípeo relativamente plano.

34. Área supraclipeal, carena longitudinal mediana (Figura 11):

(0) ausente (Figura 11A)

(1) presente (Figura 11B, 11C)

A carena longitudinal mediana da área supraclipeal está presente nos gêneros *Aglae* e *Euglossa*. A largura desta carena é filogeneticamente informativa (ver caráter 35)

35. Área supraclipeal, carena, largura (Figura 11):

(0) estreita ($\leq 0,4$ x o diâmetro do ocelo médio; Figura 11B)

(1) larga ($\geq 0,7$ x o diâmetro do ocelo médio; Figura 11C)

36. Região intra-alveolar, área não pontuada (Figura 12):

(0) ausente (Figura 12A)

(1) presente (Figura 12B)

As espécies em *Euglossa*, excetuando-se *Eg. mandibularis* e *Eg. decorata*, possuem uma área não pontuada adjacente à margem interna do alvéolo antenal. Eventualmente, alguns indivíduos apresentam uns poucos pontos finos nesta área. A forma e dimensão dessa área são atributos filogeneticamente informativos (ver caracteres 37 e 38).

37. Região intra-alveolar, área não pontuada, dimensão:

(0) pequena, restrita à área péri-alveolar ou, no máximo, formando uma faixa lisa transversal muito curta ($< 0,5 \times$ a distância inter-alveolar)

(1) grande, formando uma longa faixa lisa transversal (Figura 12B)

O presente caráter aplica-se, apenas, às espécies que possuem uma área lisa na região intra-alveolar (caráter 36; estado 1).

38. Região intra-alveolar, faixa não pontuada transversal, expansão lateral:

(0) ausente

(1) presente

Este caráter só é aplicável àqueles terminais que possuem a área não pontuada na região interalveolar (caráter 36; estado 1) transformada em faixa transversal (caráter 37; estado 1). Em *Eg. lugubris* e *Eg. piliventris*, a faixa transversal expande-se em direção ao ponto de encontro das suturas subantenal e epistomal, formando uma ampla área lisa (estado 1).

39. Alvéolo antenal, margem externa inferior, faixa negra (Figura 13):

(0) ausente (Figura 13A)

(1) presente (Figura 13B)

Algumas euglossinas, como *Eg. cyanochlora*, possuem uma faixa negra situada na margem externa inferior do alvéolo antenal que pode, ou não, alcançar o olho composto.

Em *Eufriesea* e *Eg. decorata*, esta faixa é muito estreita, sendo representada apenas por uma linha.

40. Escapo, superfície ventral, mancha branco-marfim:

(0) ausente

(1) presente

A mancha branco-marfim está presente no escapo da maioria das espécies de *Euglossa* estudadas. A forma (comprimento e largura) desta mancha é altamente variável, não apenas entre as espécies, mas, também, em nível populacional.

41. Escapo, superfície ventral, mancha branco-marfim, dimensão:

(0) reduzida, formando uma pequena mancha ($\leq 0,5$ vezes o comprimento do escapo)

(1) ampla, ocupando quase toda superfície ventral do escapo ($\geq 0,7$ vezes o comprimento do escapo)

42. Escapo, superfície interna, quilha (Figura 14):

(0) ausente (Figura 14A)

(1) presente (Figura 14B)

Entre as espécies examinadas, esta quilha está presente, exclusivamente, nas espécies de *Eulaema*, e estende-se do final do terço basal até a margem apical do escapo, junto à inserção do pedicelo.

43. Fronte, metade superior da linha frontal (Figura 15):

(0) ausente (Figura 15A)

(1) presente (Figura 15B)

Nos grupos parasitas, a metade superior da linha frontal, entre o ocelo médio e o sulco frontal, está ausente. Em algumas espécies, por exemplo, *Eg. stellfeldi*, a linha frontal torna-se muito tênue acima do sulco frontal, mas, ainda que obsoleta, é facilmente perceptível.

44. Fronte, pilosidade, distribuição:

(0) homoganeamente esparsa

(1) homoganeamente densa

(2) muito densa lateralmente e relativamente esparsa medianamente

(3) concentrada em uma faixa transversal

A distribuição da pilosidade na frente varia pouco entre as espécies de um mesmo gênero. A variação substancial fica restrita, então, entre os terminais pertencentes a gêneros distintos. As quatro espécies de euglossinas parasitas são uma exceção a este padrão, já que todas elas possuem a pilosidade distribuída de forma homogeneamente esparsa (estado 0).

45. Frente, faixa transversal pilosa, densidade:

(0) densíssima

(1) muito densa

(2) densa

O presente caráter só é aplicável aos terminais que possuem a pilosidade da frente concentrada em uma faixa transversal (caráter 44; estado 3).

46. Frente, faixa transversal pilosa, comprimento:

(0) muito curta ($< 1,0 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(1) curta ($= 1,0-1,25 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(2) longa ($= 1,35-1,6 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(3) muito longa ($\geq 1,7 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

Assim como o caráter 45, o presente caráter só se aplica aos terminais que possuem a faixa pilosa transversal na frente (caráter 44; estado 3).

47. Frente, depressão mediana:

(0) ausente

(1) presente

Esta depressão, presente exclusivamente nas espécies de *Eufriesea*, é bastante conspícua e não pode ser confundida. Ela abriga o ocelo médio, em sua parte superior. A partir daí, amplia-se ocupando toda área central da frente.

48. Área lisa justa-ocelar do ocelo médio, dimensão:

(0) muito curta ($< 0,1 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(1) curta ($= 0,15-0,3 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(2) ampla ($\geq 0,4$ o diâmetro do ocelo médio)

A extensão da área lisa justa-ocelar é mais facilmente visualizada em vista dorso-posterior da cabeça.

49. Base do ocelo médio, nível relativo à superfície superior da frente:

- (0) mesmo plano
- (1) levemente rebaixado
- (2) muito rebaixado
- (3) extremamente rebaixado
- (4) anormalmente rebaixado

O nível do ocelo médio em relação à superfície superior da frente varia bastante entre os terminais estudados. Contudo, não foi possível refletir estas diferenças (estados) numericamente, seja através de caracteres contínuos ou de estados discretos. O ocelo médio de *Ex. frontalis* é “anormalmente rebaixado” devido à presença de uma grande giba na frente.

50. Região interocelar, integumento, nível em relação à base do ocelo médio:

- (0) mesmo plano
- (1) mais alto
- (2) muito mais alto

O nível do integumento da região interocelar em relação à base do ocelo médio pode ser interpretada, também, como uma avaliação do nível de incrustação do ocelo no integumento. O estudo deste caráter deve ser feito com base, exclusivamente, no integumento da região interocelar. A observação deste caráter é facilitada se realizada em vista póstero-dorsal da cabeça.

51. Região occipital, nível em relação aos ocelos laterais:

- (0) ligeiramente rebaixada ou, no máximo, no mesmo plano que os ocelos laterais
- (1) nitidamente elevada
- (2) elevada, formando crista pós-ocelar

Quando a região occipital é elevada em relação aos ocelos laterais (estados 1 e 2), o erguimento pode ocorrer de forma gradual (estado 1), como ocorre em *B. transversalis*, ou de forma abrupta, com a formação de uma crista pós-ocelar (estado 2). Nesta última, a transição entre as regiões ocelar e occipital é marcada pela presença de um sulco pós-ocelar.

52. Vértice, área ocelo-orbital, reentrância (Figura 16):

- (0) ausente (Figura 16A)
- (1) presente (Figura 16B)

As espécies de *Euglossa*, com a exceção de *Eg. fuscifrons*, *Eg. gorgonensis* e *Eg. oleolucens*, possuem uma reentrância (depressão) que se estende do ápice do olho composto em direção à região pós-ocelar. Alguns atributos desta reentrância, como a profundidade (ver caráter 53), são filogeneticamente informativos. O exame desta depressão deve ser realizado em vista pósterio-dorsal da cabeça, focando-se a região ocelar.

53. Vértice, área ocelo-orbital, reentrância, profundidade:

- (0) rasa
- (1) profunda
- (2) muito profunda (Figura 16B)

A quantificação da profundidade da reentrância não pode ser feita. A “reentrância rasa”, dificilmente, pode ser confundida com os outros estados. Determinar se uma reentrância é “profunda” ou “muito profunda” é uma tarefa um pouco mais delicada, mas a comparação entre espécies que receberam, cada qual, um dos estados (1 e 2), pode auxiliar na percepção dos seus limites.

54. Pronoto, colar pronotal, altura:

- (0) baixo (o colar está no mesmo nível da superfície do lobo pronotal)
- (1) alto (desnível entre o colar pronotal e o lobo pronotal igual a $0,7-0,9 \times$ o diâmetro do ocelo médio)
- (2) muito alto (desnível entre o colar pronotal e o lobo pronotal $\geq 1,2 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

A altura do colar pronotal foi discretizada utilizando-se como base a distância (vertical) entre o ângulo-dorso lateral e o topo do lobo pronotal. A melhor forma de avaliar (medir) a altura do colar pronotal é posicionar o espécime em posição oblíqua. Esta posição é igualmente vantajosa para o estudo dos caracteres 55 e 56.

55. Pronoto, ângulo dorso-lateral:

- (0) arredondado
- (1) projetado

Em todo o grupo externo, o ângulo dorso-lateral é amplamente arredondado, contrastando com o ângulo projetado em *Euglossa*. Neste gênero, o pronoto apresenta uma forte mudança de inclinação próxima ao lobo pronotal, conferindo o aspecto de projetado ao ângulo dorso-lateral. No grupo externo, entretanto, a mudança de

inclinação é bem suave (ou quase ausente), fazendo com que o ângulo dorso-lateral não se destaque do restante do pronoto.

56. Pronoto, ângulo dorso-lateral, medida:

(0) agudo

(1) obtuso

Este caráter só se aplica aos terminais que possuem o ângulo dorso-lateral do pronoto projetado (caráter 55; estado 1). A transição entre as margens horizontal e vertical do pronoto pode ocorrer de forma razoavelmente abrupta (“ângulo agudo”), ou então, de forma suave (“ângulo obtuso”).

57. Pronoto, lobo pronotal, pilosidade plumosa, coloração:

(0) composta exclusivamente por pelos enegrecidos

(1) composta exclusivamente por pelos claros

(2) composta por pelos claros intercalados por pelos enegrecidos

Além de pelos plumosos, as espécies de *Exaerete* também possuem uma pilosidade simples e esparsa no pronoto.

58. Pronoto, lobo pronotal, pelos modificados:

(0) ausentes

(1) presentes

Os pelos modificados possuem a haste muito grossa (diâmetro superior a 0,15mm), as ramificações muito curtas e o ápice truncado. Algumas espécies possuem pelos semelhantes, entretanto, estes possuem o ápice notadamente afilado, a haste mais delgada (diâmetro, no máximo, 0,1mm) e/ou as ramificações mais longas (como ocorre em *Eufriesea* e *Eg. decorata*).

59. Mesoscuto, margem anterior, pelos esbranquiçados:

(0) ausentes

(1) presentes

O mesoscuto da grande maioria das euglossinas é dotado de pelos negros densos, às vezes intercalados por pelos esbranquiçados esparsos. Quando presentes, os pelos esbranquiçados são mais abundantes (e por isto mais notáveis) na margem anterior, muitas vezes formando uma faixa transversal relativamente larga.

60. Mesoscuto, disco, coloração:

- (0) enegrecido
- (1) verde
- (2) azul
- (3) bronze
- (4) verde anteriormente e azul posteriormente

Neste caráter, as variações de tonalidade dentro de uma mesma cor (estado de caráter) não foram levadas em consideração. Em outras palavras, diferenças como “verde claro” ou “verde escuro”, por exemplo, foram ignoradas.

61. Mesoscuto, disco, pontuação, diâmetro dos pontos:

- (0) pontos finíssimos intercalados por pontos grossos
- (1) pontos muito finos intercalados por pontos grossos
- (2) pontos grossos intercalados por pontos muito grossos
- (3) pontos grossos intercalados por pontos grossíssimos
- (4) pontos muito grossos intercalados por pontos grossíssimos
- (5) pontos muito finos intercalados por pontos finíssimos

A avaliação deste caráter foi realizada desconsiderando-se a faixa longitudinal mediana, onde a pontuação é consideravelmente mais esparsa que o restante do disco.

62. Mesepisterno, epímero, margem inferior, protuberância:

- (0) ausente
- (1) presente

Exaerete smaragdina e *Ex. frontalis* possuem uma projeção muito nítida na margem inferior do épimero, característica única entre as euglossinas.

63. Mesepisterno, região pré-omalar, área circular com pontuação modificada (Figura 17):

- (0) ausente (Figura 17A)
- (1) presente (Figura 17B, C)

Esta área modificada, quando presente, é definida por uma mudança drástica na pontuação (uma grande área despontuada com alguns pontos muito finos e densos concentrados), e/ou mudança na ornamentação do integumento (que pode tornar-se microreticulado, contrastando com integumento liso e brilhante adjacente).

64. Mesepisterno, região pré-omalar, área circular com pontuação modificada, depressão (Figura 17):

(0) ausente (Figuras 17A, 17B)

(1) presente (Figura 17C)

Este caráter só se aplica aos terminais que possuem uma área modificada na superfície anterior do mesepisterno (caráter 65; estado 1).

65. Mesepisterno, superfície ventral, sulco:

(0) ausente

(1) presente

A superfície ventral do mesossoma de *Euglossa*, *Eufriesea* e *Exaerete* é caracterizada pela presença de um sulco amplo e profundo. Este sulco, entretanto, está ausente nos gêneros *Aglae* e *Eulaema*.

66. Escutelo, superfície dorsal, aspecto:

(0) plana

(1) bicôncava

(2) convexa

(3) biconvexa

A superfície do escutelo é muito variável entre os diferentes grupos (ver também caracteres 67 e 68). O “escutelo plano” possui aspecto laminar, e projeta-se fortemente sobre o metanoto. O “escutelo bicôncavo” é uma autapomorfia de *Ex. smaragdina*, e se caracteriza pela elevação da região mediana. Por sua vez, o “escutelo convexo” se distingue do escutelo plano por um rebaixamento gradual das regiões laterais em relação ao disco. Por fim, o “escutelo biconvexo” se assemelha ao escutelo convexo, entretanto, difere deste pela presença de um sulco (ou depressão ampla) na região mediana.

67. Superfície do escutelo, aspecto, nível de biconvexidade:

(0) ligeiramente biconvexo, as convexidades separadas por depressão rasa e estreita

(1) moderadamente biconvexo, convexidades segregadas por depressão profunda e moderadamente larga

(2) fortemente biconvexo, convexidades separadas por depressão profunda e muito larga

(3) profundamente biconvexo, convexidades assemelham-se a gibas ou tubérculos, e estão afastadas por depressão muito profunda e muito larga

Este caráter só é aplicável às espécies cujo escutelo é biconvexo (caráter 66; estado 3).

68. Escutelo, margem posterior, forma (Figura 18):

(0) emarginada (Figura 18A)

(1) truncada (Figura 18B)

(2) arredondada (Figura 18C)

A margem posterior do escutelo de *Eufriesea*, apesar de arredondada, possui um recorte muito discreto na região mediana. Entretanto, este recorte é sutil demais para tornar o escutelo emarginado.

69. Escutelo, margem posterior, intensidade de arredondamento:

(0) estreitamente arredondado (Figura 18C)

(1) moderadamente arredondado

(2) amplamente arredondado

Este caráter só se aplica às espécies que possuem o escutelo com margem posterior arredondada (caráter 68; estado 2).

70. Asa posterior, lobo jugal:

(0) ausente

(1) presente

O lobo jugal está ausente em *B. transversalis*, mas encontra-se modificado em um pente jugal em Euglossina. Esta estrutura é composta por um conjunto de filamentos semelhantes a cerdas, possivelmente utilizados na ventilação da pilosidade modificada da tíbia média para dispersão dos odores (Bembé, 2004).

71. Asa anterior, membrana alar, metade distal, coloração:

(0) fusca

(1) castanho-clara

(2) castanho-escura

(3) hialina

A observação deste caráter deve ser realizada com cuidado. Cria-se a falsa impressão da asa anterior ser mais escura do que ela realmente é, quando ela se encontra dobrada sobre o corpo. Para evitar esta má interpretação, um pedaço de papel branco foi colocado entre as asas anterior e posterior.

72. Asa anterior, veia 1^a m-cu, ponto de encontro com a 2^a célula submarginal:

(0) tocando a 2^a célula submarginal em sua metade basal

(1) tocando a 2^a célula submarginal em sua metade apical

73. Asa anterior, veia 1^a m-cu, formato próximo ao encontro com a 2^a célula submarginal:

(0) angulado

(1) arredondado

A veia 1^a m-cu, imediatamente antes de alcançar a 2^a célula submarginal, apresenta uma nítida mudança de direção. Em *B. transversalis*, *Eufriesea* e *Eulaema*, esta mudança é súbita, formando um ângulo aproximadamente reto; nos outros grupos, a mudança de direção é suave, conferindo um aspecto arredondado à veia.

74. Basitarso médio, superfície interna, projeção:

(0) ausente

(1) presente

Esta projeção está presente em algumas espécies de *Euglossa*, mas ausente em todos os outros gêneros. Quando presente, sua forma pode variar de acordo com a espécie (ver caráter 75). Em espécies nas quais a projeção é muito reduzida, sua visualização pode ser dificultada pela pilosidade.

75. Basitarso médio, superfície interna, projeção, forma:

(0) projeção representada por um leve intumescimento do integumento

(1) projeção representada por uma carena baixa

(2) projeção representada por uma quilha alta

Este caráter só é aplicável àquelas espécies que possuem uma projeção na superfície interna do basitarso médio (caráter 74; estado 1).

76. Basitarso médio, margem posterior, lobo proximal (Figura 20):

(0) ausente (Figura 20A)

(1) presente (Figura 20B)

As euglossinas, excetuando-se *A. caerulea* e *El. nigrita*, possuem uma expansão na margem posterior do basitarso médio. Esta expansão pode assumir formas variadas nos diversos grupos de Euglossina (ver caracteres 77 e 78). Em *A. caerulea* e *El. nigrita*, bem como em *B. transversalis*, a margem posterior é praticamente contínua ao longo de toda sua extensão.

77. Basitarso médio, margem posterior, lobo proximal, forma:

(0) arredondado

(1) angulado (Figura 20B)

O presente caráter só se aplica às espécies que possuem o lobo proximal na margem externa do basitarso médio (caráter 76; estado 1). O lobo é “arredondado”, quando se projeta apenas levemente, em relação à margem posterior; ele é “angulado”, quando se expande consideravelmente e de forma mais abrupta. A medida do ângulo formado entre as duas arestas laterais varia entre as espécies estudadas (ver caráter 78). Em certas ocasiões, o “ângulo” pode estar escondido sob a densa pilosidade da superfície interna.

78. Basitarso médio, margem posterior, lobo proximal, ângulo:

(0) obtuso

(1) reto (Figura 20B)

(2) agudo

Este caráter só é aplicável àquelas espécies que possuem o lobo proximal do basitarso médio angulado distalmente (caráter 76, estado 1; caráter 77; estado 1).

79. Basitarso médio, margem posterior, lobo distal (Figura 20):

(0) ausente (Figura 20A)

(1) presente (Figura 20B)

Além do lobo proximal (ver caracteres 76, 77 e 78), algumas euglossinas possuem, ainda, um lobo distal, mais amplo e pronunciado que o primeiro. Quando o lobo distal está ausente, a margem posterior do basitarso (na região distal) é contínua e não diferenciada.

80. Basitarso médio, margem posterior, lobo distal, margem inferior, forma:

(0) arredondada (Figura 20B)

(1) projetada

Este caráter só se aplica às espécies que possuem o lobo distal na margem posterior do basitarso médio (caráter 79; estado 1). *Euglossa intersecta* e *Eg. cyanochlora* possuem o lobo distal amplamente arredondado e sem grandes modificações em seu contorno. Por outro lado, a margem inferior do lobo distal de *Eg. inflata*, *Eg. juremae* e *Eg. rugilabris* é estreitamente angulada, formando uma projeção afilada.

81. Basitarso médio, margem posterior, cerdas modificadas:

(0) ausentes

(1) presentes

Todas as euglossinas estudadas possuem uma série de cerdas modificadas localizada na margem posterior do basitarso médio, próximo ao lobo apical. Estas cerdas diferem das outras por serem mais rígidas, largas e sinuosas.

82. Basitarso médio, superfície externa, projeção em forma de espátula:

(0) ausente

(1) presente

Além das cerdas modificadas do basitarso médio, as espécies de *Exaerete* possuem, ainda, uma projeção muito conspícua em forma de espátula. Esta estrutura também está presente nas outras espécies deste gênero não incluídas neste trabalho, sugerindo uma sinapomorfia para *Exaerete* (Engel, 1999).

83. Basitarso médio, margem posterior, reentrância:

(0) ausente

(1) presente

Esta reentrância está presente exclusivamente em *Euglossa*, e está localizada imediatamente após (em sentido distal) o lobo proximal. Nas espécies que possuem ambos os lobos proximal e distal, a reentrância se localiza entre eles. Para melhor visualização desta estrutura, o basitarso deve ser observado em vista interna (o que pode ser difícil, caso a perna esteja muito próxima ao corpo).

84. Tíbia média, esporão:

(0) ausente

(1) presente

Em *Eg. piliventris*, o esporão pode ser diminuto ou ausente. Esta variação não foi observada em qualquer outra espécie.

85. Tíbia média, superfície interna, pseudo-esporão:

(0) ausente

(1) presente

Certas euglossinas possuem a margem distal da tíbia média fortemente projetada, próximo ao que seria o ponto de inserção do esporão tibial, formando uma estrutura aqui designada como “pseudo-esporão”.

86. Tíbia média, superfície interna, pseudo-esporão, ápice, forma:

(0) truncado

(1) afilado

Este caráter só se aplica às espécies que possuem um pseudo-esporão na tíbia média (caráter 85; estado 1). Quando presente, o pseudo-esporão pode ser robusto e com o ápice truncado (estado 0), ou, aproximadamente triangular, afilando-se gradativamente em direção ao ápice (estado 1).

87. Tíbia média, superfície externa, área aveludada e coxim(ns):

(0) ausentes

(1) presentes (Figuras 21A, 21B)

A superfície externa da tíbia média em *Euglossina* é recoberta, pelo menos parcialmente, por uma pilosidade extremamente densa e curta, a área aveludada. Na região proximal da tíbia, um ou mais coxins (almofadas de pelos relativamente mais delgados e longos) podem estar presentes. A área aveludada e o(s) coxim(ns) constituem uma pilosidade modificada que não é encontrada em qualquer outro grupo de abelhas.

88. Tíbia média, superfície externa, coxins individualizados, número:

(0) 1 (Figura 21A)

(1) 2 (Figura 21B)

(2) 3

Todos os diversos tipos de coxins presentes em *Euglossina* foram incluídos em uma mesma série de transformação, como sugerido por Nemésio (2009a). Definir o número de coxins na tíbia média pode não ser uma atividade trivial. Em algumas espécies, como *Eg. parvula* e *Eg. pepeï*, o coxim anterior pode estar reduzido ao ponto de se questionar se ele está presente. Em outros casos, como em *Eg. imperialis*, tomou-se uma decisão arbitrária: nesta espécie, aparentemente, existem dois coxins fusionados, mas, como uma única estrutura é vista, apenas um tufo foi considerado. Em *Eg. chalybeata* e *Eg. decorata*, os coxins se encontram parcialmente conectados, mas, nestes casos, duas unidades distintas ainda são visíveis.

89. Tíbia média, superfície externa, área aveludada, dimensão (Figura 21):

(0) reduzida (Figura 21A)

(1) ampla (Figura 21B)

Este caráter só é aplicável às espécies que possuem a pilosidade da superfície externa da tíbia média modificada em área aveludada (caráter 87; estado 1). Esta estrutura pode

ocupar virtualmente toda superfície externa da tíbia média (estado 1), ou, estar ausente em grande parte da região distal, como ocorre em *Eulaema* e *A. caerulea* (estado 0).

90. Tíbia média, margem posterior, quilha:

(0) ausente

(1) presente

A margem posterior da tíbia média de quase todas as euglossinas se assemelha a uma lâmina cortante (quilha), quando é observada em vista lateral ou posterior (estado 1). *Aglae caerulea*, por outro lado, possui a margem posterior arredondada, sem formação de quilha (estado 0). A quilha representa o limite anterior da área rebaixada da superfície posterior da tíbia (ver caracteres 91 e 92). Em uma primeira observação, *Ex. frontalis* também aparenta possuir esta estrutura. Entretanto, esta falsa impressão é resultado da presença de pontos cônicos e projetados situados uns próximos aos outros. Contudo, assim como *A. caerulea*, *Ex. frontalis* também possui a margem posterior da tíbia média arredondada.

91. Tíbia média, margem posterior, quilha, desenvolvimento:

(0) completa, ocupando virtualmente toda a margem posterior da tíbia média.

(1) incompleta, porém grande, ultrapassando a metade basal da tíbia

(2) incompleta, restrita à metade basal da tíbia

92. Tíbia média, superfície posterior, depressão:

(0) ausente

(1) presente

Devido ao alargamento no eixo longitudinal, a superfície posterior da tíbia média é, em Euglossina, bastante conspícua e deprimida. Esta depressão apresenta variação interespecífica em comprimento e profundidade (ver caráter 93), e pode ser mais bem estudada se observada em visão pósterodorsal.

93. Tíbia média, superfície posterior, depressão, profundidade:

(0) rasa

(1) profunda

(2) muito profunda

A profundidade da depressão é um caráter independente do seu comprimento. O comprimento da depressão está diretamente relacionado ao comprimento da quilha na margem posterior (consultar caráter 91). Em outras palavras, a espécie cuja quilha é

completa, necessariamente, também possui uma depressão longa. Com o presente caráter, entretanto, pretende-se avaliar o nível de escavação da superfície posterior da tíbia média. Todavia, não foi possível realizar qualquer tipo de abordagem quantitativa.

94. 4^o tarsômero médio, canto ântero-distal, expansão (Figura 22):

(0) ausente (Figura 22A)

(1) presente (Figura 22B)

95. 4^o tarsômero médio, canto ântero-distal, expansão, comprimento:

(0) muito pequena ($\leq 0,3 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(1) pequena ($= 0,5-0,6 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(2) grande ($= 0,7-0,8 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(3) muito grande ($\geq 1,0 \times$ o diâmetro do ocelo médio; Figura 21B)

Este caráter só se aplica às espécies que possuem o canto ântero-distal do 4^o tarsômero médio projetado sobre o 5^o tarsômero (caráter 94; estado 1).

96. 4^o tarsômero médio, canto póster-distal, expansão (Figura 21):

0 ausente (Figura 21A)

1 presente (Figura 21B)

Para comentários, ver caráter 94.

97. 4^o tarsômero médio, canto póster-distal, expansão, comprimento:

(0) pequena ($= 0,6-0,7 \times$ o diâmetro do ocelo médio)

(1) muito grande ($\geq 1,0 \times$ o diâmetro do ocelo médio; Figura 21B)

98. Tíbia posterior, forma:

(0) homogeneamente delgada

(1) homogeneamente larga

(2) mais larga distalmente

(3) muito mais larga distalmente

De uma forma geral, existem dois grandes padrões envolvendo a forma da tíbia posterior: (i) tíbia com largura aproximadamente uniforme, e (ii) tíbia cuja metade distal é mais larga que a metade proximal. Ao primeiro padrão pertencem *B. transversalis* e *A. caerulea*, ambas com tíbia uniformemente delgada (estado 0), bem como *Eufriesea* e *Eulaema*, apresentando tíbia uniformemente larga (estado 1). O segundo padrão, inclui *Exaerete*, nas quais a metade proximal é apenas pouco mais estreita (estado 2), e

Euglossa, cuja metade proximal é muito mais estreita que a metade distal. No caso de *Euglossa*, a tíbia posterior pode, ainda, ser subdividida em mais três padrões (ver caráter 99).

99. Tíbia posterior, metade proximal, largura em relação à metade distal:

(0) máxima (= 0,8 x)

(1) intermediária (= 0,75 x)

(2) mínima (=0,7 x)

Este caráter só é aplicável às espécies cuja tíbia posterior é distintamente mais larga em sua metade distal (caráter 98; estado 2). Quando a largura da metade proximal em relação à metade distal é máxima (estado 0), a tíbia se assemelha a um triângulo. Nos outros dois estados, a metade distal é nitidamente projetada em sentido posterior. Nestes casos, a tíbia não assume uma forma facilmente caracterizável.

Para delimitação dos valores de referência, as larguras foram tomadas nos seguintes pontos: (i) na altura da extremidade apical? da fenda tibial (área mais larga da metade proximal), e (ii) na margem distal da tíbia (área mais larga da metade distal).

100. Tíbia posterior, superfície anterior, formato:

(0) convexo

(1) côncavo

(2) plano

(3) deformado

Com exceção de *A. caerulea*, a margem anterior da tíbia posterior em Euglossina é muito ampla, expandida no eixo longitudinal e formando uma superfície anterior. Esta superfície se desloca ligeiramente em sentido interno; por este motivo, o melhor ângulo de observação deste caráter é em vista oblíqua.

101. Tíbia posterior, depressão posterior:

(0) ausente

(1) presente

A depressão da tíbia posterior é mais um exemplo de estrutura presente em todas as euglossinas, mas ausente em qualquer outro grupo de abelhas.

102. Tíbia posterior, depressão posterior, desenvolvimento:

(0) não alcançando a margem distal

(1) alcançando a margem distal

Em *Euglossa*, a depressão posterior, mesmo quando longa, nunca alcança a margem distal da tibia. Nos outros gêneros de Euglossina, exceto *A. caerulea*, a depressão é normalmente longa e sempre alcança a margem distal da tibia.

103. Tibia posterior, franja de pelos pós-glandular, comprimento:

(0) muito curta ($< 0,5$ x o diâmetro do ocelo médio)

(1) curta (= 1,0–2,0 x o diâmetro do ocelo médio)

(2) longa ($> 3,0$ x o diâmetro do ocelo médio)

104. Tibia posterior, canto póstero-distal, projeção pontiaguda:

(0) ausente

(1) presente

Em *Eulaema* e *Eufriesea*, a margem posterior da tibia posterior se projeta além da margem distal, formando uma estrutura semelhante a um dente. Nas outras euglossinas, as margens posterior e distal se encontram em uma curva suave, sem formação de projeção.

105. Tibia posterior, superfície interna, canto ântero-distal, depressão:

(0) ausente

(1) presente

A superfície interna da tibia posterior de algumas espécies de *Euglossa* (por exemplo, *Eg. laevicineta*) apresenta uma depressão bastante conspícua, localizada no canto ântero- distal. Esta depressão pode ser, em alguns casos, muito difícil de ser visualizada, devido à presença de pilosidade muito densa (ver caráter 106). *Euglossa melanotricha* também possui uma depressão na superfície interna da tibia média. Entretanto, esta depressão é muito mais profunda, mais extensa, além de ocupar posição diferente (região central). Por estas razões, a depressão de *Eg. melanotricha* não foi incluída na presente série de transformações (estado 0). É possível que Faria Jr. & Melo (2007) tenham associado o nome *Eg. bursigera* a uma entidade biológica distinta daquela considerada aqui, já que a tibia posterior da espécie examinada aqui não é deprimida, como afirmado por aqueles autores.

106. Tibia posterior, superfície interna, canto ântero-distal, pilosidade:

(0) inconspícua

(1) esparsa

(2) densa

(3) muito densa

A pilosidade da superfície interna da tíbia posterior, aparentemente, constitui um complexo de caracteres independentes. Para garantir que apenas regiões homólogas estivessem sendo comparadas, apenas a pilosidade do canto ântero-distal foi explorada aqui.

107. Tíbia posterior, superfície interna, canto ântero-distal, protuberância:

(0) ausente

(1) presente

A maior parte das espécies em *Euglossa* possui uma protuberância no canto ântero-distal interno da tíbia posterior, próximo à inserção dos esporões. Esta protuberância apresenta grande variação interespecífica (ver caracteres 108 e 109).

108. Tíbia posterior, superfície interna, canto ântero-distal, protuberância, forma da base:

(0) alongada

(1) circular

Este caráter só se aplica aos terminais que possuem uma protuberância na superfície interna da tíbia posterior (caráter 107; estado 1). Esta protuberância pode ser alongada, ou, aproximadamente circular. Quando alongada, a protuberância se restringe à margem adjacente à inserção do basitarso. Quando circular, entretanto, a protuberância ocupa, além da margem distal, parte do integumento adjacente.

109. Tíbia posterior, superfície interna, canto ântero-distal, protuberância alongada:

(0) muito reduzida

(1) pequena

(2) ampla

Apenas as espécies que possuem uma protuberância alongada (caráter 107, estado 1; caráter 108, estado 0) se adequam ao presente caráter. A protuberância “muito reduzida” é uma ligeira elevação da margem distal. Este estado poder ser difícil de ser diagnosticado. Em uma “protuberância pequena”, a margem ergue-se ligeiramente mais, assim como uma estreita faixa de integumento da superfície interna. Quando “ampla”, por sua vez, a margem ergue-se fortemente, incluindo uma área consideravelmente maior da superfície interna.

110. T2, disco, pontuação, densidade:

- (0) esparsíssima (eep $\geq 2,0$ x o dp)
- (1) muito esparsa (eep igual a 1,0–1,5 x o dp)
- (2) densa (eep igual a 0,5 x o dp)
- (3) muito densa (eep muito reduzidos)
- (4) densíssima (eep representado pelas paredes dos pontos, com alguma sobreposição entre os pontos)

Os pontos do T2 abrem-se obliquamente (em certas espécies de forma mais acentuada) em relação ao plano do integumento. Para que o espaço entre os pontos e o diâmetro dos mesmos possam ser corretamente mensurados é necessário observar o T2 em uma vista pósterio-dorsal oblíqua.

111. T5–T7, pilosidade muito longa:

- (0) ausente
- (1) presente

Mesmo quando inconspícua (como ocorre em *Exaerete* e *A. caerulea*), a pilosidade de T5–T7 é normalmente mais longa e densa que a dos outros tergos metassomáticos. Na maioria das espécies, esta diferença é pequena (estado 0). Entretanto, em alguns grupos, a pilosidade de T5–T7 é distintamente mais longa e densa, sendo esta diferença visível em olho nu (estado 1).

112. E2, par de tufos (Figura 23):

- (0) ausente (Figura 23A)
- (1) presente (Figura 23B, 23C, 23D)

A presença de um par de tufos no E2 é uma característica exclusiva de *Euglossa*. Em *Eg. occidentalis* e *Eg. imperialis*, os tufos são grandes e densos. Por outro lado, em *Eg. pepei* e *Eg. parvula*, eles são muito reduzidos, representados apenas por um acúmulo de poucos pelos moderadamente longos. A ornamentação do integumento onde estão localizados os tufos é igualmente variável, e, por isto, informativo à taxonomia e à sistemática de Euglossina (ver caracteres 113, 114 e 115).

113. E2, região dos tufos esternais, modificação no integumento (Figura 23):

- (0) ausente (Figura 23B)
- (1) presente (Figuras 23C, 23D)

Este caráter só se aplica àquelas espécies que possuem um par de tufos do E2 (caráter 112; estado 1). Estas estruturas podem estar localizadas sobre um integumento plano,

não modificado (estado 0) ou em uma região deprimida ou fendida (estado 1; ver, também, caracteres 114 e 115).

114. E2, região dos tufos, modificação no integumento, forma (Figura 23):

(0) sobre depressões ovais (Figura 23C)

(1) sobre e dentro de fendas (Figura 23D)

Para que este caráter se aplique a uma determinada espécie, é necessário que a mesma possua um par de tufos em E2 localizado sobre um integumento modificado (caráter 112, estado 1; caráter 113; estado 1). Ainda que os tufos estejam localizados dentro da fenda, os tufos do E2 de *Eg. lugubris*, *Eg. piliventris* e *Eg. tiputini* se concentram posteriormente à ela.

115. E2, região dos tufos, fenda, forma:

(0) estreita e rasa ($< 1,5$ x o diâmetro do ocelo médio)

(1) estreita e profunda ($< 1,5$ x o diâmetro do ocelo médio)

(2) larga e profunda ($> 2,5$ x o diâmetro do ocelo médio; Figura 23D)

O presente caráter é aplicável, apenas, às espécies cujos tufos do E2 se localizam dentro ou sobre fendas altas (caráter 112, estado 1; caráter 113, estado 1; caráter 114, estado 1). Em uma fenda rasa (autapomorfia de *Eg. bazinga*), o fundo é visível, o que não ocorre quando ela é profunda. A observação da profundidade só é possível em vista posterior da superfície ventral do metassoma. É importante ressaltar, entretanto, que é necessário remover parte da pilosidade (com o auxílio de um estilete ou alfinete entomológico) para que a profundidade da fenda possa ser diagnosticada. O diâmetro da fenda (ou o comprimento da sua abertura) também pode ser entendido como a distância entre o par de tufos. Quando a fenda é larga, a distância entre os tufos é, necessariamente, curta; e vice-versa.

116. E2, margem distal, forma:

(0) plana

(1) biconvexa

A margem distal biconvexa do E2 é uma característica exclusiva de *Euglossa*. Em algumas espécies, a margem é amplamente biconvexa, em outras, as convexidades são relativamente discretas.

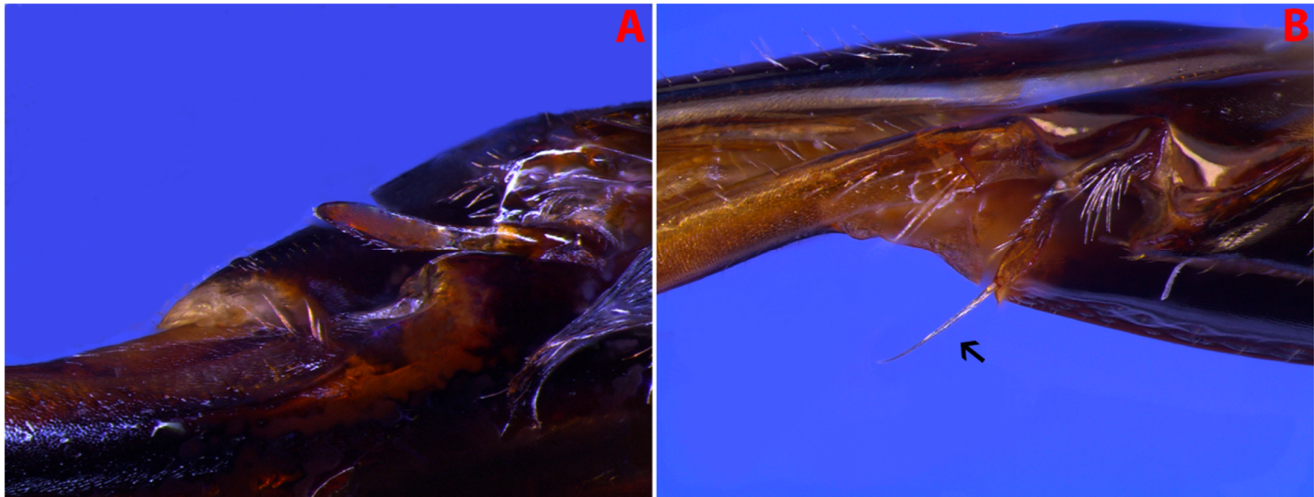


Figura 1. Vista lateral do aparelho bucal enfatizando a região basal da maxila. (A) Palpômero maxilar distal sem cerda longa em *A. caerulea*. (B) Palpômero maxilar com cerda longa em *Eg. solangeae* (seta preta).

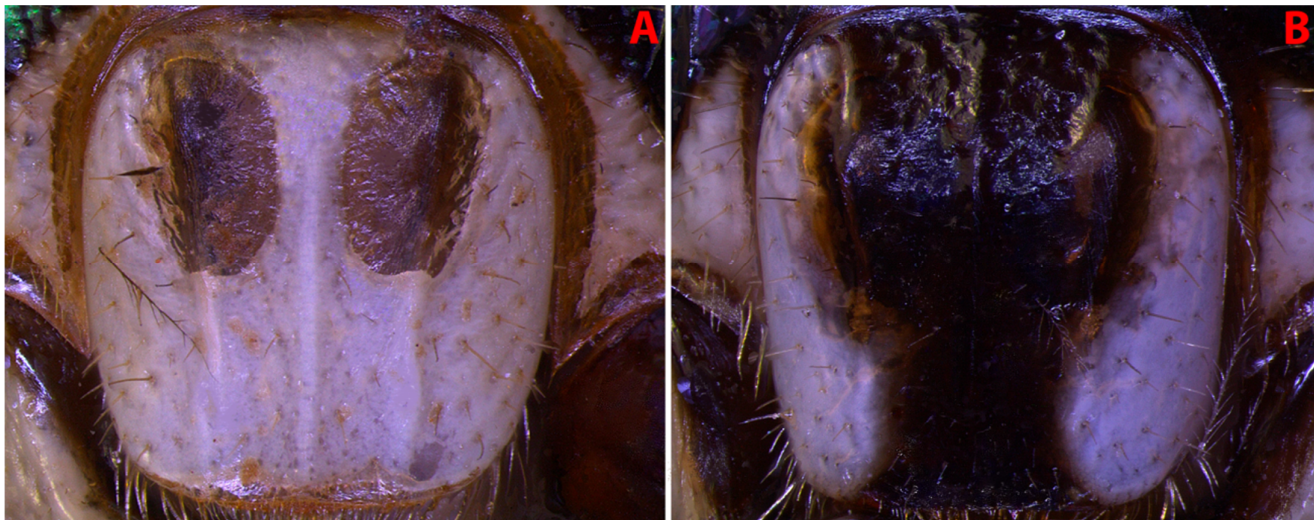


Figura 2. Vista frontal do labro. (A) Labro sem faixa longitudinal negra em *Eg. ignita*. (B) Faixa negra presente em *Eg. lugubris*.

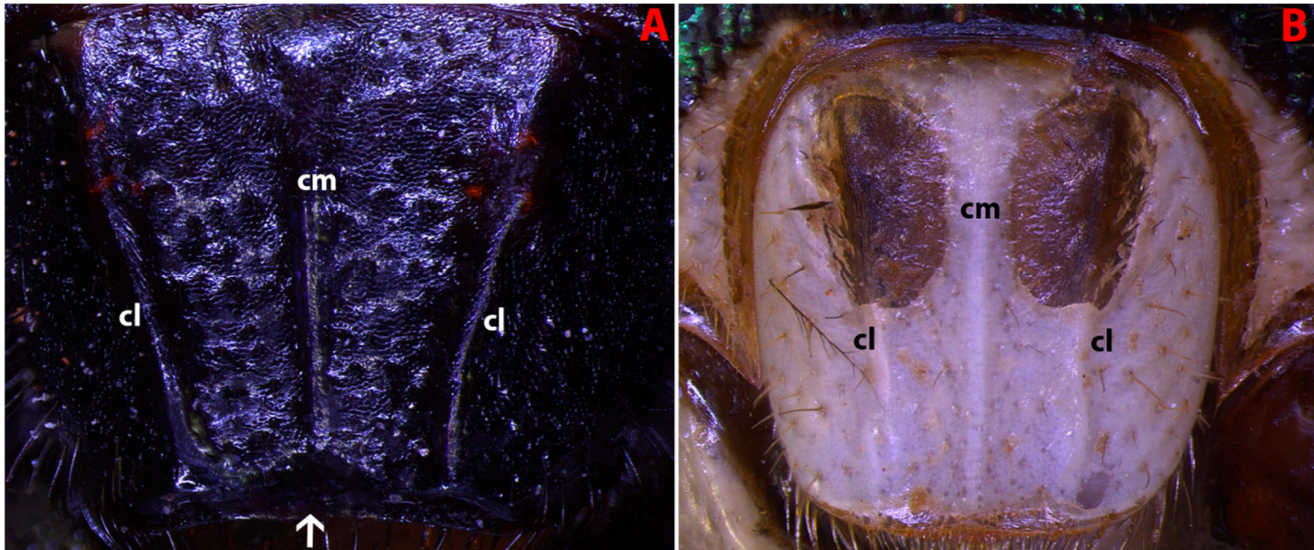


Figura 3. Vista frontal do labro. (A) Par de áreas circulares despigmentadas ausente em *El. nigrita*. Margem apical do labro formando um rebordo ou degrau (seta branca). (B) Par de áreas despigmentadas presente em *Eg. allosticta*., Margem apical não forma rebordo. cm= carena mediana; cl= carena lateral.

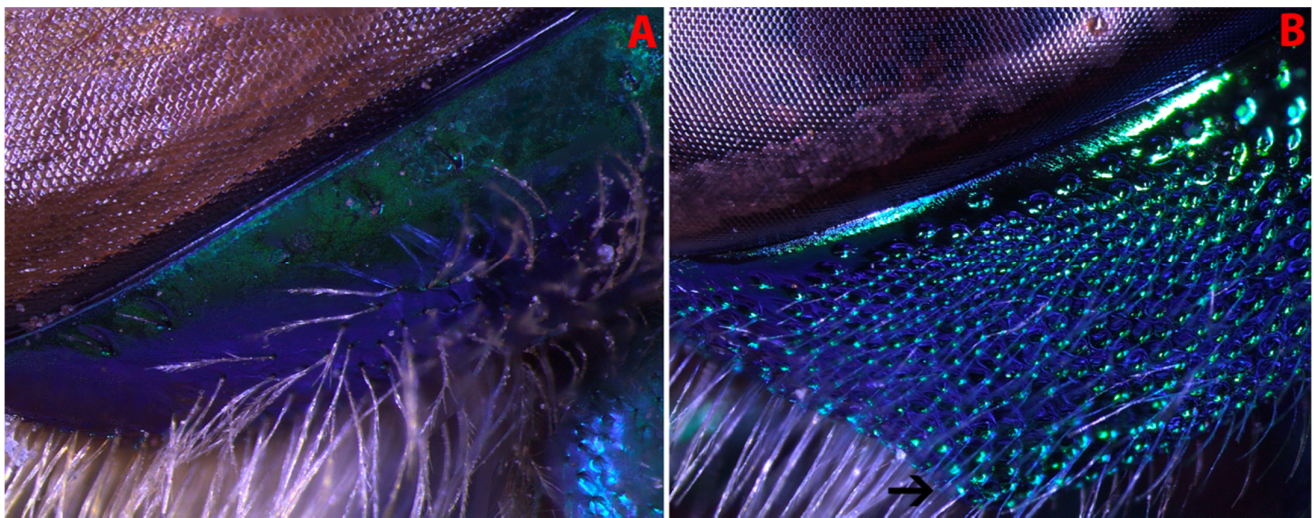


Figura 4. Vista lateral da cabeça focando a região genal. (A) Gena sem projeção ventral em *Eg. piliventris*. (B) Gena ventralmente projetada em *Ex. frontalis* (seta preta).

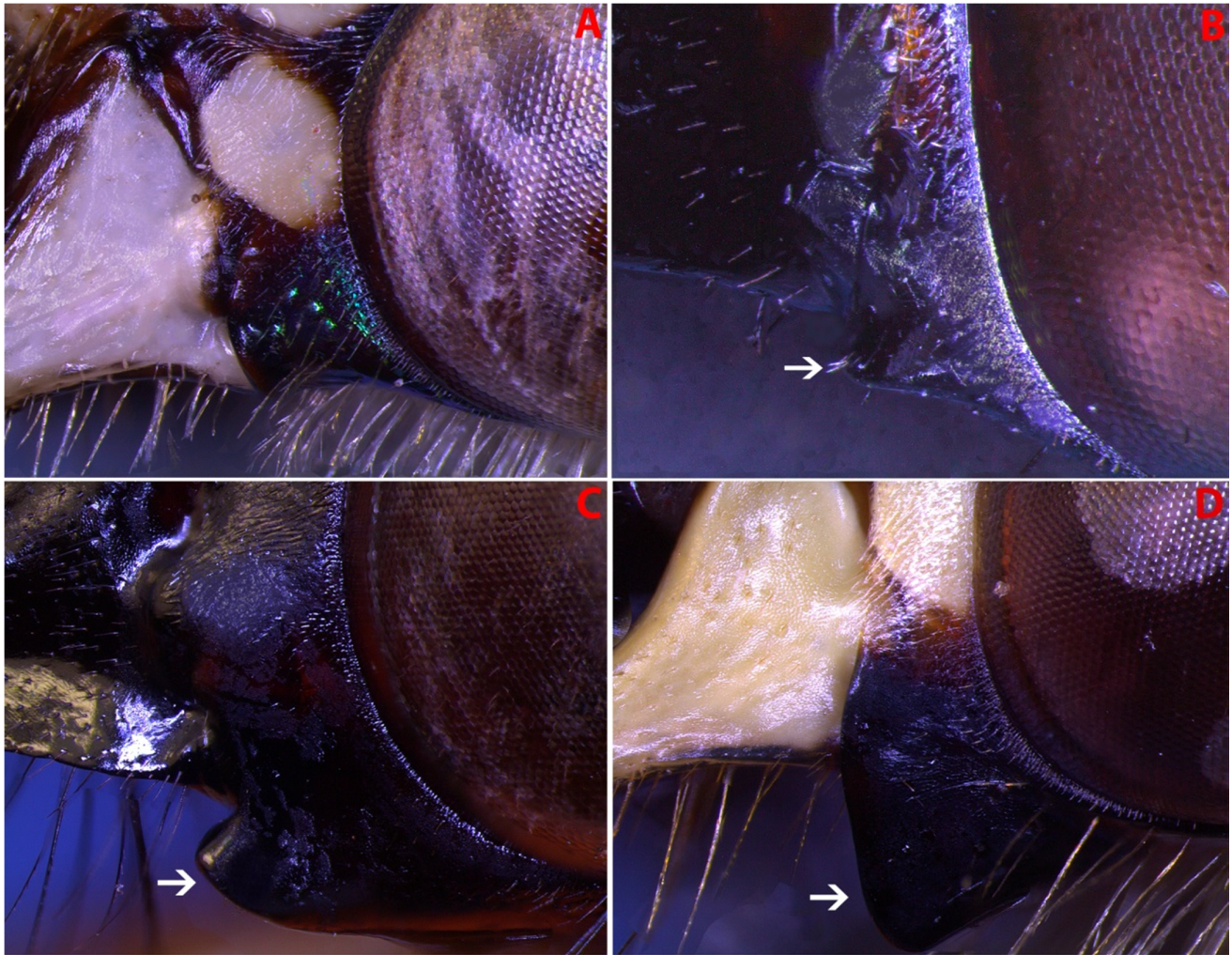


Figura 5. Vista lateral da cabeça destacando a área malar. (A) Área malar sem projeção ventral em *Eg. lugubris*. (B) Área malar com uma projeção ventral pequena em *Ef. nordestina* (seta branca). (C) Área malar com uma projeção ventral grande (seta branca). (D) Área malar com uma projeção ventral enorme em *Eg. intersecta* (seta branca).

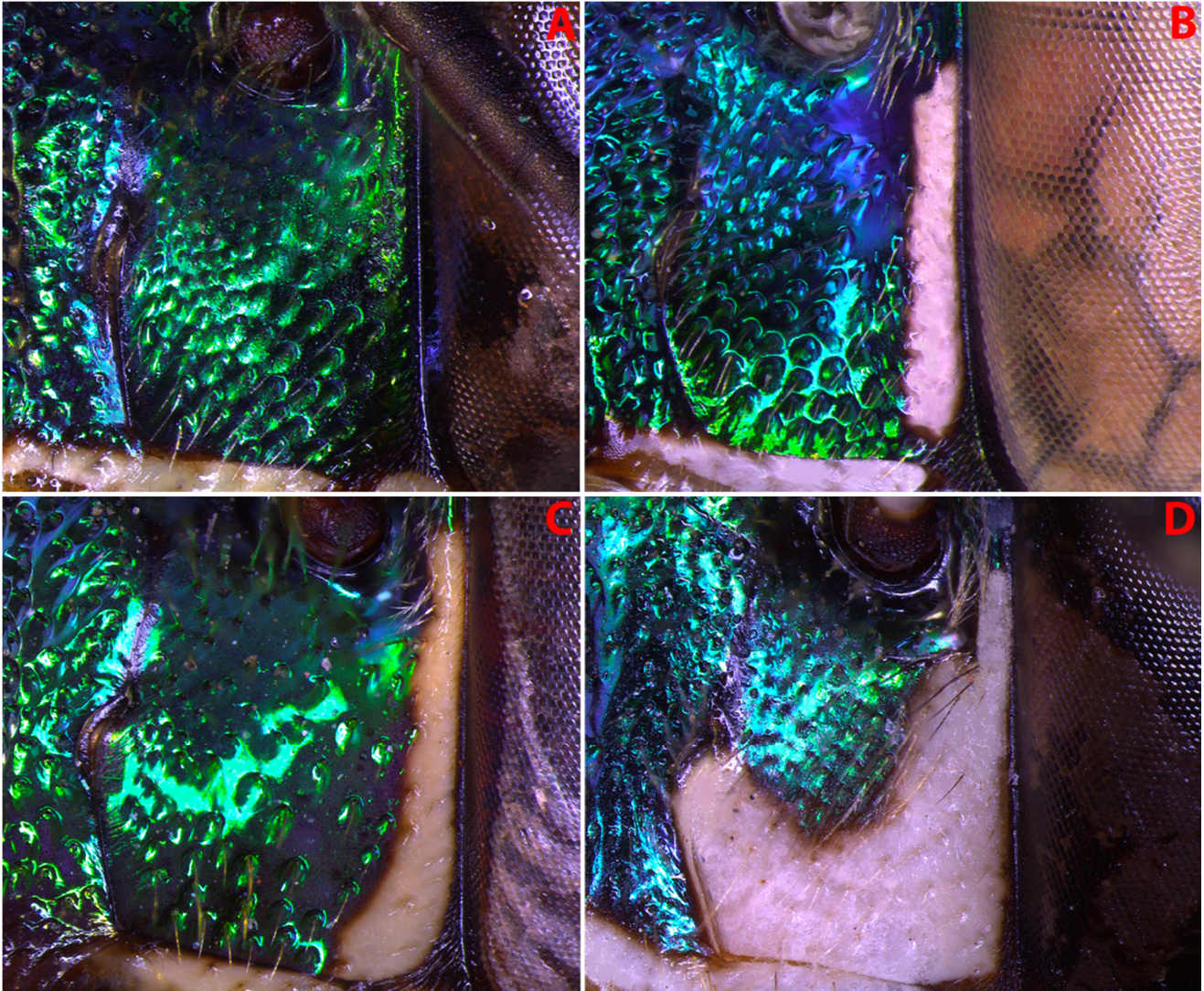


Figura 6. Vista oblíqua da cabeça destacando a mancha esbranquiçada e sua posição na área parocular. (A) Área parocular sem mancha em *Eg. viridifrons*. (B) Mancha com largura aproximadamente uniforme em *Eg. modestior*. (C) Mancha mais larga em sua extremidade inferior em *Eg. lugubris*. (D) Mancha extremamente mais larga em sua extremidade inferior em *Eg. cyanochlora*.

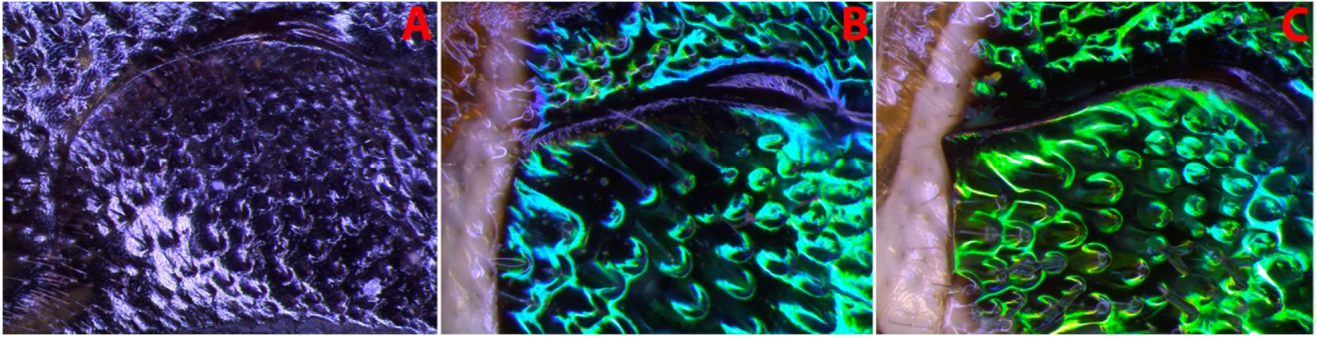


Figura 7. Vista lateral da cabeça focando o lobo parocular. (A) Lobo amplamente arredondado parocular em *El. athleticana*. (B) Lobo parocular ligeiramente arredondado em *Eg. truncata*. (C) Lobo parocular angulado em *Eg. imperialis*, levemente projetado em sentido inferior.

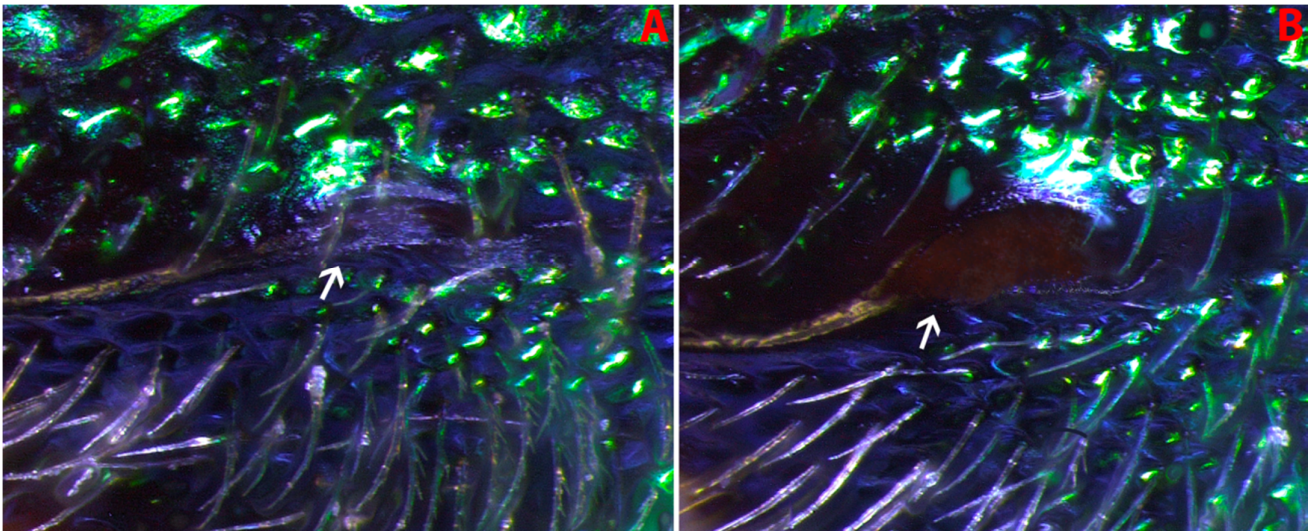


Figura 8. Vista oblíqua da cabeça com grande aumento na fossa tentorial esquerda. (A) Sulco tentorial estreito em *Eg. augaspis* (seta branca). (B) Sulco tentorial amplo em *Eg. laevicincta* (seta branca).

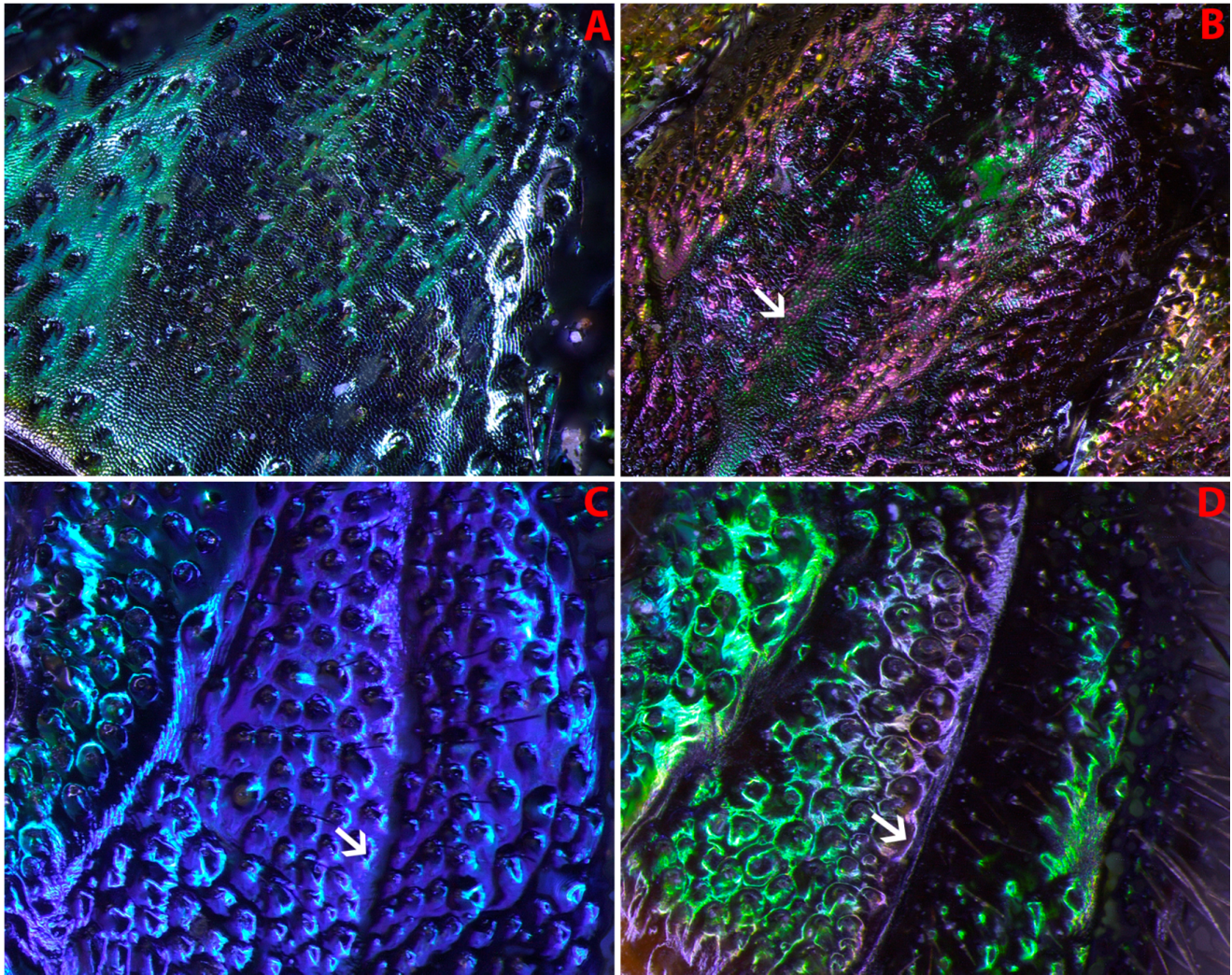


Figura 9. Vista oblíqua do disco do clípeo ilustrando a faixa longitudinal mediana. (A) Faixa não erguida em *A. caerulea*. (B) Faixa levemente intumescida em *Ef. nordestina* (seta branca). (C) Faixa formando carena baixa em *Eg. melanotricha* (seta branca). (D) Faixa formando quilha alta em *Eg. oleoluscens* (seta branca).

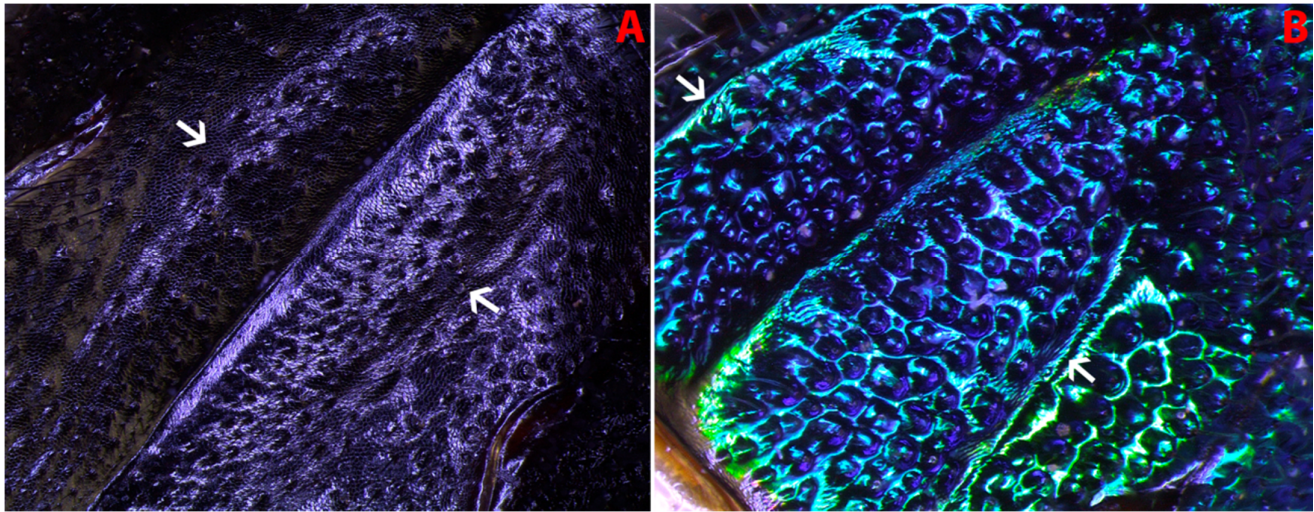


Figura 10. Visão oblíqua da cabeça enfatizando a região discal do clipeo. (A) Área deprimida do clipeo estreita em *El. athleticana*, separada das regiões laterais verticais por transição suave e arredondada (seta branca). (B) Área deprimida ampla em *Eg. heterosticta*, ocupando toda região frontal do clipeo e separada das regiões laterais verticais por transição abrupta e carenada (seta branca).

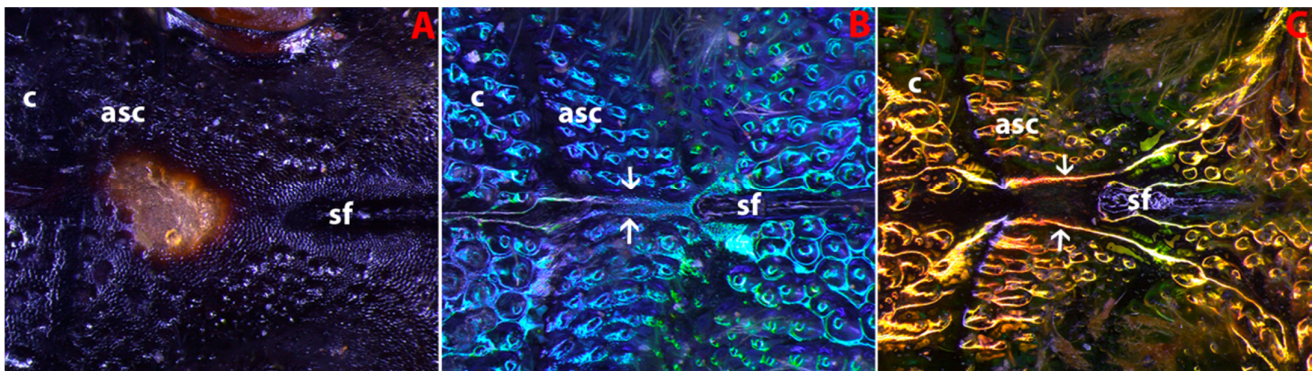


Figura 11. Vista frontal da cabeça com destaque para a área supra-clipeal. (A) Em *El. nigrita*, área supra-clipeal sem crista. (B) Área supra-clipeal com crista delgada em *Eg. solangeae* (largura da crista delimitada pelas setas brancas). (C) Área supra-clipeal com crista larga em *Eg. intersecta* (largura da crista delimitada pelas setas brancas). asc= área supra-clipeal; c= clipeo; sf= sulco frontal.

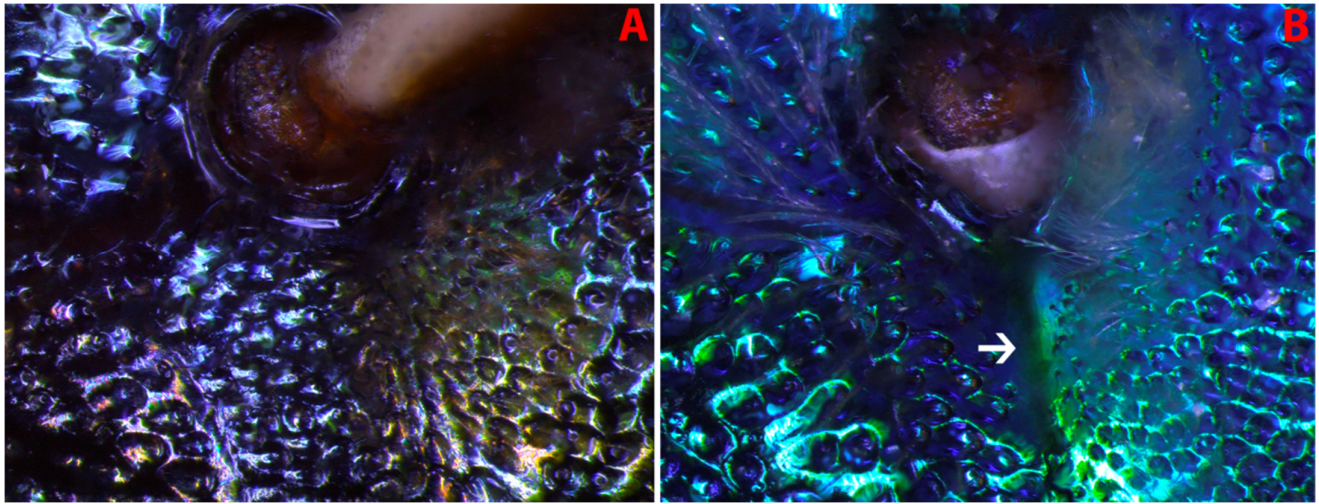


Figura 12. Vista frontal da cabeça destacando a região alveolar direita. (A) Área despontuada intra-alveolar ausente em *Eg. decorata*. (B) Área despontuada presente em *Eg. modestior* (seta branca).

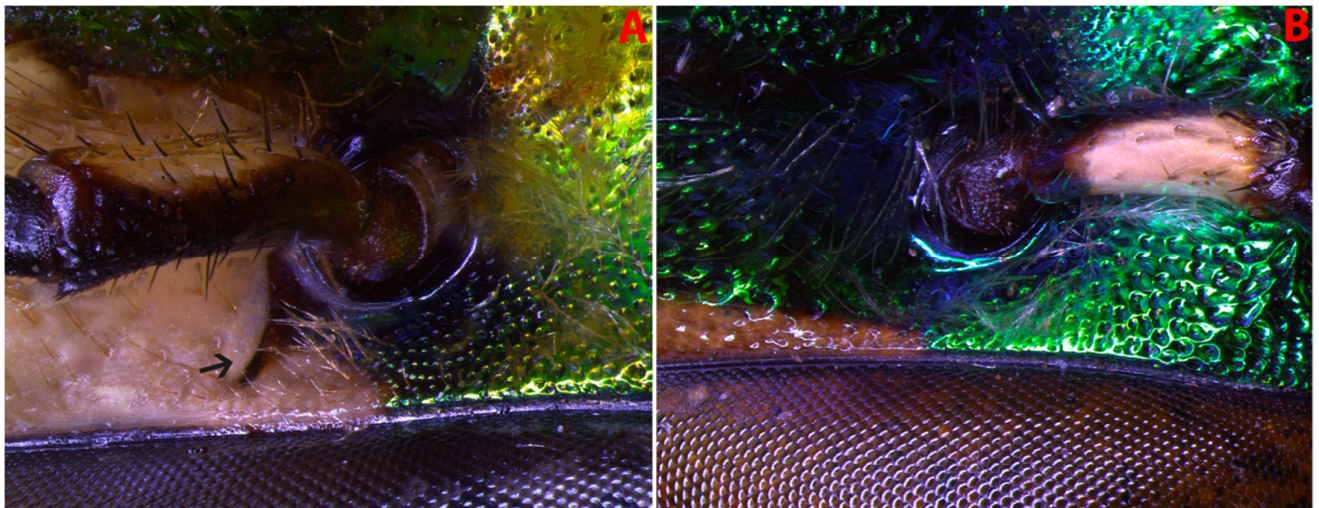


Figura 13. Vista frontal da cabeça destacando a região alveolar esquerda. (A) Faixa negra presente na margem inferior do alvéolo antenal em *Eg. intersecta* (seta preta). (B) Faixa negra ausente em *Eg. juremae*.

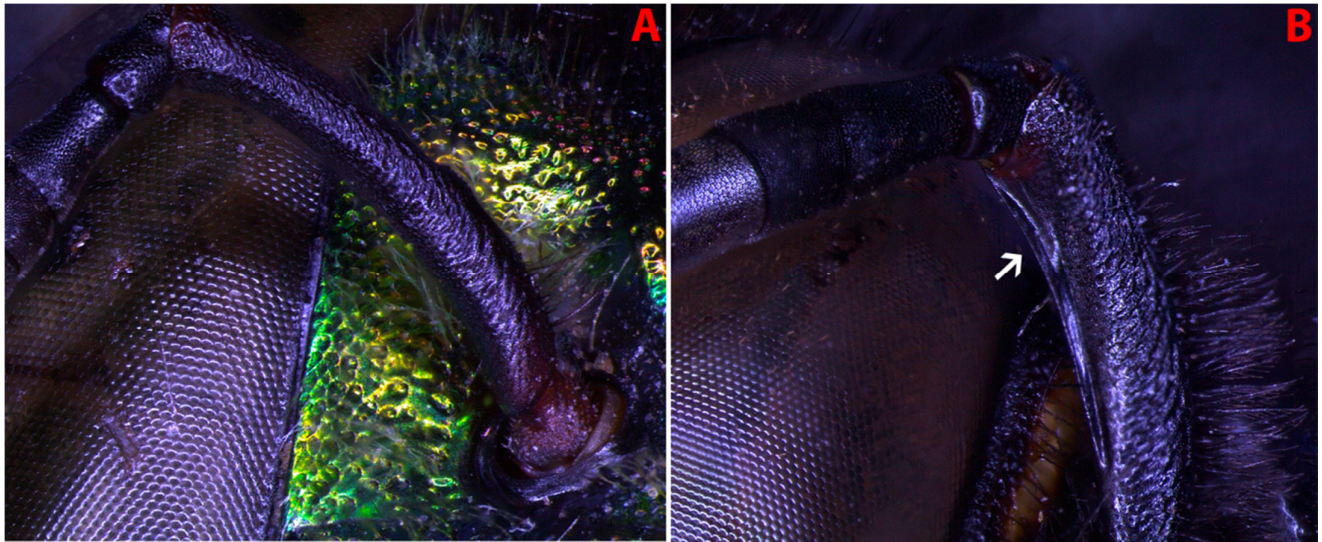


Figura 14. Vista oblíqua da cabeça com ênfase no escapo. (A) Superfície ventral do escapo sem quilha em *Ef. nigrohirta*. (B) Superfície ventral do escapo de *El. nigrita* apresentando quilha longitudinal longa (seta branca).

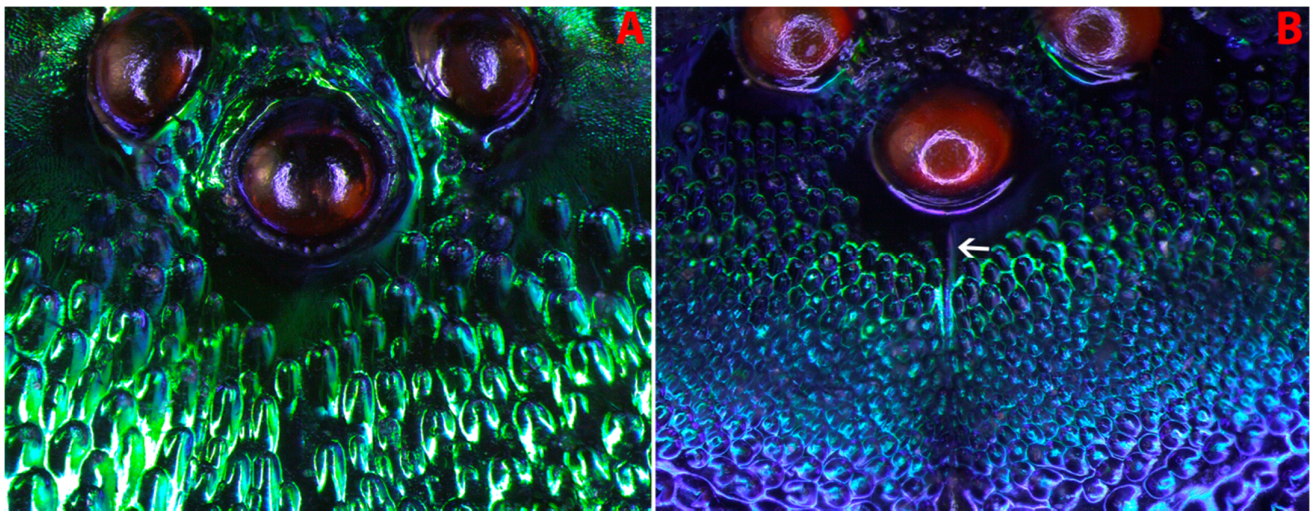


Figura 15. Vista ântero-dorsal da cabeça destacando a frente. (A) Metade superior da linha frontal ausente em *Ex. smaragdina*. (B) Linha frontal completa em *Eg. ioprosopa* (seta branca).

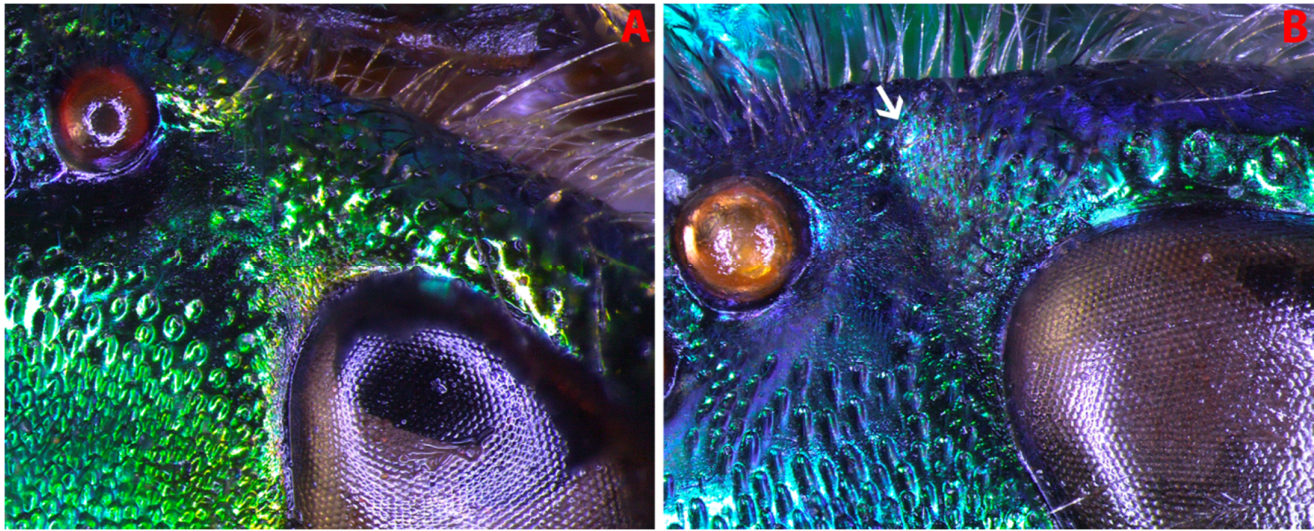


Figura 16. Vista dorso-oblíqua da cabeça destacando o vértice. (A) Espaço ocelo-orbital sem reentrância em *Eg. gorgonensis*. (B) Espaço ocelo-orbital apresentando reentrância profunda em *Eg. roubiki* (seta branca).

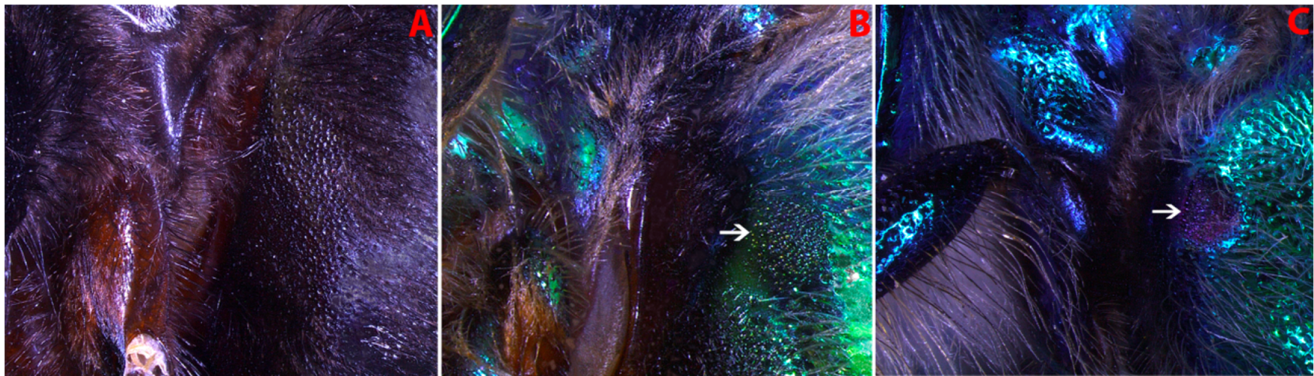


Figura 17. Vista ântero-lateral do mesossoma destacando a região omaular. (A) Região omaular sem região circular diferenciada em *El. athleticana*. (B) Região omaular apresentando área circular diferenciada em *Eg. chalybeata* (seta branca). (C) Região omaular com área circular diferenciada nitidamente deprimida em *Eg. rugilabris* (seta branca).

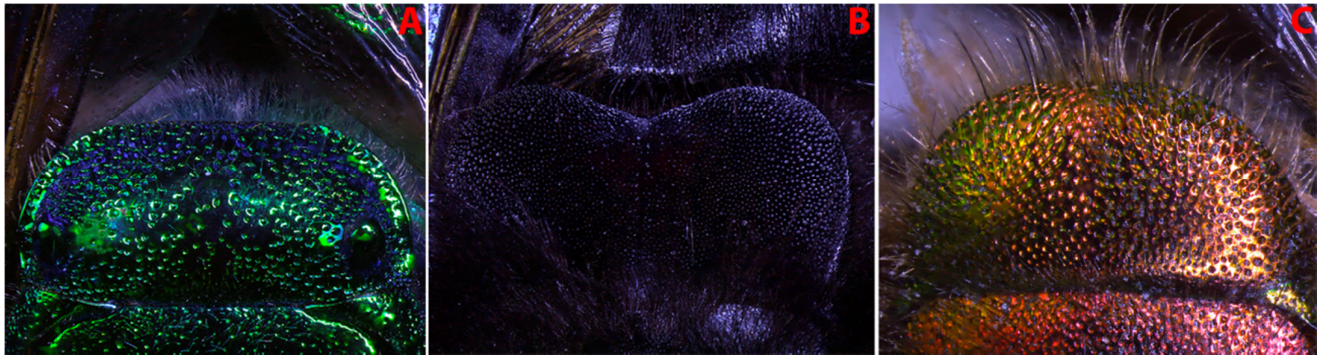


Figura 18. Vista ântero-dorsal do escutelo. (A) Margem posterior do escutelo truncada em *Ex. frontalis*. (B) Margem posterior emarginada em *El. nigrita*. (C) Margem posterior arredondada em *Eg. gorgonensis*.

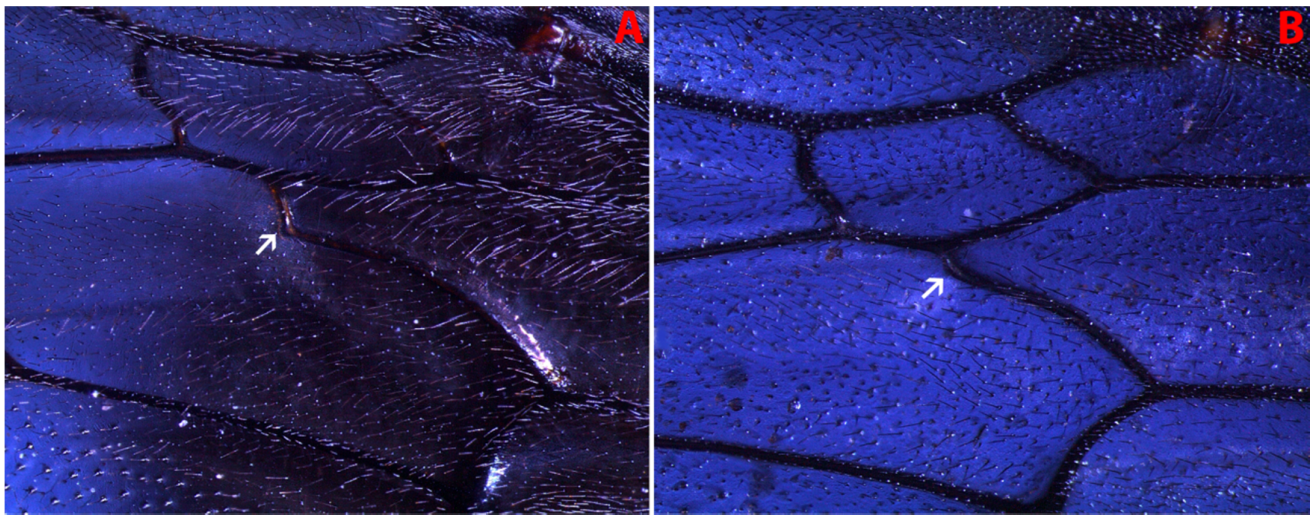


Figura 19. Vista interna da asa anterior esquerda. (A) Veia m-cu formando um ângulo obtuso próximo ao encontro com a 2^a célula submarginal em *Ef. nigrohirta* (seta branca). (B) Veia m-cu fazendo curva suave (sem formação de ângulo) próximo ao encontro com a 2^a célula submarginal em *Eg. allosticta* (seta branca).



Figura 20. Vista externa do basitarso médio esquerdo. (A) Basitarso médio sem qualquer projeção em *B. brasilienses*. (B) Basitarso médio biconvexo em *Eg. intersecta*, com dois lobos projetados em sentido posterior. ld= lobo distal; lp= lobo proximal.



Figura 21. Vista externa da tíbia média direita ilustrando a área aveludada e o(s) coxim(ns). (A) Área aveludada recobrendo apenas parcialmente a superfície externa da tíbia média em *El. nigrita* (seta branca indica área não recoberta). (B) Área aveludada ocupando totalmente a superfície externa em *Eg. heterosticta*.

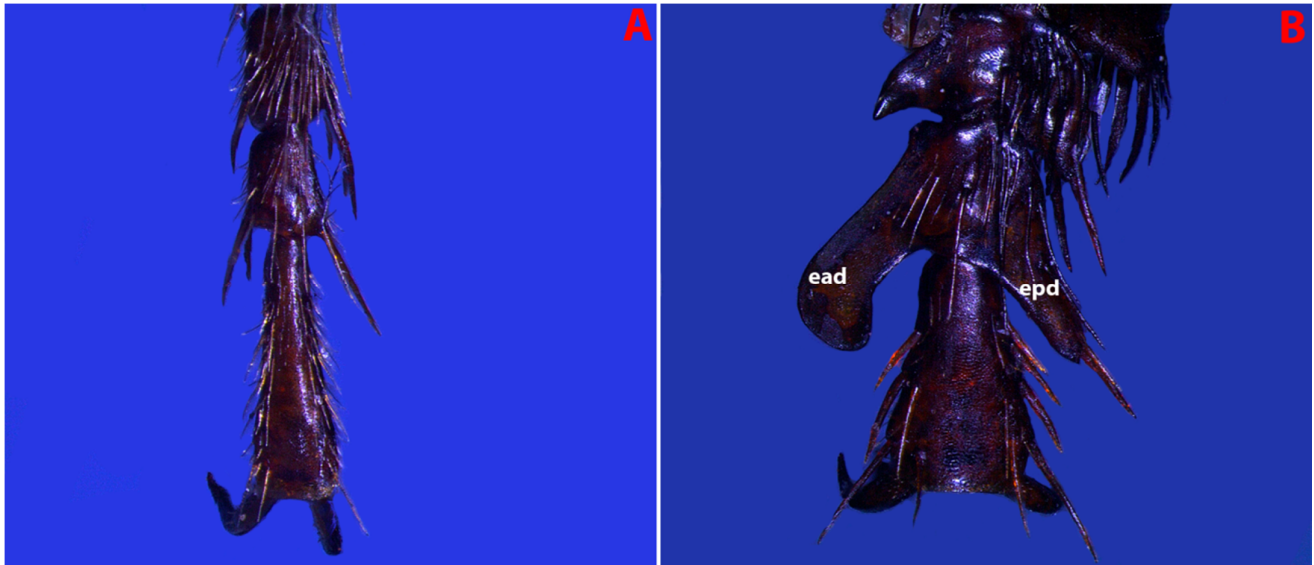


Figura 22. Vista externa da perna média esquerda ilustrando os tarsômeros distais. (A) 4º tarsômero médio sem expansões ântero e pósteros distais em *Eg. decorata*. (B) 4º tarsômero médio apresentando expansões ântero e pósteros distais em *Eg. intersecta*. ead= expansão ântero-distal; epd= expansão pósteros-distal.

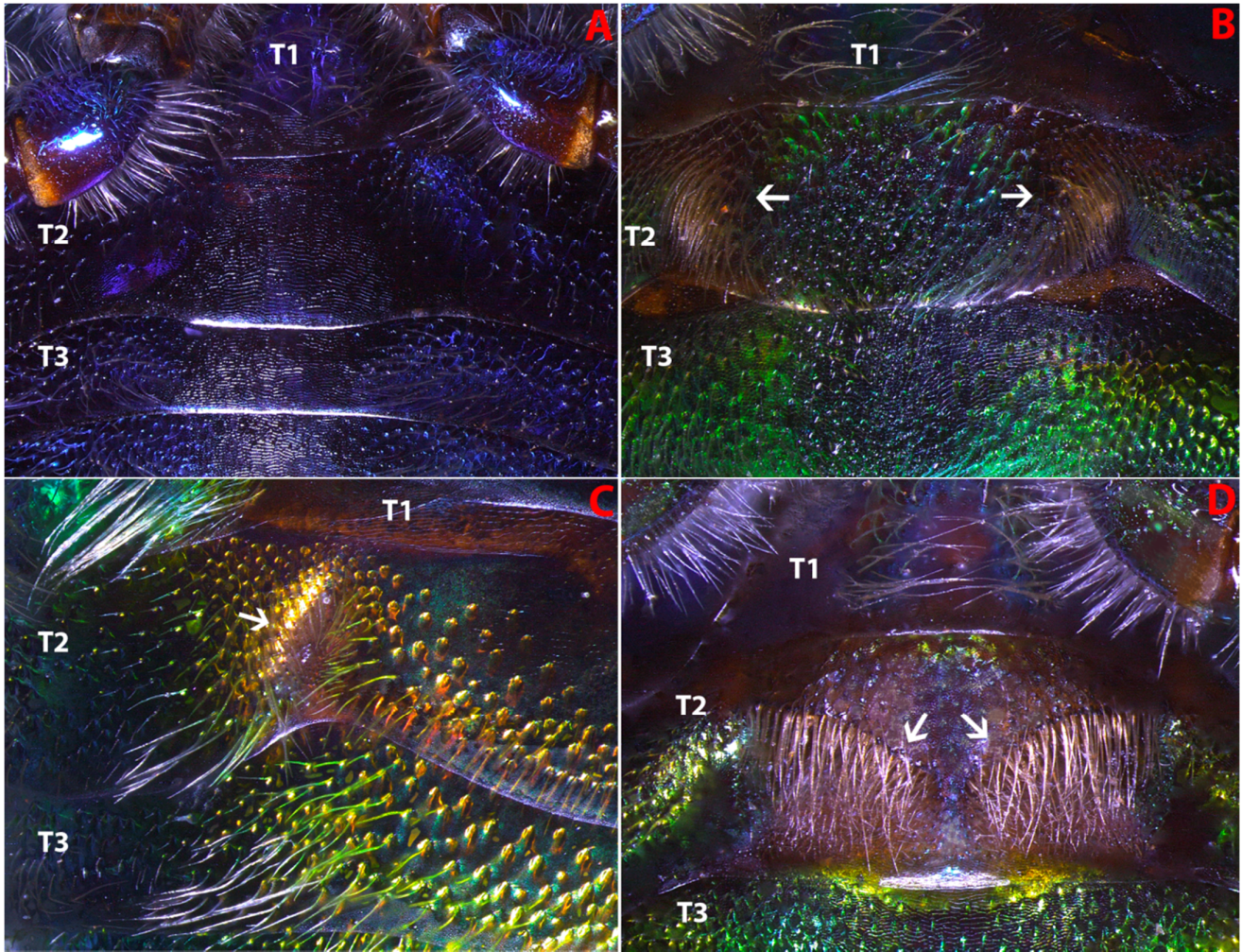


Figura 23. Foto ventral do metassoma destacando E1–E3. (A) E2 sem tufos em *Eg. rufipes*. (B) E2 apresentando par de tufos em *Eg. truncata* (setas brancas). (C) E2 com par de tufos (apenas o tufo direito mostrado) localizados sobre depressões ovaladas (seta branca). Para realização da fotografia, parte do tufo foi removida. (D) E2 com par de tufos localizados dentro e sobre fendas diagonais abertas (seta branca). E1= esterno 1; E2= esterno 2; E3= esterno 3.

4.1.2. Caracteres contínuos

Os intervalos numéricos (estados dos caracteres) calculados para cada um dos terminais estão disponíveis no Apêndice 4.

I. Labro:

Razão entre o comprimento e a largura do labro.

II. Mancha translúcida do labro:

Razão entre o comprimento máximo e o diâmetro máximo da mancha translúcida. Este caractere só é aplicável às espécies de *Euglossa*, já que o par de manchas translúcidas está ausente nos grupos externos.

III Área malar:

Razão entre o comprimento da área malar e o diâmetro do ocelo anterior. O comprimento da área malar foi tomado como a menor distância entre o ponto médio da articulação posterior da mandíbula e a margem inferior do olho composto.

IV. Mancha parocular branco-marfim:

A largura da mancha parocular foi tomada na altura da fossa tentorial. Este caractere foi calculado como a razão entre a variável anterior e o diâmetro do ocelo médio. Este caractere não se aplica às espécies dos grupos externos, já que a mancha parocular é ocorre apenas em espécies de *Euglossa*.

V. Sutura subantenal:

Razão entre o comprimento da sutura subantenal pelo diâmetro do ocelo médio. O comprimento daquela foi medido como a distância entre a margem inferior do alvéolo antenal e o ponto de encontro entre as suturas subantenal e epistomal. Não foi possível mensurar o presente caractere em *Eulaema*, já que suas espécies possuem a face totalmente negra, obscurecendo a sutura subantenal.

VI. F1:

Razão entre o comprimento e a largura apical de F1. Estas medidas foram tomadas na superfície ventral de F1.

VII. Distância interocelar:

Razão entre a distância interocelar e o diâmetro do ocelo anterior. A distância interocelar foi calculada como a distância entre as margens internas dos ocelos laterais.

VIII. Área pós-ocelar:

Razão entre o comprimento da área pós-ocelar e o diâmetro do ocelo médio. O comprimento da área pós-ocelar foi considerado como a distância entre a margem posterior do ocelo posterior e a margem occipital. O único espécime de *Eg. viridis* examinado encontrava-se com a margem occipital escondida pelo pronoto. Desta forma, não foi possível medir o comprimento da área pós-ocelar desta espécie.

IX. Escutelo:

Razão entre o comprimento e a largura máxima do escutelo.

X. Fenda da tíbia posterior:

Razão entre a largura da fenda e o diâmetro do ocelo posterior. A largura da fenda foi tomada como a distância entre o ponto de alargamento abrupto da fenda, na sua margem posterior, e o ponto, na margem anterior da fenda, que produz a menor largura possível. Este caractere não foi avaliado nos grupos externos, devido à dificuldade de se localizar a região homóloga em fendas com formas muito distintas.

4.2. Caracteres moleculares

Após os processos de alinhamento, edição e concatenação das sequências nucleotídicas, alcançou-se um total de 3322 pares de base. Os íntrons dos genes *Argk* (um íntron, ~133 pb) e *Ef1* (dois íntrons, ~423 pb) foram deliberadamente excluídos. Não foi constatada a presença de íntrons nas sequências do gene *Pol*. Cerca de 40% da matriz de dados foi representada por dados faltantes. Este alto valor se deve à inclusão, neste estudo, de terminais ausentes na amostragem de táxons realizada por Ramírez *et al.* (2010) (consultar seção 3.4.2). Se estes táxons não forem incluídos na operação, a proporção de dados faltantes é reduzida para 21%.

4.3. Relações filogenéticas

4.3.1. Parcimônia

As análises filogenéticas de parcimônia com evidência total foram conduzidas com 3448 caracteres, sendo 116 caracteres morfológicos discretos, dez caracteres morfológicos contínuos e 3322 caracteres moleculares.

Foram realizados oito tipos de análises de parcimônia: (i) morfologia, sem caracteres contínuos, sem pesagem de caracteres (Figura 24); (ii) morfologia, sem

caracteres contínuos, com pesagem implícita (Figura 25); (iii) morfologia, com caracteres contínuos, com pesagem implícita (Figura 26); (iv) molecular, sem pesagem de caracteres (Figura 27); (v) molecular, com pesagem implícita (Figura 28); (vi) concatenada, sem caracteres contínuos, com sem pesagem de caracteres (Figura 29); (vii) concatenada, sem caracteres contínuos, com pesagem implícita (Figura 30); e (viii) concatenada, com caracteres contínuos, com pesagem implícita (Figura 31). As estatísticas relacionadas às análises de parcimônia estão sumarizadas na Tabela 3. Os valores da constante de concavidade (k) empregados em cada uma das análises conduzidas com pesagem implícita estão listados na Tabela 4.

De forma geral, as análises de parcimônia resolveram a maior parte das relações filogenéticas entre os terminais (Tabela 3). Cada uma delas foi capaz de recuperar, pelo menos, 74% dos clados possíveis, alcançando uma média de cerca de 90% dos clados recuperados por análise. As estatísticas indicam que os caracteres contínuos foram importantes para ampliar a resolução das árvores—em ambas as análises, apenas uma tricotomia não foi resolvida. As árvores mais parcimoniosas obtidas nas análises de evidência total (2333) são bem mais longas que a soma dos comprimentos das árvores oriundas das análises de morfologia (475) e de DNA (1834), indicando conflito entre os dois conjuntos de caracteres. Esta constatação é reforçada pelos baixos valores dos índices de retenção calculados (Tabela 3).

4.3.2. Inferência Bayesiana

Para as análises de Inferência Bayesiana com evidência total, os caracteres morfológicos contínuos não foram incluídos, portanto, estas análises foram conduzidas com apenas 3438 caracteres.

Os modelos de evolução sugeridos pelo MrModeltest, e incorporados às análises no MrBayes foram: K80+I+ Γ (Argk), GTR+I+ Γ (CoI e Ef1) e HKY+G (Pol). A seleção foi baseada no critério *Akaike Information Criterion* (AIC). De acordo com Posada & Buckley (2004:804), os critérios AIC e *Bayesian Information Criterion* (BIC) são os mais adequados para a escolha do modelo de evolução molecular. Para os dados morfológicos, utilizou-se o modelo Mkv, uma adaptação do modelo Jukes-Cantor que desconsidera a existência de caracteres invariáveis e é capaz de interpretar mais de quatro estados de caráter (Lewis, 2001).

Foram realizados três tipos de análises de inferência bayesiana: (i) exclusivamente com os caracteres morfológicos (Figura 32); (ii) exclusivamente com

caracteres moleculares (Figura 33); e (iii) caracteres morfológicos e moleculares concatenados (Figura 34). As estatísticas de cada uma destas análises estão na Tabela 5. Os baixos valores do desvio padrão da média da frequência de bifurcações (DPMFB), obtidos para cada uma das três análises, sugerem que houve convergência entre as corridas. As verificações feitas no Tracer confirmaram que, de fato, estas corridas convergiram satisfatoriamente, e que as cadeias atingiram a estacionariedade. O tamanho efetivo das amostras (TEA) indica que as distribuições posteriores foram adequadamente amostradas.

Tabela 3. Estatísticas das análises filogenéticas conduzidas através de parcimônia. IC= índice de consistência; IR= índice de retenção; n/a= não se aplica.

Análise	Árvores mais parcimoniosas ¹	Comprimento	Clados ² (un.)	Clados ³ (%)	IC	IR
Morfologia s/ contínuos pesagem indiferenciada	48	475	50	92,6	0,389	0,731
Morfologia s/ contínuos pesagem implícita	11	n/a	46	85,2	n/a	n/a
Morfologia c/ contínuos pesagem implícita	11	n/a	53	98,1	n/a	n/a
DNA pesagem indiferenciada ⁴	8	1834	38	92,7	0,580	0,553
DNA pesagem implícita ⁴	11	n/a	40	97,5	n/a	n/a
Concatenada s/ contínuos pesagem indiferenciada	36	2333	44	81,5	0,535	0,613
Concatenada s/ contínuos pesagem implícita	11	n/a	40	74,1	n/a	n/a
Concatenada c/contínuos pesagem implícita	11	n/a	53	98,1	n/a	n/a

¹No caso das análises com pesagem implícita, 11 árvores de maior *fit* total foram sempre obtidas. Para esclarecimentos sobre o método empregado, consultar a seção 3.6.1.

²No consenso estrito.

³Razão entre o número de clados recuperados no consenso estrito e o número máximo de clados possível.

⁴Análise incluindo apenas 41 táxons.

Tabela 4. Lista dos 11 valores da constante de concavidade (k) empregados em cada uma das análises realizadas com paisagem implícita.

Valores de k					
	morfologia c/ contínuos	morfologia s/contínuos	DNA	concatenada s/ contínuos	concatenada c/ contínuos
1	1,568	1,605	0,724	0,882	0,882
2	1,840	1,884	0,850	1,035	1,035
3	2,165	2,217	0,999	1,218	1,218
4	2,558	2,619	1,181	1,439	1,439
5	3,043	3,116	1,405	1,712	1,712
6	3,658	3,746	1,689	2,057	2,057
7	4,462	4,569	2,060	2,509	2,509
8	5,558	5,691	2,566	3,126	3,126
9	7,141	7,313	3,297	4,017	4,017
10	9,629	9,861	4,445	5,416	5,416
11	14,108	14,447	6,513	7,935	7,935

Tabela 5. Estatísticas das análises de Inferência Bayesiana. DPMFB= desvio padrão da média da frequência de bifurcações; TEA= tamanho efetivo da amostra.

Análise	DPMFB	Média harmônica (ln)	TEA	Clados¹ (un.)	Clados² (%)
Morfologia	0,0048	-1995,89	10408,17	29	53,7
DNA³	0,0034	-13367,92	8157,91	33	82,5
Evidência total	0,0058	-15499,51	3726,12	44	81,5

¹No consenso de maioria.

²Razão entre o nº de clados recuperados no consenso de maioria e o nº máximo de clados possível.

³Análise incluindo apenas 41 táxons.

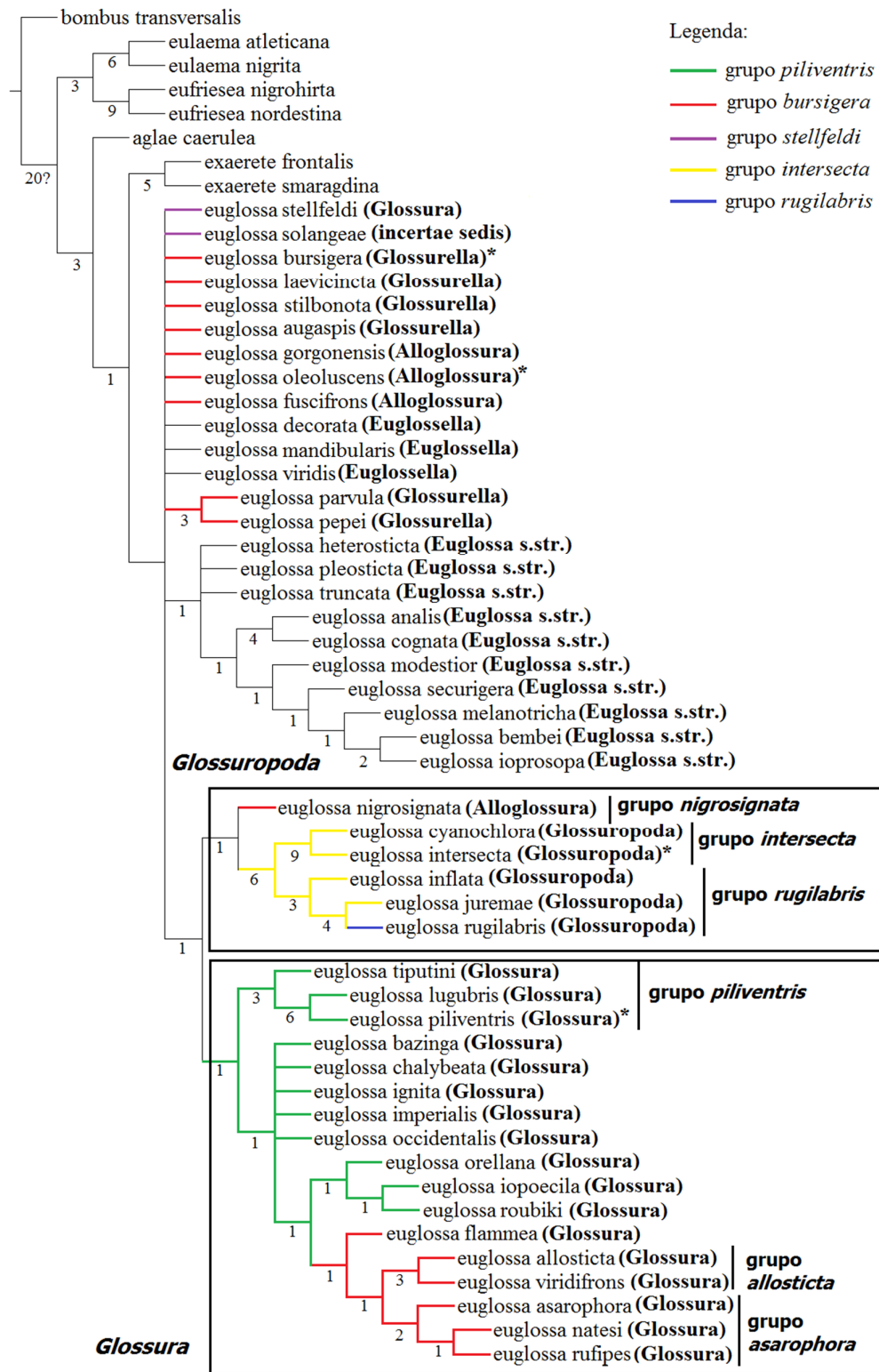


Figura 24. Consenso estrito das 48 árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise de morfologia (sem os caracteres contínuos) sem pesagem de caracteres. Valores abaixo dos ramos representam o suporte de Bremer para os clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (e.g. Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

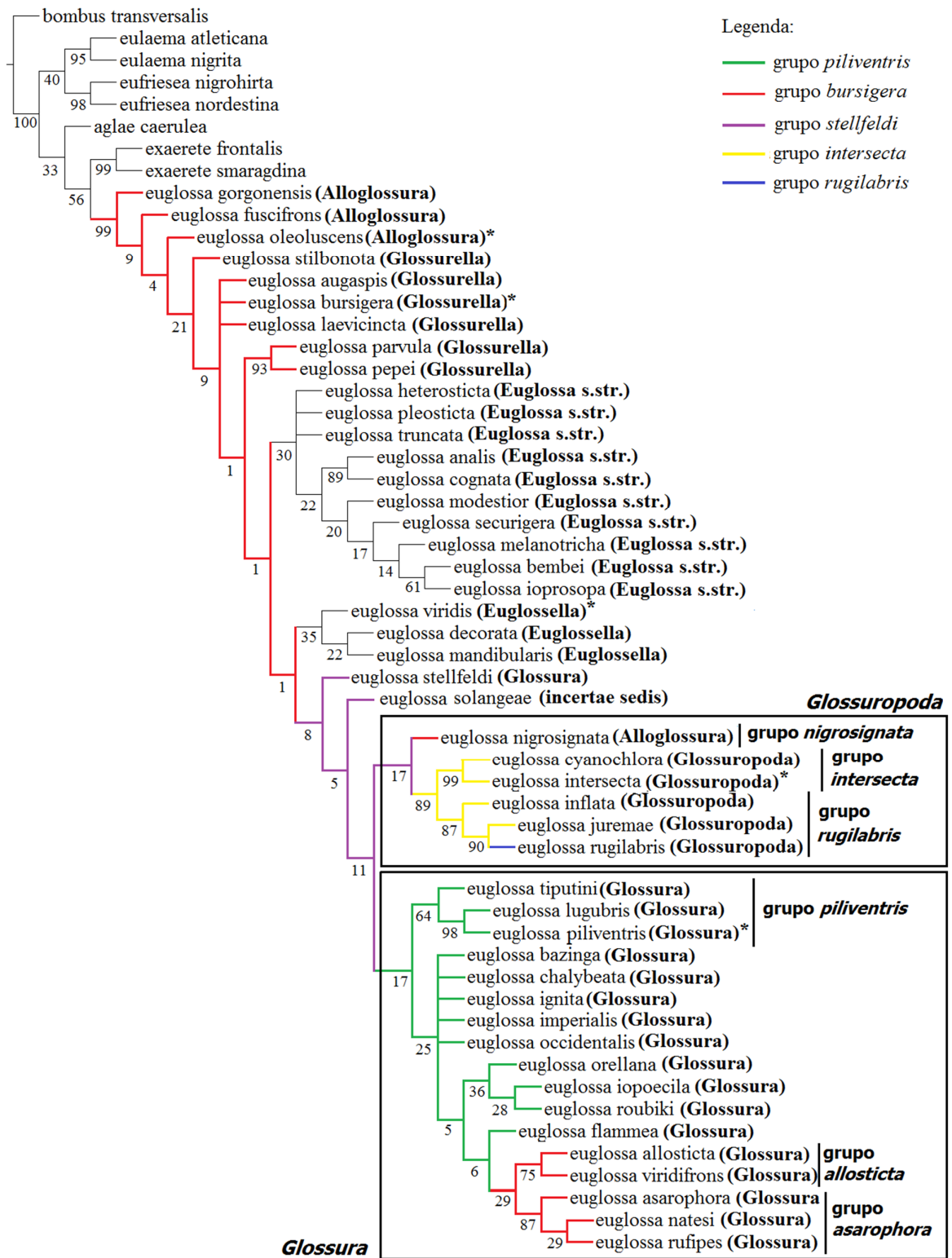


Figura 25. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia, com pesagem implícita, realizada exclusivamente com caracteres morfológicos (sem incluir os caracteres contínuos). Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

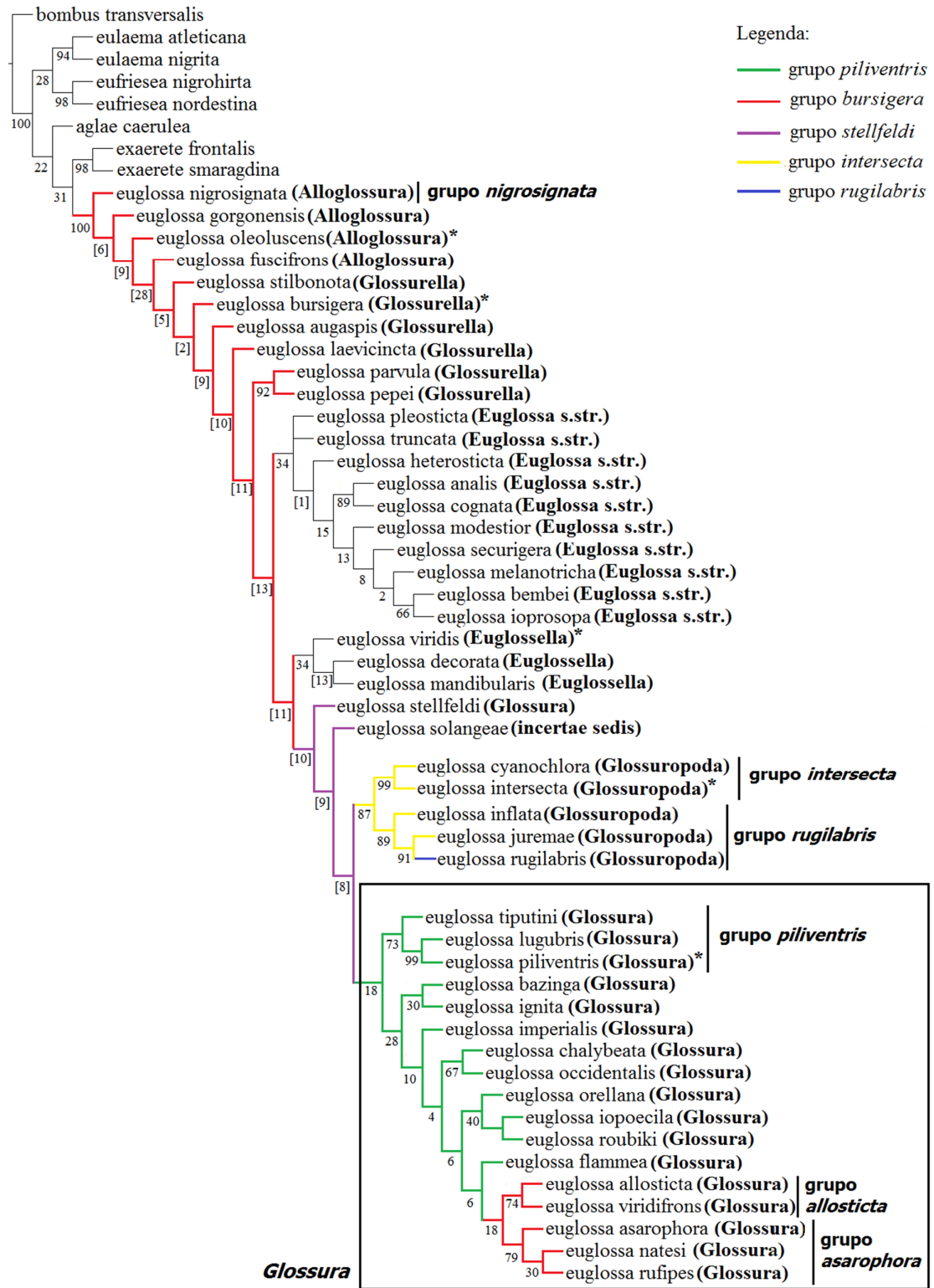


Figura 26. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia, com pesagem implícita, realizada exclusivamente com caracteres morfológicos. Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica; valores entre colchetes indicam suporte negativo. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

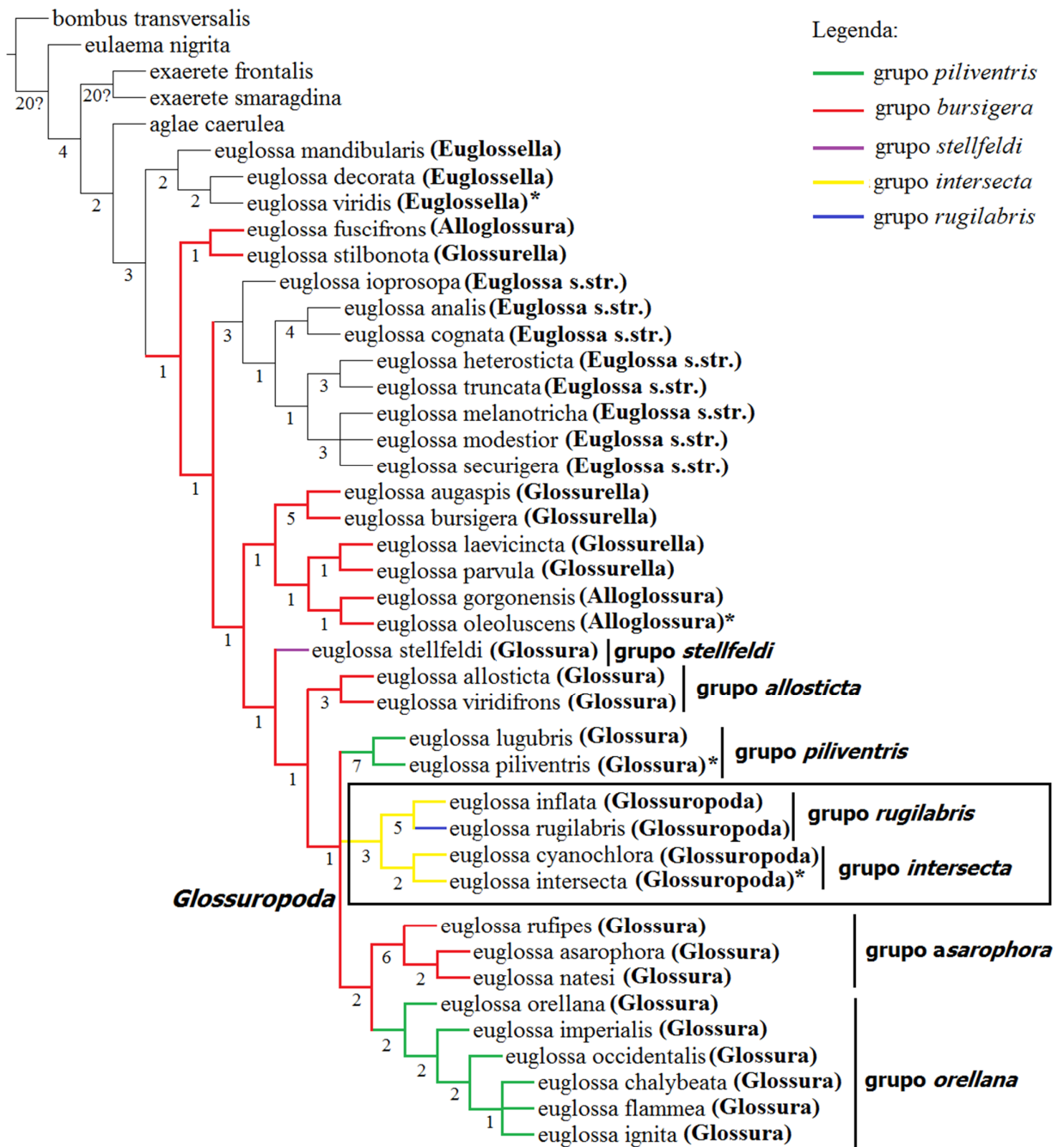


Figura 27. Consenso estrito das oito árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise dos caracteres moleculares sem pesagem dos caracteres. Valores abaixo dos ramos representam o suporte de Bremer para os clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (e.g. Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

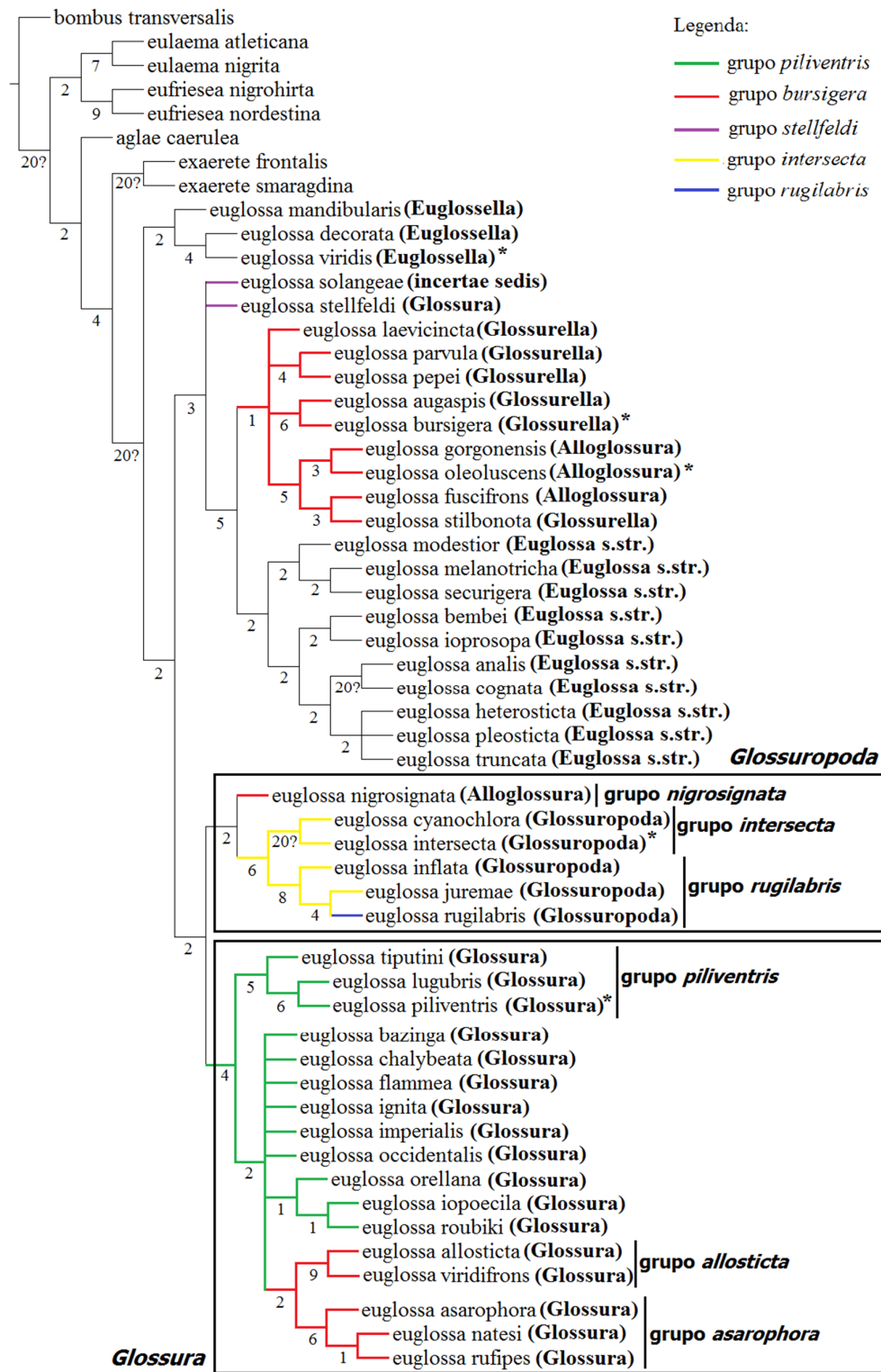


Figura 29. Consenso estrito das 36 árvores mais parcimoniosas obtidas através da análise de evidência total sem pesagem dos caracteres. Os caracteres contínuos não foram incluídos nesta análise. Valores abaixo dos ramos representam o suporte de Bremer para os clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (e.g. Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

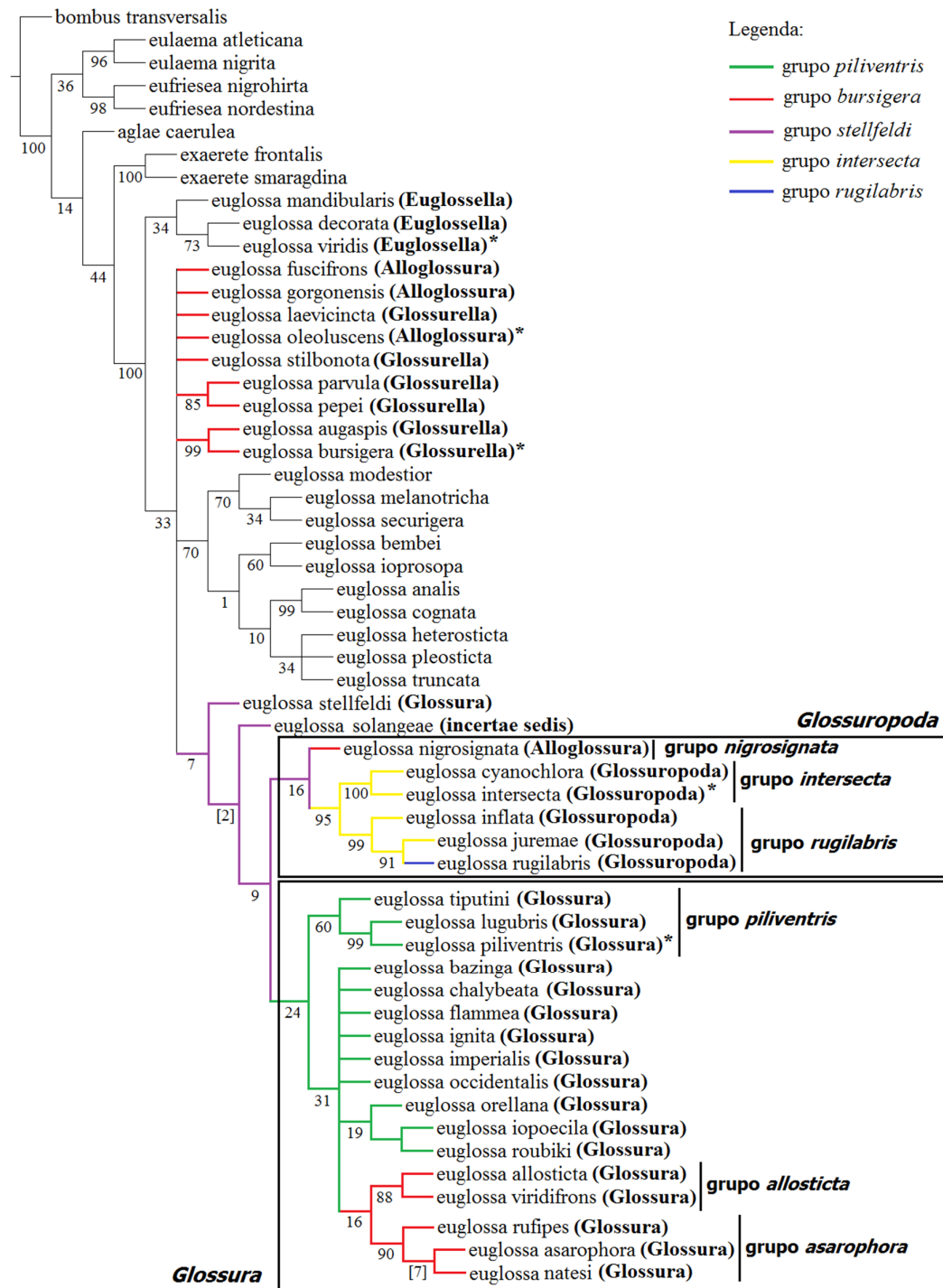


Figura 30. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia com evidência total e pesagem implícita. Os caracteres contínuos não foram incluídos nesta análise. Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os clados calculados através de reamostragem simétrica; valores entre colchetes indicam suporte negativo. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (e.g. Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

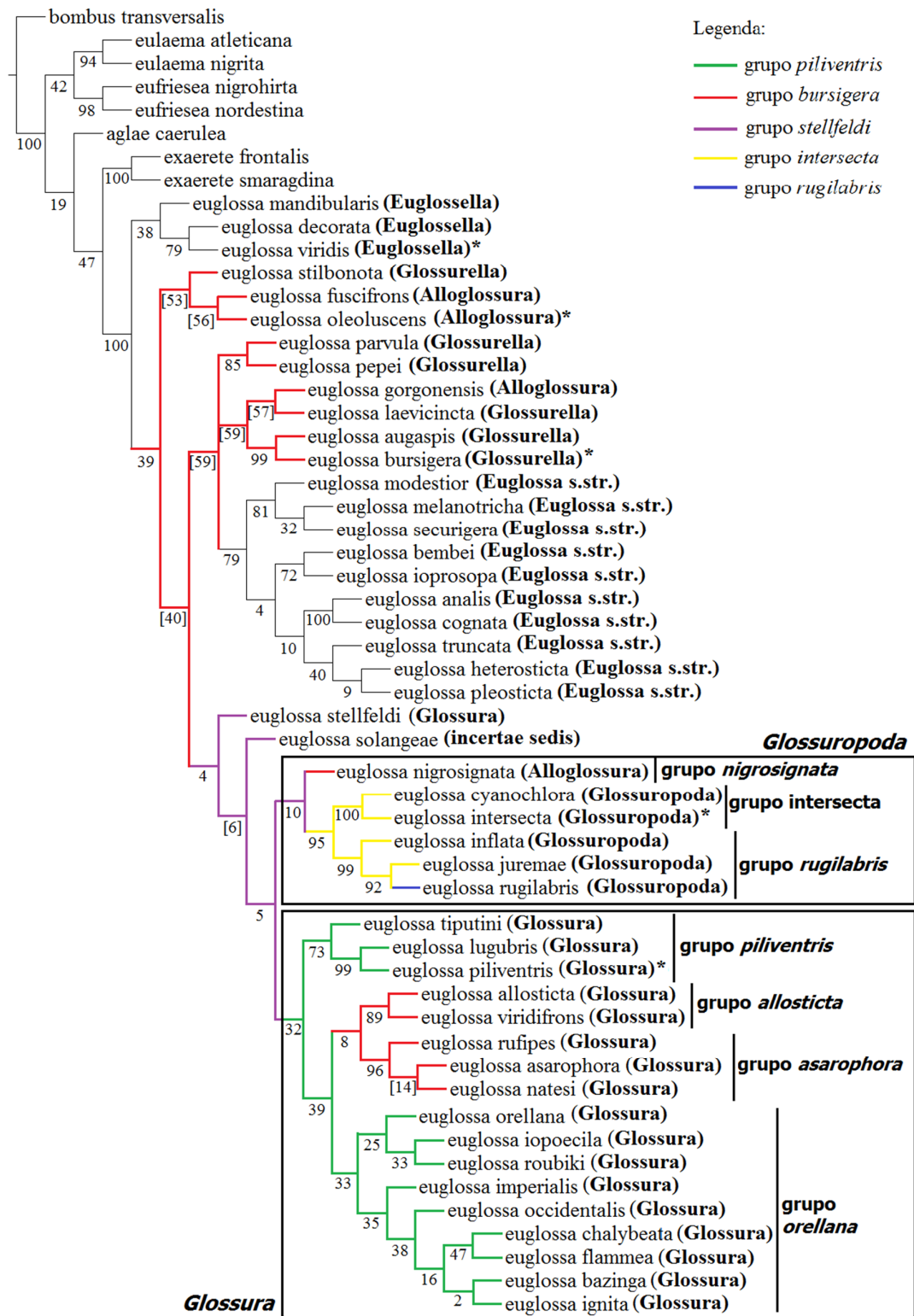


Figura 31. Consenso estrito das 11 árvores obtidas através da análise de parcimônia com evidência total e pesagem implícita. Valores abaixo dos ramos representam o suporte para os cladogramas calculados através de reamostragem simétrica; valores entre colchetes indicam suporte negativo. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (e.g. Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

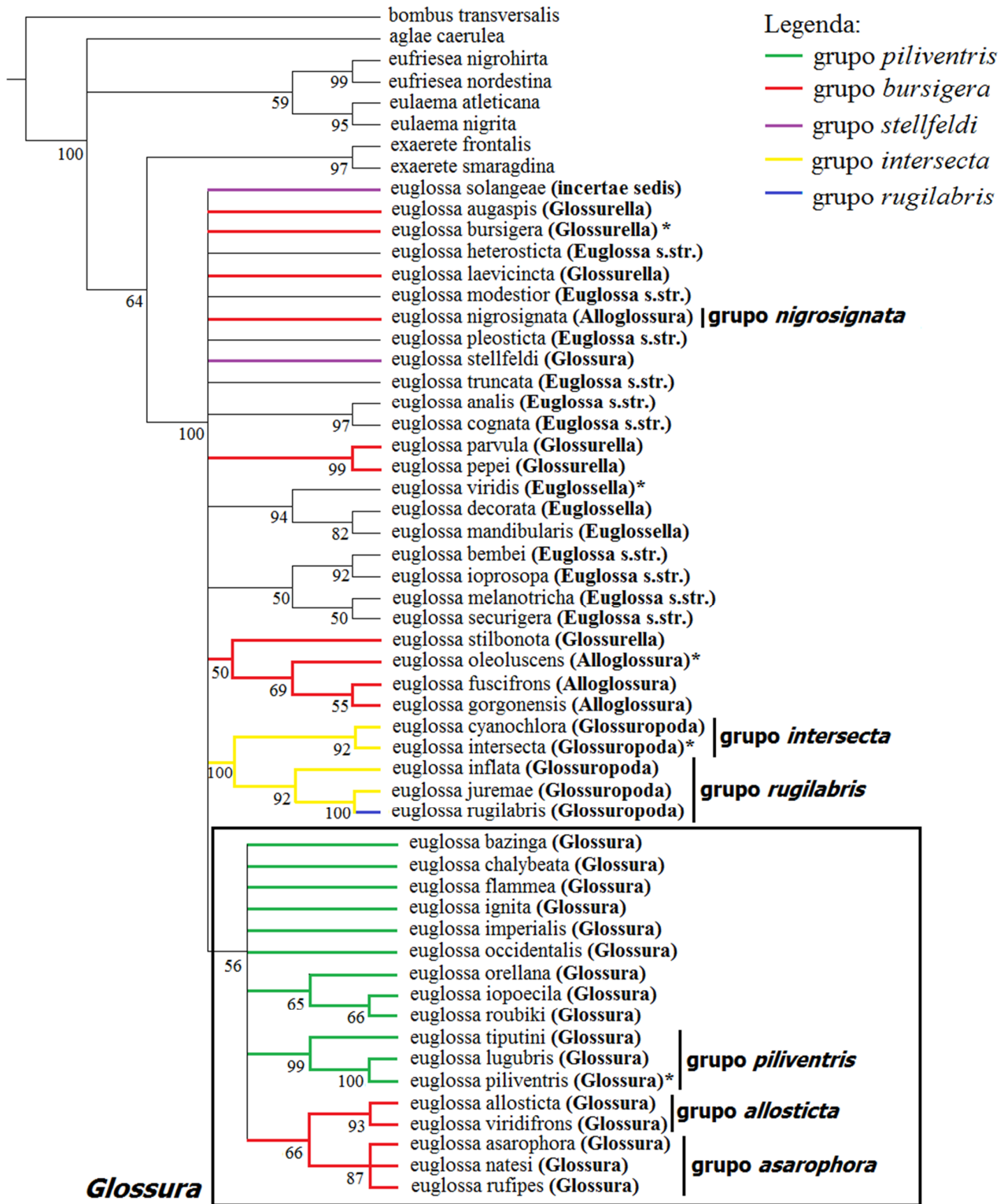


Figura 32. Cladograma obtido através da análise de inferência bayesiana realizada exclusivamente com os caracteres morfológicos. Valores abaixo dos ramos correspondem às probabilidades posteriores dos cladogramas. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

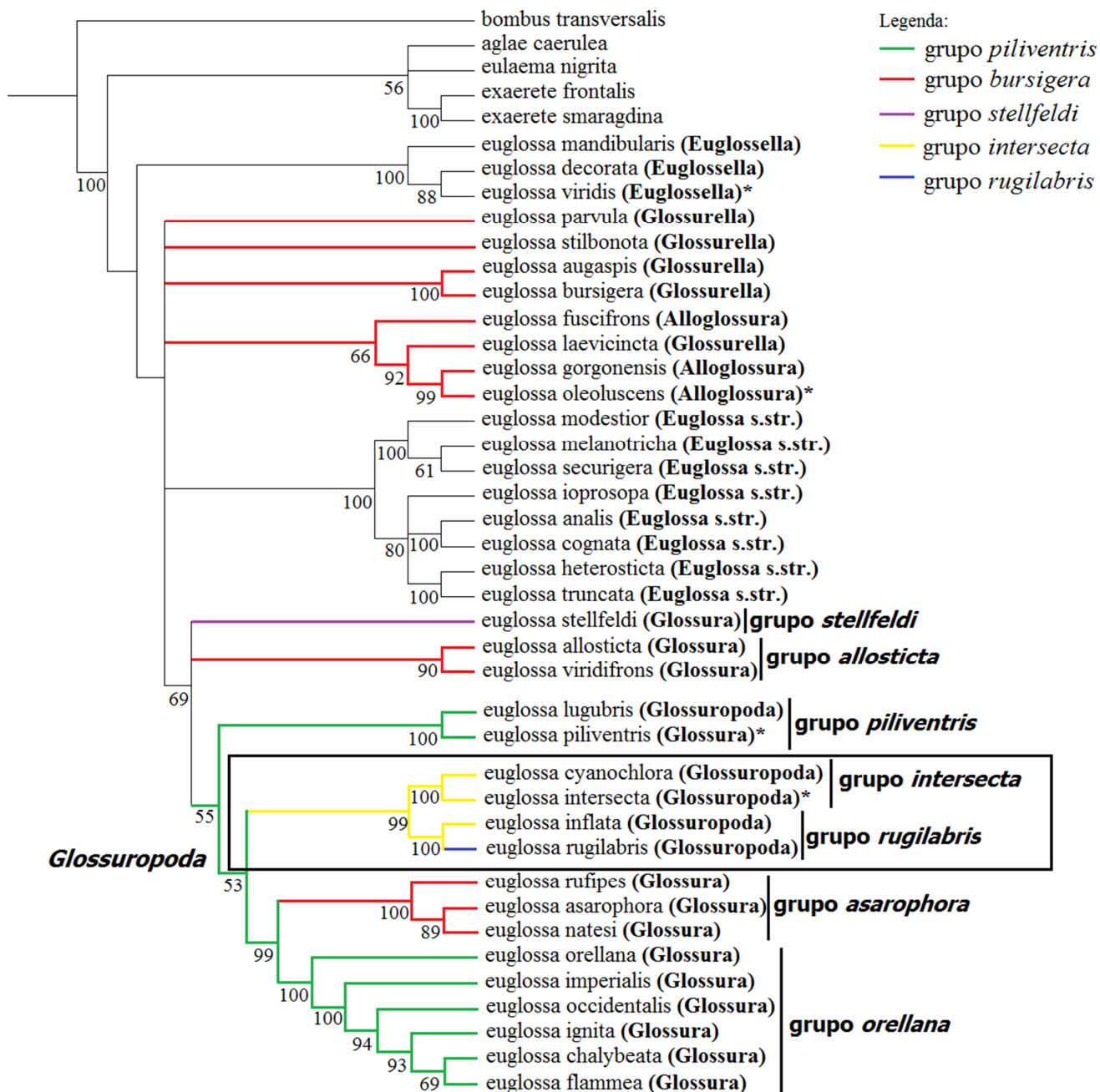


Figura 33. Cladograma obtido através da análise de inferência bayesiana realizada exclusivamente com os caracteres moleculares. Valores abaixo dos ramos correspondem às probabilidades posteriores dos clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

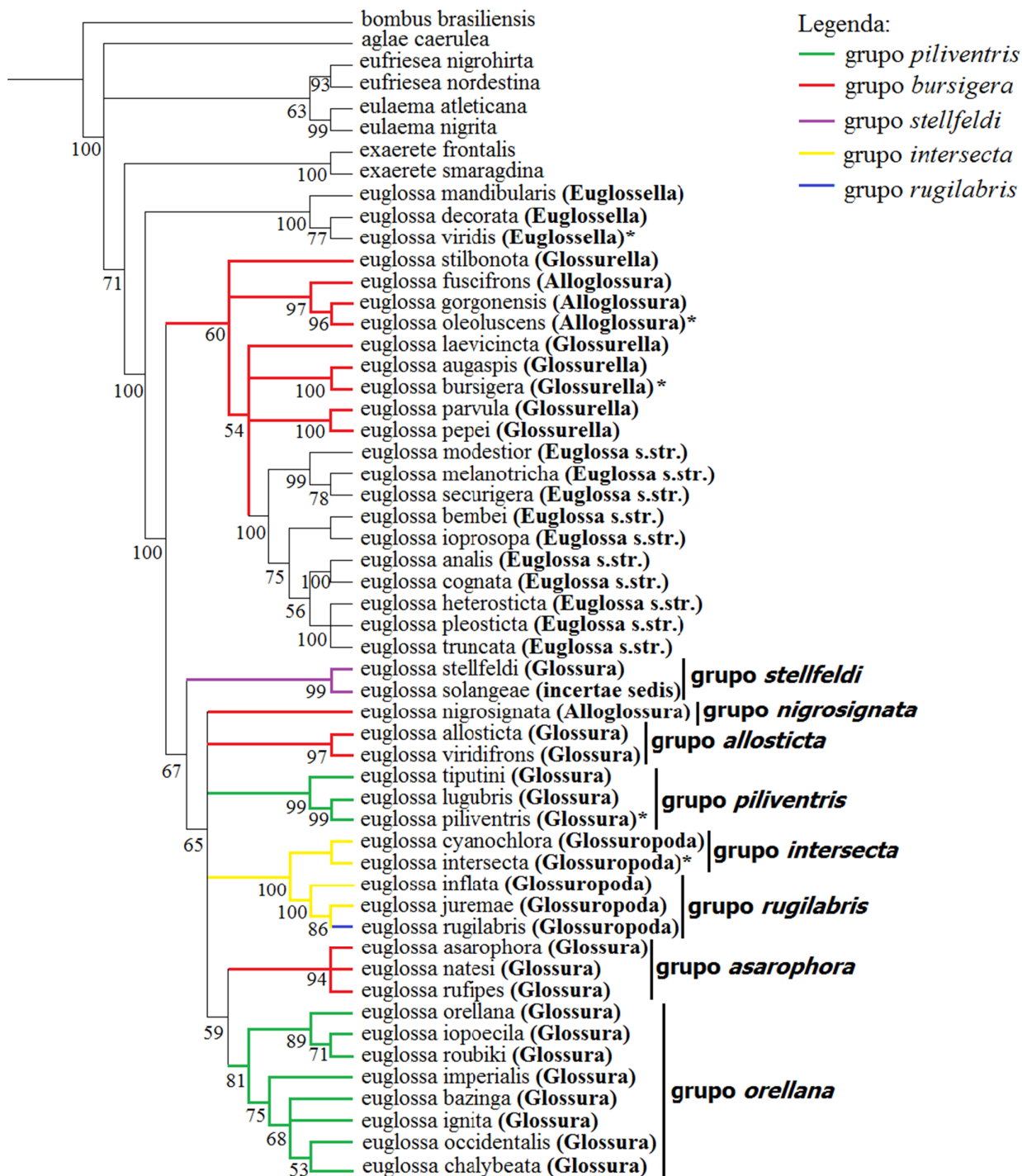


Figura 34. Cladograma obtido através da análise de inferência bayesiana realizada com evidência total. Valores abaixo dos ramos correspondem às probabilidades posteriores dos clados. Os asteriscos indicam a espécie-tipo do respectivo subgênero. Os subgêneros indicados à frente dos nomes das espécies correspondem aos recomendados por Nemésio & Rasmussen (2011) e Hinojosa-Díaz & Engel (2012); as espécies limitadas dentro dos retângulos correspondem aos subgêneros suportados por esta análise. As cores nos ramos do cladograma indicam os grupos de espécies tradicionalmente reconhecidos (e.g. Ramírez *et al.*, 2002, 2010); os grupos de espécies indicados dentro dos retângulos são os propostos com base nesta análise.

4.4. Relações entre os gêneros de Euglossina

O gênero *Euglossa* foi recuperado como um grupo monofilético em todas as análises realizadas. Com exceção das análises de parcimônia com dados exclusivamente moleculares (Figuras 27, 28), o nó de *Euglossa* recebeu valor máximo em todas as medidas de suporte empregadas. Nas análises conduzidas apenas com caracteres moleculares, o ramo que representa o ancestral exclusivo de *Euglossa* apresentou-se consistentemente longo, indicando um grande número de sinapomorfias moleculares (*i.e.* substituições nucleotídicas). Além destas, o gênero *Euglossa* foi suportado por 22 sinapomorfias morfológicas não ambíguas, 12 delas exclusivas, além de dez homoplásticas (Tabela 6).

Em se tratando das relações filogenéticas entre os gêneros de Euglossina, os resultados das análises de parcimônia foram relativamente congruentes e apontam para a mesma topologia: ((*Eulaema*, *Eufriesea*), (*Aglae* (*Exaerete*, *Euglossa*))) (Figuras 24–31). Nas análises sem pesagem de caracteres, o suporte de Bremer foi 2–3 para os clados (*Eulaema*, *Eufriesea*) e (*Aglae* (*Exaerete*, *Euglossa*)), e 1–4 para o clado (*Exaerete*, *Euglossa*). Nas análises conduzidas com pesagem implícita, os valores de reamostragem simétrica foram menos expressivos, mas a diferença entre a frequência dos clados recuperados e aquela dos clados concorrentes mais constantes esteve sempre acima de 25%. Por outro lado, os resultados das análises conduzidas exclusivamente com os caracteres moleculares, em ambos os regimes, foram totalmente discrepantes em relação às análises de morfologia (Figuras 27, 28) e resgataram a topologia (*Eulaema* (*Exaerete* (*Aglae*, *Euglossa*))).

No que diz respeito à relação entre os gêneros de Euglossina, as análises de inferência bayesiana foram consideravelmente menos esclarecedoras (Figuras 32–34). Nenhuma das três análises (morfologia, molecular e concatenada) foi capaz de resolver completamente as relações entre os grupos. Apesar disto, os clados (*Eulaema*, *Eufriesea*) e (*Exaerete*, *Euglossa*) foram encontrados nas análises com caracteres morfológicos (Figura 32) e de evidência total (Figura 34), mesmo que com baixos valores de PP. A análise com caracteres moleculares, por sua vez, não recuperou o clado (*Exaerete*, *Euglossa*). Ao invés disto, colocou *Exaerete* em um clado juntamente com *Agale* e *Eulaema*, mas, com apenas 56% de PP (Figura 33).

Tabela 6. Lista de sinapomorfias morfológicas sugeridas para o gênero *Euglossa*.

Sinapomorfias	Caracteres	Estados	Tipo
Suavização na transição entre a área supra-clipear e a fonte	01	2>0	homoplástica
Presença de cerda muito longa no palpômero maxilar distal	03	0>1	homoplástica
Presença de par de áreas circulares despigmentadas no labro	06	0>1	exclusiva
Presença de carena longitudinal mediana no labro	11	0>1	homoplástica
Cerdas negras da gena concentradas na área justa-orbital	15	0>1	exclusiva
Presença de mancha longitudinal branco-marfim na área parocular	18	0>1	exclusiva
Presença de carena baixa na faixa mediana longitudinal do clípeo	28	0>2	homoplástica
Depressão discal do clípeo ocupando toda região frontal	30	0>1	exclusiva
Rebaixamento da área supraclipear em relação ao clípeo	33	2>1	exclusiva
Presença de mancha branco-marfim no escapo	40	2>1	homoplástica
Pilosidade da fronte concentrada em uma faixa transversal	44	0>3	exclusiva
Região occipital levemente rebaixada em relação aos ocelos laterais	51	2>0	homoplástica
Presença de reentrância na área ocelo-orbital	52	0>1	homoplástica
Ângulo dorso-lateral do pronoto projetado	55	0>1	exclusiva
Clareamento da membrana alar	71	0>2	homoplástica
Presença de dois coxins na tíbia média	88	0>1	exclusiva
Presença de expansão pósterodistal no 4° tarsômero médio	96	1>0	exclusiva
Redução da depressão posterior da tíbia posterior	102	1>0	exclusiva
Pilosidade do canto ântero-distal interno da tíbia posterior esparsa	106	3>1	homoplástica
Presença de protuberância no canto ântero-distal interno da tíbia posterior	107	0>1	exclusiva
Presença de um par de tufos no E2	112	0>1	homoplástica
Bordo distal do E2 biconvexo	116	0>1	exclusiva

O baixo número de terminais não *Euglossa* incluídos neste estudo não permite que resultados mais pormenorizados acerca do relacionamento entre os gêneros de Euglossina sejam explorados.

4.5. Relações entre os subgêneros de *Euglossa*

As análises de parcimônia e de inferência bayesiana baseadas em evidência total indicam que *Euglossa s.str.*, *Euglossella* e *Glossuropoda* são grupos monofiléticos (Figuras 29–31, 34). Por outro lado, os subgêneros *Alloglossura*, *Glossura* e *Glossurella*, da forma como atualmente reconhecidos (e.g. Nemésio & Rasmussen, 2011), não foram recuperados como grupos naturais em todas as análises. Como mencionado na seção 3.2, as espécies reconhecidas em *Dasystilbe*, *Eg. obrima* e *Eg. villosa*, não foram incluídas neste estudo. Portanto, não foi possível inferir se este subgênero constitui ou não um grupo monofilético.

O subgênero *Euglossella* foi recuperado como um grupo monofilético em todas as análises realizadas, exceto na análise de parcimônia conduzida exclusivamente com os caracteres morfológicos, sem a inclusão dos caracteres contínuos, e sem pesagem dos caracteres (Figura 24). Mas, mesmo nesta análise, *Euglossella* não foi refutado por nenhuma das árvores mais parcimoniosas encontradas, indicando que o grupo é consideravelmente estável. Nas análises de inferência bayesiana, *Euglossella* foi recuperado com altos valores de PP (94–100%). O subgênero *Euglossella* é sustentado por uma sinapomorfia morfológica não ambígua: a presença de três dentes na mandíbula (estado 0>1, caractere 04). Esta sinapomorfia, entretanto, é homoplástica, ocorrendo, também, em *Eg. (Euglossa) cognata*, *Eg. (Euglossa) dilemma* Bembé & Eltz in Eltz et al. (2011), *Eg. (Euglossa) viridissima* Friese, 1899, *Eg. (Glossurella) adiastrala* Hinojosa-Díaz, Nemésio & Engel, 2012, *Eg. (Glossurella) augapis*, e *Eg. (Glossura) viridifrons*. De acordo com os resultados encontrados, *Euglossella* pode ter sido a primeira linhagem a se derivar do tronco de *Euglossa*. Esta hipótese é corroborada por todas as análises realizadas exclusivamente com caracteres moleculares e por todas as que empregaram evidência total (Figuras 27–28, 29–31, 33–34). As análises de parcimônia com pesagem implícita realizada apenas com os caracteres morfológicos, entretanto, não suportam esta hipótese (Figuras 25–26). De acordo com elas, *Euglossella* seria um grupo mais recente na filogenia de *Euglossa*, proximamente relacionado à *Glossura* e *Glossuropoda*. Entretanto, os valores de suporte para esta topologia foram extremamente baixos. Quando se empregaram os caracteres contínuos,

todos os ramos internos que conectam o ancestral de *Euglossa* a *Euglossella* foram suportados por valores negativos de reamostragem simétrica (Figuras 25–26). Isto sugere que a proximidade filogenética entre *Euglossella*, *Glossura* e *Glossuropoda* é uma hipótese improvável.

Quanto às relações internas em *Euglossella*, a topologia (*Eg. mandibularis* (*Eg. decorata*, *Eg. viridis*)) foi sugerida na maior parte das análises realizadas, incluindo todas as análises de evidência total (Figuras 29–31, 34). O suporte de Bremer para o clado (*Eg. decorata*, *Eg. viridis*) variou entre 2–4; as PP's foram entre 77–88%. Entretanto, as relações internas de *Euglossella* não se mantiveram totalmente estáveis ao longo das análises, já que o agrupamento (*Eg. viridis* (*Eg. decorata*, *Eg. mandibularis*)) também foi recuperado (Figuras 25, 26, 32). Independentemente de qual seja a hipótese mais robusta, ambas indicaram que o “grupo *viridis*”, incluindo *Eg. mandibularis* e *Eg. viridis*, não constitui um grupo monofilético.

Em nenhuma das análises realizadas, “*Alloglossura*” foi recuperado como um grupo monofilético. Os resultados sugeriram, ainda, que *Eg. nigrosignata* não seja proximamente relacionada à *Eg. fuscifrons*, *Eg. gorgonensis* e/ou à *Eg. oleolucens*, como proposto por Hinojosa-Díaz & Engel (2012). Ao invés disto, parte das análises de morfologia (Figuras 24, 25) e todas com evidência total (Figuras 29–31) por parcimônia indicaram que *Eg. nigrosignata* é o grupo-irmão de *Glossuropoda*. A inferência bayesiana não recuperou esta relação, mas, ainda sim, a análise de evidência total posicionou *Eg. nigrosignata* em uma grande politomia juntamente com linhagens de *Glossuropoda* e *Glossura* (Figura 34).

Ainda que se remova *Eg. nigrosignata* de “*Alloglossura*”, a hipótese de monofiletismo deste subgênero continuaria sendo controversa. De uma forma geral, a morfologia indicou que *Eg. fuscifrons*, *Eg. gorgonensis* e *Eg. oleolucens* são espécies proximamente relacionadas (Figuras 25, 26). Na análise de inferência bayesiana, estas espécies constituíram um clado (Figura 32), porém, com baixos valores de PPs. Por outro lado, os dados moleculares sozinhos, tanto nas análises de parcimônia quanto de inferência bayesiana, não sustentaram o monofiletismo do grupo formado por estas três espécies (Figuras 27, 28, 33). Por parcimônia, inclusive, *Eg. fuscifrons*, *Eg. gorgonensis* e *Eg. oleolucens* seriam espécies pouco aparentadas (Figuras 27, 28)

Não restam dúvidas de que o subgênero *Glossurella*, como aceito atualmente (e.g. Moure *et al.*, 2007; Nemésio & Rasmussen, 2011), constitui um grupo artificial (Figuras 24–34). Os resultados obtidos sugerem cenários distintos: (i) polifiletismo

(análises de parcimônia com dados moleculares [Figuras 27–28]); (ii) parafiletismo em relação à parte de “*Alloglossura*” (análise de parcimônia com evidência total sem pesagem de caracteres [Figura 29]); ou (iii) parafiletismo em relação a todos os outros subgêneros, com exceção de parte de “*Alloglossura*” (análise de parcimônia com caracteres morfológicos e pesagem implícita [Figuras 25, 26]). De qualquer forma, todos os cenários recuperados apontam para a necessidade de redefinição deste táxon.

Aparentemente, a inclusão de *Eg. stilbonota* e *Eg. laevicincta* é o principal fator a impedir o monofiletismo de “*Glossurella*”. Os resultados sugerem que estas espécies são filogeneticamente mais próximas a algumas espécies de “*Alloglossura*” do que ao restante de “*Glossurella*”. Apesar de instáveis, *Eg. stilbonota* e *Eg. laevicincta* mantiveram-se quase sempre proximamente relacionadas às “*Alloglossura*” *Eg. fusciformis*, *Eg. gorgonensis* e/ou à *Eg. oleolucens*. Nenhuma das análises sugeriu que *Eg. stilbonota* fosse a espécie-irmã de qualquer outra espécie de “*Glossurella*”.

A hipótese de que o subgênero *Euglossa s.str.* constitui um grupo monofilético foi corroborada em todas as análises realizadas, com exceção da análise de morfologia através de inferência bayesiana (Figura 32). Entretanto, mesmo nesta circunstância, o grupo como um todo não foi contradito. Este subgênero é sustentado por quatro sinapomorfias morfológicas não ambíguas: sendo três homoplásticas, (i) redução na mancha branco-marfim do escapo (caráter 41; estado 1>0), (ii) ampliação da carena na margem posterior da tibia média (caráter 91; estado 0>1), e (iii) presença de expansão ântero-distal no 4º tarsômero médio (caráter 94; estado 0>1), e uma exclusiva, (iv) alargamento da metade distal da tibia posterior (caráter 99; estado 0>1).

Em relação ao posicionamento de *Euglossa s.str.* na árvore filogenética de *Euglossa s.l.*, três hipóteses foram sugeridas: (i) *Euglossa s.str.* seria grupo-irmão de um clado contendo a) um grupo monofilético com parte de “*Glossurella*” e “*Alloglossura*” e b) outro grupo reunindo *Glossura* e *Glossuropoda*. Esta relação foi recuperada nas análises de parcimônia realizadas exclusivamente com os caracteres moleculares, com ambos os regimes de pesagens (Figuras 27, 28); (ii) *Euglossa s.str.* seria grupo-irmão de *Euglossella*, *Glossura* e *Glossuropoda*. Esta hipótese é corroborada pelas análises de parcimônia com a inclusão apenas dos caracteres morfológicos e emprego de pesagem implícita (Figuras 25, 26); (iii) *Euglossa s.str.* constituiria um clado com “*Alloglossura*” e “*Glossurella*”. Isto é o que sugerem todas as análises envolvendo evidência total (Figuras 29–31, 34).

Dentre os grupos de espécies propostos em *Euglossa s.str.* por Dressler (1978a), apenas a monofilia dos grupos *analis* (altos valores de suporte) e *cybelia* (valores de suporte intermediários) foram recuperados pelas análises morfológicas, independente do método de inferência filogenética ou do regime de pesagem utilizados (Figuras 24–26, 32). O grupo *analis*, que incluiu, aqui, *Eg. analis* e *Eg. cognata*, é sustentado por nove sinapomorfias morfológicas homoplásticas não ambíguas, e o grupo *cybelia*, representado neste estudo por *Eg. ioprosopa* e *Eg. bembei*, por três. Contudo, as análises envolvendo apenas os caracteres moleculares sugeriram a monofilia, além dos grupos *analis* e *cybelia*, também dos grupos *cordata* e *purpurea* (Figuras 27, 28, 33). As análises de evidência total também suportaram o monofiletismo dos quatro grupos de espécies incluídos (Figuras 29–31, 34). O grupo *purpurea* (*Eg. heterosticta*, *Eg. pleosticta* e *Eg. truncata*) é suportado por duas sinapomorfias morfológicas não ambíguas, uma delas homoplásticas, e outra exclusiva. O grupo *cordata* (*Eg. melanotricha*, *Eg. modestior* e *Eg. securigera*) é sustentado, apenas, por sinapomorfias moleculares. O grupo *viridissima*, que contém *Eg. dilemma* e *Eg. viridissima*, não foi incluído no presente estudo.

4.6. Subgêneros *Glossuropoda* e *Glossura*

4.6.1. Glossuropoda

O subgênero *Glossuropoda*, da forma como reconhecido por Nemésio & Rasmussen (2011), constitui uma linhagem monofilética de espécies dentro do gênero *Euglossa*. Este clado foi recuperado com altos valores de suporte em todas as análises realizadas neste estudo. Assim, nas análises de parcimônia, o suporte de Bremer variou entre 3–6, nas análises com pesagem indiferenciada dos caracteres, e os valores de reamostragem simétrica foram sempre superiores a 80%, nas análises com pesagem implícita. As análises com restrição envolvendo *Glossuropoda* ratificam a hipótese de que o subgênero constitua um grupo monofilético (Tabela 7). Quando se força a quebra da monofilia de *Glossuropoda*, a árvore mais parcimoniosa encontrada é seis passos mais longa que a original. O fator bayesiano calculado também indica que é forte (26,4 unidades logarítmicas) a evidência de que *Glossuropoda* constitui um grupo monofilético.

Tabela 7. Resultados das análises de parcimônia e inferência bayesiana com restrição, envolvendo evidência total, realizadas com o subgênero *Glossuropoda* e seus respectivos grupos, da forma como reconhecidos por Nemésio & Rasmussen (2011) e Ramírez *et al.* (2002, 2010), respectivamente. B_{10} = fator bayesiano; n/a= não se aplica; *= hipótese mais parcimoniosa ou de maior PP.

Subgênero/grupo	Parcimônia		Inferência bayesiana		B_{10}
	Menor comprimento (passos)		Verossimilhança marginal (ln)		
	monofilético	não monofilético	monofilético	não monofilético	
<i>Glossuropoda</i>	2333*	2339	-15868,51*	-15894,91	26,4
<i>intersecta</i>	2354	2333*	-15887,95	-15881,91*	6,04
<i>rugilabris</i> ¹	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a

¹O grupo *rugilabris* é monoespecífico e, portanto, não foi incluído nestas análises.

A hipótese de que o grupo *intersecta* constitui um grupo monofilético é rejeitada pelos resultados obtidos—nenhuma análise conduzida neste estudo foi capaz de recuperar um clado composto por *Eg. cyanochlora*, *Eg. inflata*, *Eg. intersecta* e *Eg. juremae*. Ao invés disto, *Eg. inflata* e *Eg. juremae* constituíram um clado altamente suportado juntamente com *Eg. rugilabris* (Figuras 24–34). Este agrupamento está presente no consenso estrito de todas as análises de parcimônia, com valores de suporte de Bremer entre 3–8, nas análises com pesagem indiferenciada dos caracteres, e valores de reamostragem simétrica entre 87–99%, naquelas realizadas com pesagem implícita. Nas análises de inferência bayesiana, as PPs do clado (*Eg. inflata* (*Eg. juremae*, *Eg. rugilabris*)) ficaram entre 92–100%. Quando *Eg. cyanochlora*, *Eg. inflata*, *Eg. intersecta*, *Eg. juremae* e *Eg. rugilabris* são forçadas a constituir um clado, a árvore mais curta obtida é 21 passos mais longa que a árvore mais parcimoniosa encontrada (Tabela 7). Esta diferença é menos acentuada na análise com restrição conduzida através de inferência bayesiana, mas o fator bayesiano calculado (6,04 unidades logarítmicas) também sugere que o grupo *intersecta*, como atualmente definido, não seja monofilético.

Com o propósito de tornar os grupos reconhecidos em *Glossuropoda* aceitáveis do ponto de vista cladístico, sugere-se que as espécies *Eg. inflata* e *Eg. juremae* sejam transferidas do grupo *intersecta* para o grupo *rugilabris*. Assim sendo, o grupo *intersecta* fica restrito a *Eg. intersecta* e *Eg. cyanochlora*, e o grupo *rugilabris* passa a ser constituído por *Eg. inflata*, *Eg. juremae* e *Eg. rugilabris*.

O grupo *rugilabris* é sustentado por duas sinapomorfias morfológicas homoplásticas não ambíguas: (i) suavização da transição entre a área discal e as margens do clípeo (caráter 31; estado 1>0) e (ii) redução da projeção na superfície interna do basitarso médio (caráter 75; estado 2>1). O clado (*Eg. juremae*, *Eg. rugilabris*) está presente em todos os consensos estritos calculados (Figuras 24–34), sempre com altos valores de suporte, e é sustentado pelo estreitamento do lobo proximal do basitarso médio (caráter 78; estado 1>2), sinapomorfia exclusiva deste grupo, bem como por mais três sinapomorfias morfológicas homoplásticas não ambíguas.

O grupo *intersecta* é o mais robusto dentre todos aqueles recuperados em *Euglossa s.l.* Nas análises de parcimônia, o suporte de Bremer variou entre 5–20; os valores de reamostragem simétrica foram sempre superiores a 98%. Em todas as análises de inferência bayesiana, o clado (*Eg. intersecta*, *Eg. cyanochlora*) recebeu suporte de 100% de PP. É interessante observar que, mesmo nas análises apenas com caracteres moleculares, os valores de suporte mantiveram-se expressivos, ainda que a informação de apenas um dos quatro genes (CoI) estivesse disponível para *Eg. cyanochlora* (Figuras 27, 28, 33). O grupo *intersecta* é suportado por quatro sinapomorfias morfológicas exclusivas: (i) presença de crista na transição entre a área supra-alveolar e a frente (caráter 01; estado 0>3), (ii) arredondamento do canto ínfero-lateral do clípeo (caráter 24; estado 1>3), (iii) acentuação no nível de biconvexidade do escutelo (caráter 67; estado 0>3), e (iv) ampliação da expansão ântero-distal do 4º tarsômero médio (caráter 95; estado 2>3 – Figura 22B). Além destas, outras nove sinapomorfias morfológicas homoplásticas não ambíguas suportam a monofilia do grupo *intersecta* como definido aqui.

Como mencionado na seção anterior, as filogenias obtidas sugerem que *Eg. nigrosignata* seja o grupo-irmão de *Glossurupoda*, e não parte de “*Alloglossura*”. Para que a classificação infragenérica de *Euglossa* possa refletir a relação de parentesco entre as espécies da forma mais fidedigna possível, é necessário que *Eg. nigrosignata* seja reincluída em *Glossuopoda*, em um grupo próprio, o grupo *nigrosignata*.

Com a inclusão de *Eg. nigrosignata*, *Glossuopoda* é sustentado por quatro sinapomorfias morfológicas não ambíguas: sendo duas exclusivas, (i) alargamento acentuado da extremidade inferior da mancha parocular branco-marfim (caráter 19; estado 1>2 – Figura 6D), (ii) ausência de esporão na tibia média (caráter 84; estado 1>0), e duas homoplásticas, (iii) redução drástica no comprimento da carena posterior

da tibia média (caráter 91; estado 0>2), (iv) suavização da depressão na superfície posterior da tibia média (caráter 93; estado 1>0).

4.6.2. *Glossura*

Ambos os métodos de inferência filogenética, sugerem que o subgênero *Glossura*, como reconhecido por Nemésio & Rasmussen (2011), seja um grupo artificial (Figuras 24–34). A análise de parcimônia com restrição demonstra que a árvore mais curta na qual *Glossura* é recuperado como um clado é 11 passos mais longa que as árvores mais parcimoniosas encontradas. Da mesma forma, o fator bayesiano calculado (21,72 unidades logarítmicas) indica que a evidência contra o monofiletismo do grupo é forte (Tabela 8).

Glossura é recuperado como um grupo artificial em consequência da posição de *Eg. stellfeldi*, que em nenhuma das análises realizadas, foi inserida no mesmo clado que as outras 17 espécies usualmente incluídas neste subgênero. As análises sugerem que *Eg. stellfeldi* seria filogeneticamente relacionada ao restante de *Glossura*, mesmo que não incluída dentro do grupo (Figuras 25–28, 30, 31, 33, 34). O segundo cenário, por sua vez, sugere que *Eg. stellfeldi* seria mais proximamente relacionada à “*Alloglossura*“, “*Glossurella*” e *Euglossa s.str.* (Figura 29). O fato é que, independentemente de qual destas seja a verdadeira posição de *Eg. stellfeldi* na árvore filogenética de *Euglossa*, esta espécie, definitivamente, não pertence à linhagem de *Glossura*. Devido a isto, sugere-se que *Eg. stellfeldi* seja removida de *Glossura*.

Tabela 8. Resultados das análises de parcimônia e inferência bayesiana com restrição, envolvendo evidência total, realizadas com o subgênero *Glossura* e seus respectivos grupos (incluindo o grupo *bursigera*), da forma como reconhecidos por Nemésio & Rasmussen (2011) e Ramírez *et al.* (2002, 2010), respectivamente. B_{10} = fator bayesiano; *= hipótese mais parcimoniosa ou de maior PP.

Subgênero/grupo	Parcimônia		Inferência bayesiana		
	Menor comprimento (passos)		Verossimilhança marginal (ln)		
	monofilético	não monofilético	Monofilético	não monofilético	$ B_{10} $
<i>Glossura</i>	2344	2333*	-15880,81	-15859,09*	21,72
<i>bursigera</i>	2349	2333*	-15920,89	-15875,52*	45,37
<i>piliventris</i>	2336	2333*	-15876,31	-15855,23*	21,08
<i>stellfeldi</i>	2334	2333*	-15878,01*	-15883,48	5,47

Com a remoção de *Eg. stellfeldi*, *Glossura* constituiu um grupo monofilético de acordo com as análises de morfologia (Figuras 24–26, 32) e de evidência total através de parcimônia (Figuras 29–31). É necessário frisar, entretanto, que este agrupamento é contradito pelas análises realizadas exclusivamente com caracteres moleculares (Figuras 27, 28, 33). A análise de inferência bayesiana com evidência total foi inconclusiva em relação a este contexto. Uma vez que existe, então, conflito entre as topologias sugeridas pelos caracteres morfológicos e moleculares, os valores de suporte para *Glossura* foram relativamente baixos. Nas análises em que *Glossura* foi recuperado como monofilético, sem a inclusão de *Eg. stellfeldi*, este subgênero é suportado por duas sinapomorfias morfológicas homoplásticas não-ambíguas: (i) acentuação da transição entre a área supra-alveolar e a frente (caráter 01; estado 0>1) e (ii) área despontuada intralveolar transformada em faixa transversal (caráter 37; estado 0>1 – Figura 12B).

De acordo com as análises de parcimônia envolvendo evidência total, os subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda* são reciprocamente monofiléticos, e constituem uma linhagem derivada na árvore genealógica de *Euglossa* (Figuras 29–31). Este clado é recuperado em todas as análises de parcimônia com evidência total (Figuras 29–31), mas com baixos valores de suporte. A proposição de grupos-irmãos entre *Glossura* e *Glossuropoda* é suportada pelo (i) alargamento do sulco tentorial (caráter 21; estado 0>1 – Figura 8), e pela (ii) acentuação no nível de projeção anterior do clipeo em relação à área parocular (caráter 27; estado 0>1).

Os resultados baseados em evidência total são conflitantes no que diz respeito à situação do grupo *stellfeldi*. O *status* filogenético deste grupo variou de acordo com o método de inferência empregado. De acordo com as análises de parcimônia com pesagem implícita, *Eg. stellfeldi* e *Eg. solangeae* não são espécies-irmãs (Figuras 25, 26). Já a análise de inferência bayesiana recuperou o grupo *stellfeldi* com 99% de PP (Figura 34). Os resultados das análises com restrição confirmaram esta incongruência: se por um lado a análise de parcimônia indicou que seria necessário um passo evolutivo a mais (em relação à árvore mais curta) para que o clado (*Eg. stellfeldi*, *Eg. solangeae*) fosse recuperado, por outro, a inferência bayesiana sugeriu que o grupo *stellfeldi* seja monofilético (5,47 unidades logarítmicas; Tabela 8). Uma vez que *Eg. stellfeldi* não pode ser incluída em qualquer subgênero, ela será tratada como *incertae sedis*.

Todas as análises conduzidas neste estudo indicaram que o “grupo *bursigera*” não é monofilético (Figuras 24–34), mas uma reunião de, pelo menos, dois conjuntos de espécies não proximamente relacionados. O primeiro compreende espécies classificadas no subgênero “*Glossurella*” (*Eg. augaspis*, *Eg. bursigera*, *Eg. laevicineta*, *Eg. parvula*, *Eg. pepei* e *Eg. stilbonota*) e o segundo é composto por formas atualmente incluídas em *Glossura* (*Eg. allosticta*, *Eg. asarophora*, *Eg. natesi*, *Eg. rufipes* e *Eg. viridifrons*). As análises com restrição reforçaram a hipótese de que as espécies acima não constituem um grupo monofilético: a árvore na qual o “grupo *bursigera*” é recuperado como um clado é 16 passos mais longa que as árvores mais parcimoniosas encontradas; a análise de inferência bayesiana também sugeriu fortemente (45,37 unidades logarítmicas) a não-monofilia deste grupo (Tabela 8). O “grupo *bursigera*” não seria monofilético, mesmo se fosse restrito às espécies incluídas em “*Glossurella*”. Neste caso, as razões seriam as mesmas para não se considerar o subgênero “*Glossurella*” monofilético.

O grupo *piliventris*, da forma como organizado modernamente (*e.g.* Ramírez *et al.* 2002, 2010), também foi refutado pelos resultados deste estudo. De acordo com as análises de parcimônia com caracteres morfológicos e evidência total, o grupo é parafilético em relação às espécies de *Glossura* tradicionalmente incluídas no “grupo *bursigera*” (Figuras 24–26, 29–31). As análises realizadas com ambos os métodos de inferência filogenética, empregando exclusivamente caracteres moleculares, também sugeriram que o grupo *piliventris* é parafilético em relação à *Glossuopoda* (Figuras 27, 28, 33). Quando restringido ao monofiletismo, em análise de parcimônia, o grupo *piliventris* é recuperado em árvores com, no mínimo, três passos a mais. Na análise de inferência bayesiana, a diferença entre os valores de verossimilhança marginal para

ambos os tipos de restrição foi de 21,08 unidades logarítmicas, indicando forte evidência contra o monofiletismo do grupo *piliventris* (Tabela 8). Para solucionar este problema, **sugere-se que o grupo *piliventris* seja utilizado de forma mais restrita, incluindo apenas o clado (*Eg. tiputini* (*Eg. lugubris*, *Eg. piliventris*))**. Este clado está presente em todos os consensos estritos calculados através de parcimônia, com valores de Bremer entre 3–5, e valores de reamostragem simétrica entre 60–73% (Figuras 24–26, 29–31). Nas análises de inferência bayesiana, a PP para o clado (*Eg. tiputini* (*Eg. lugubris*, *Eg. piliventris*)) foi de 99%. De acordo com esta proposição, o grupo *piliventris* é sustentado por seis sinapomorfias morfológicas não ambíguas: uma delas exclusiva, (i) presença de pelos diferenciados no lobo pronotal (caráter 58; estado 0>1), além de cinco homoplásticas, (ii) alargamento da carena da área supra-clipear (caráter 35; estado 0>1 – Figura 11C), (iii) crescimento do colar pronotal (caráter 54; estado 1>2), (iv) perda da projeção na superfície interna do basitarso médio (caráter 74; estado 1>0), (v) perda da expansão ântero-distal do 4º tarsômero médio (caráter 94; estado 1>0 – Figura 22A), e (vi) presença de pilosidade muito longa em T5–T7 (caráter 111; estado 0>1).

As 14 espécies restantes em *Glossura* se distribuem em três grupos monofiléticos relativamente estáveis ao longo das análises realizadas. Para cada um destes clados, propõe-se um grupo de espécies.

O primeiro destes é o **grupo *allosticta***. Além de *Eg. allosticta*, pertence a este grupo, ainda, *Eg. viridifrons*. A hipótese de que *Eg. allosticta* e *Eg. viridifrons* sejam espécies-irmãs foi sugerida por todas as análises realizadas (Figuras 24–34). Nas análises de parcimônia, o suporte de Bremer variou entre 3–9, e os valores de reamostragem simétrica entre 74–89%. De acordo com as análises de inferência bayesiana, a PP do clado (*Eg. allosticta*, *Eg. viridifrons*) é de 90–97%. O grupo *allosticta* é definido por quatro sinapomorfias morfológicas homoplásticas não ambíguas: (i) fossa tentorial na mesma altura do ápice do lobo parocular (caráter 22; estado 2>0), (ii) redução da projeção da superfície interna do basitarso médio (caráter 75; estado 2>1), (iii) perda da expansão ântero-distal do 4º tarsômero médio (caráter 94; estado 1>0 – Figura 22A), e (iv) redução no comprimento da franja de pelos pós-glandular da tíbia posterior (caráter 103; estado 2>1).

O segundo grupo sugerido em *Glossura*, o **grupo *asarophora***, é constituído por *Eg. asarophora*, *Eg. natesi* e *Eg. rufipes*. Assim como o grupo *allosticta*, o grupo *asarophora* foi recuperado como monofilético em todas as análises realizadas (Figuras

24–34). Nas análises de parcimônia, o suporte de Bremer para o clado foi de 2–6, e 87–99%, de reamostragem simétrica. Este clado é suportado, ainda, por altos valores de PP (87–100%). Grande parte das sinapomorfias que sustenta o clado é de origem molecular. Em termos de morfologia, o grupo *asarophora* é suportado por duas sinapomorfias homoplásticas não ambíguas (i) perda da mancha esbranquiçada do escapo (caráter 40; estado 1>0), e (ii) redução na densidade da faixa pilosa transversal da frente (caráter 45; estado 1>2).

O terceiro grupo proposto em *Glossura* compreende *Eg. bazinga*, *Eg. chalybeata*, *Eg. flammea*, *Eg. ignita*, *Eg. imperialis*, *Eg. iopoecila*, *Eg. occidentalis*, *Eg. orellana* e *Eg. roubiki*, e é designado grupo *orellana*. Diferentemente dos grupos anteriores, o grupo *orellana* é o único que não foi recuperado em 100% das análises, e é, portanto, o único parcialmente refutado. As análises de parcimônia conduzidas apenas com os caracteres morfológicos sugerem que o grupo *orellana* é parafilético em relação aos grupos *asarophora* e *allosticta* (Figuras 24, 25). Aliás, a maior parte do suporte para o grupo *orellana* é oriunda dos caracteres moleculares. Na análise de parcimônia com pesagem implícita, o valor de reamostragem simétrica para o grupo *orellana*, na presença apenas dos caracteres de DNA (Figura 28), é 400% maior que o suporte fornecido pela análise de morfologia (Figura 26). Apesar deste conflito, o grupo *orellana* foi recuperado em parte das análises de parcimônia com evidência total (Figura 31), bem como na análise de inferência bayesiana também com evidência total (Figura 34). Este clado é sustentado, apenas, por sinapomorfias de DNA.

As relações entre os grupos de *Glossura* não se mantiveram estáveis ao longo das diversas análises filogenéticas realizadas. Os grupos *asarophora* e *allosticta* foram recuperados como grupos-irmãos pelas análises de morfologia (Figuras 24–26, 32) e de parcimônia com evidência total (Figuras 29–31). Por outro lado, as análises de DNA e de inferência bayesiana com evidência total sugerem que o grupo *asarophora* constitui um grupo monofilético com o grupo *orellana* (Figuras 27, 28, 34). É provável, contudo, que o grupo *piliventris* seja a linhagem mais basal em *Glossura*. Ainda que esta hipótese seja refutada pelas análises realizadas exclusivamente com caracteres de DNA, ela é suportada por todas as análises com evidência total (Figuras 29–31, 34). Portanto, as relações internas de *Glossura* podem ser representadas inequivocamente como (grupo *piliventris* (grupo *allosticta*, grupo *asarophora*, grupo *orellana*)).

4.7. Classificação de *Euglossa*

Os rearranjos taxonômicos foram baseados nas hipóteses resgatadas pelas análises envolvendo evidência total, independentemente do método de inferência filogenética empregado. Certificou-se, ainda, que as modificações propostas, restritas aos subgêneros *Glossura* e *Glossuropoda* (focos do presente estudo), não fossem contraditas por qualquer outra análise com a totalidade dos caracteres. Os subgêneros recuperados como artificiais, “*Alloglossura*” e “*Glossurella*”, não foram submetidos a qualquer tipo de rearranjo, exceto *Eg. pepei*, espécie-irmã de *Eg. parvula*, incluída em “*Glossurella*”.

Uma classificação atualizada para o gênero *Euglossa* é sugerida nesta seção. As modificações propostas foram corroboradas, de forma ubíqua, pelos resultados de um segundo conjunto de análises com restrição (Tabela 9). De acordo com a presente classificação, o gênero *Euglossa* é constituído por sete subgêneros e 16 grupos de espécies. Apresenta-se, ainda, um *checklist* atualizado das espécies válidas de *Euglossa*—no total, foram contabilizados 141 nomes, 12 a mais que na compilação feita por Nemésio & Rasmussen (2011).

Tabela 9. Resultados das análises de parcimônia e inferência Bayesiana com os táxons restringidos de acordo com a classificação sugerida no presente estudo. B_{10} = fator bayesiano; *= hipótese mais parcimoniosa ou de maior PP

Subgênero/ grupo	Parcimônia		Inferência bayesiana		$ B_{10} $
	Menor comprimento (passos) monofilético	não monofilético	Verossimilhança marginal (ln) monofilético	não monofilético	
<i>Glossura</i>	2333*	2336	-15861,14*	-15883,04	21,90
<i>allosticta</i>	2333*	2342	-15876,22*	-15886,45	10,23
<i>asarophora</i>	2333*	2338	-15876,37*	-15886,51	10,14
<i>orellana</i>	2334	2334*	-15859,81*	-15884,43	24,62
<i>piliventris</i>	2333*	2338	-15876,26*	-15888,88	12,62
<i>Glossuropoda</i>	2333*	2335	-15869,14*	-15884,12	14,98
<i>intersecta</i>	2333*	2352	-15879,33*	-15909,17	29,84
<i>rugilabris</i>	2333*	2340	-15875,65*	-15893,51	17,86

Gênero *Euglossa* Latreille, 1802

Euglossa Latreille, 1802:436. Espécie-tipo: *Apis cordata* Linnaeus, 1758 por designação de Taschenberg, 1883:85.

Cnemidium Perty, 1833: 148–149 (homônimo júnior de *Cnemidium* Goldfuss, 1826). Espécie-tipo: *Cnemidium viride* Perty, 1833, por monotipia.

Euglossa (Euglossa) Latreille, 1802

Euglossa (Euglossa) Latreille, 1802:436. Espécie-tipo: *Apis cordata* Linnaeus, 1758 por designação de Taschenberg, 1883:85.

grupo *analis*

Euglossa analis Westwood, 1840

Euglossa aureiventris Friese, 1899 (pertence ao grupo *analis* segundo Faria Jr. & Melo, 2012)

Euglossa bidentata Dressler, 1982a

Euglossa botocuda Faria Jr. & Melo, 2012

Euglossa calycina Faria Jr. & Melo, 2012

Euglossa cognata Moure, 1970

Euglossa iopyrrha Dressler, 1982a

Euglossa marianae Nemésio, 2011a

Euglossa mixta Friese, 1899

Euglossa retroviridis Dressler, 1982a

Euglossa roderici Nemésio, 2009a

Euglossa villosiventris Moure, 1968

grupo *cordata*

Euglossa carolina Nemésio, 2009a

Euglossa chlorina Dressler, 1982c

Euglossa cordata (Linnaeus, 1758)

Euglossa cyanaspis Moure, 1968

Euglossa deceptrix Moure, 1968

Euglossa despecta Moure, 1968

Euglossa erythrochlora Moure, 1968

Euglossa fimbriata Moure, 1968

Euglossa hemichlora Cockerell, 1917
Euglossa jamaicensis Moure, 1968
Euglossa leucotricha Rebêlo & Moure, 1996
Euglossa liopoda Dressler, 1982c
Euglossa melanotricha Moure in Sakagami *et al.* (1967)
Euglossa milenae Bembé, 2007
Euglossa modestior Dressler, 1982c
Euglossa nannomelanotricha Nemésio, 2009a
Euglossa pictipennis Moure, 1943
Euglossa platymera Dressler, 1982c
Euglossa securigera Dressler, 1982c
Euglossa tridentata Moure, 1970
Euglossa ultima Moure, 1968
Euglossa variabilis Friese, 1899

grupo *cybelia*

Euglossa bembei Nemésio, 2011b
Euglossa championi Chessman, 1929
Euglossa charapensis Cockerell, 1917
Euglossa cybelia Moure, 1968
Euglossa dressleri Moure, 1968
Euglossa ioprosopa Dressler, 1982a
Euglossa laurensi Bembé, 2008
Euglossa maculilabris Moure, 1968
Euglossa nigropilosa Moure, 1965

grupo *purpurea*

Euglossa alleni Moure, 1968
Euglossa amazonica Dressler, 1982c
Euglossa anodorhynchi Nemésio, 2006
Euglossa aratingae Nemésio, 2009a
Euglossa atroveneta Dressler, 1978a
Euglossa auriventris Friese, 1925
Euglossa avicula Dressler, 1982c

Euglossa cotylisca Hinojosa-Díaz & Engel, 2007a
Euglossa crininota Dressler, 1978a
Euglossa dissimula Dressler, 1978a
Euglossa gibbosa Dressler, 1982c
Euglossa hansonii Moure, 1965
Euglossa heterosticta Moure, 1968
Euglossa igniventris Friese, 1925
Euglossa magnipes Dressler, 1982c
Euglossa micans Dressler, 1978a
Euglossa monnei Nemésio, 2012
Euglossa mourei Dressler, 1982c
Euglossa pleosticta Dressler, 1982c
Euglossa purpurea Friese, 1899
Euglossa sovietica Nemésio, 2007
Euglossa townsendi Cockerell, 1904
Euglossa truncata Rebêlo & Moure, 1996

grupo *viridissima*

Euglossa dilemma Bembé & Eltz in Eltz *et al.* (2011)
Euglossa viridissima Friese, 1899

Euglossa (Glossura) Cockerell, 1917b

Euglossa (Glossura) Cockerell, 1917b:144. Espécie-tipo: *Euglossa piliventris* Guérin-Méneville, 1844 por designação original.

grupo *allosticta*

Euglossa allosticta Moure, 1969
Euglossa viridifrons Dressler, 1982b

grupo *asarophora*

Euglossa asarophora Moure & Sakagami in Moure (1969)
Euglossa natesi Parra-H, Ospina-Torres & Ramírez, 2005
Euglossa rufipes Rasmussen & Skov, 2006

grupo *orellana*

Euglossa bazinga Nemésio & Ferrari, 2012

Euglossa chalybeata Friese, 1925

Euglossa flammea Moure, 1969

Euglossa ignita Smith, 1874

Euglossa imperialis Cockerell, 1922

Euglossa iopoecila Dressler, 1982a

Euglossa occidentalis Roubik, 2004

Euglossa orellana Roubik, 2004

Euglossa roubiki Nemésio, 2009a

grupo *piliventris*

Euglossa lugubris Roubik, 2004

Euglossa piliventris Guérin-Méneville, 1844

Euglossa tiputini Roubik, 2004

***Euglossa (Euglossella)* Moure, 1967b**

Euglossa (Euglossella) Moure, 1967b: 401. Espécie-tipo: *Cnemidium viride* Perty, 1833 por monotipia.

Cnemidium Perty, 1833 (homônimo júnior de *Cnemidium* Goldfuss, 1826).

grupo *decorata*

Euglossa apiformis Schrottky, 1911 (revalidada por Hinojosa-Díaz & Engel, 2011a)

Euglossa aurantia Hinojosa-Díaz & Engel, 2011a

Euglossa cosmadora Hinojosa-Díaz & Engel, 2007b

Euglossa decorata Smith, 1874 (incluindo *Euglossa urarina* Hinojosa-Díaz & Engel, 2007b [sinonímia proposta por Hinojosa-Díaz, 2011a])

Euglossa perpulchra Moure & Schlindwein, 2002

Euglossa singularis Mocsáry, 1899

“grupo *viridis*”

Euglossa bigibba Dressler, 1982a

Euglossa cyanea Friese, 1899

Euglossa cyanura Cockerell, 1917
Euglossa granti Chessman, 1929
Euglossa jacquelynae Nemésio, 2007
Euglossa mandibularis Friese, 1899
Euglossa perfulgens Moure, 1967
Euglossa perviridis Dressler, 1985
Euglossa polita Ducke, 1902
Euglossa viridis (Perty, 1833)

***Euglossa (Dasystilbe)* Dressler, 1978b**

Euglossa (Dasystilbe) Dressler, 1978b:193. Espécie-tipo: *Euglossa villosa* Moure, 1968 por designação original.

Euglossa obrima Hinojosa-Díaz, Melo & Engel, 2011
Euglossa villosa Moure, 1968

***Euglossa (“Glossurella”)* Dressler, 1982b**

Euglossa (Glossurella) Dressler, 1982b:131. Espécie-tipo: *Euglossa bursigera* Moure, 1970 por designação original.

“grupo *bursigera*”

Euglossa adiaastola Hinojosa-Díaz, Nemésio & Engel, 2012
Euglossa augaspis Dressler, 1982b
Euglossa bursigera Moure, 1970
Euglossa crassipunctata Moure, 1968
Euglossa dodsoni Moure, 1965
Euglossa embera Hinojosa-Díaz, Nemésio & Engel, 2012
Euglossa erythrophana Dressler, 1978a
Euglossa hyacinthina Dressler, 1982b
Euglossa laevicincta Dressler, 1982b
Euglossa macrorhyncha Dressler, 1982b
Euglossa obtusa Dressler, 1978a
Euglossa parvula Dressler, 1982b
Euglossa pepeii Nemésio & Engel, 2012

Euglossa prasina Dressler, 1982b
Euglossa sapphirina Moure, 1968
Euglossa stilbonota Dressler, 1982b
Euglossa turbinifex Dressler, 1978a

***Euglossa (Glossuropoda)* Moure, 1989**

Euglossa (Glossuropoda) Moure, 1989:387. Espécie-tipo: *Euglossa intersecta* Latreille, 1817 por designação original.

grupo intersecta

Euglossa cyanochlora Moure, 1996
Euglossa intersecta Latreille, 1817

grupo nigrosignata

Euglossa nigrosignata Moure, 1969

grupo rugilabris

Euglossa inflata Roubik, 2004
Euglossa juremae Moure, 1989
Euglossa rugilabris Moure, 1967

***Euglossa (“Alloglossura”)* Hinojosa-Díaz & Engel, 2012**

Euglossa (Alloglossura) Hinojosa-Díaz & Engel, 2012:4. Espécie-tipo: *Euglossa oleolucens* Dressler, 1978a por designação original.

Euglossa fuscifrons Dressler, 1982b
Euglossa gorgonenis Chessman, 1929
Euglossa oleolucens Dressler, 1978a
Euglossa paisa Ramírez, 2005
Euglossa samperi Ramírez, 2006
Euglossa trinotata Dressler, 1982b

incertae sedis

Euglossa clausi Nemésio & Engel, 2012
Euglossa lazulina Friese, 1923

Euglossa moratoi Nemésio & Engel, 2012

Euglossa moronei Engel, 1999

Euglossa violascens Dominique, 1898

Euglossa williamsi Hinojosa-Díaz & Engel, 2011b

grupo *stellfeldi*

Euglossa carinilabris Dressler, 1982b

Euglossa solangeae Nemésio, 2007

Euglossa stellfeldi Moure, 1947

5. DISCUSSÃO

5.1. Relações entre os gêneros de *Euglossina*

A amostragem de táxons do presente estudo foi realizada com a nítida intenção de se investigar as relações filogenéticas entre as linhagens de *Euglossa* (com ênfase em *Glossura* e *Glossuropoda*). Isto significa que as relações externas ao nó de *Euglossa* devem ser apreciadas com cautela, já que as mesmas não foram submetidas a um teste devidamente severo. Um estudo que almeje avaliar as relações entre os gêneros de *Euglossina* deveria realizar, também, uma amostragem satisfatória de terminais não *Euglossa*, como aquela de Ramírez *et al.* (2010). Portanto, a hipótese ((*Eulaema*, *Eufriesea*), (*Aglae*, (*Exaerete*, *Euglossa*))) deve ser interpretada como uma modesta suposição.

Por outro lado, seria um desperdício não fazer qualquer tipo de menção a este contexto, levando-se em consideração que esta é a primeira vez que o relacionamento ((*Eulaema*, *Eufriesea*), (*Aglae* (*Exaerete*, *Euglossa*))) é reportado. Esta topologia é bastante similar àquela encontrada por Kimsey (1982), e ligeiramente semelhante à de Kimsey (1987), sendo que a principal diferença em relação a estes trabalhos é a posição de *Aglae*. Contudo, as hipóteses de Kimsey (1982, 1987) foram fortemente criticadas em estudos subsequentes (Michener, 1990; ver também Faria Jr., 2009). Esta também é a primeira vez que se sugere que *Euglossa* constitua um grupo monofilético com os grupos parasitas, *Exaerete* e *Aglae*.

Se a evolução ocorreu de acordo com o modelo aqui proposto, o primeiro grande evento de cladogênese em *Euglossina* deu origem a uma linhagem cujas formas são exclusivamente de vida livre (*Eulaema* e *Eufriesea*), de um lado, e à outra linhagem que, pelo menos parcialmente, especializou-se em parasitar a primeira, do outro. A topologia aqui apresentada não estabelece a relação de grupos-irmãos entre parasitas, *Exaerete* e *Aglae*, e hospedeiros, *Eulaema* e *Eufriesea*, contrariando a regra de Emery. Esta regra pressupõe que hospedeiros e parasitas sejam mais proximamente relacionados entre si do que com outros grupos da mesma linhagem (Emery, 1909; para uma discussão mais elaborada acerca deste assunto, consultar Faria Jr. [2009]).

Análises conduzidas exclusivamente com dados moleculares não recuperaram qualquer clado da hipótese ((*Eulaema*, *Eufriesea*), (*Aglae*, (*Exaerete*, *Euglossa*))) sugerida por Ramírez *et al.* (2010). Os caracteres morfológicos, aparentemente, tiveram

grande “peso” durante as análises, reforçando o importante papel que eles desempenham no âmbito da Sistemática Filogenética (Baker *et al.*, 1998). Entretanto, é preciso lembrar que apenas dois terminais de *Exaerete* e um de *Eulaema* foram incluídos nas análises com dados exclusivamente moleculares, e que o gênero *Eufriesea* não foi representado. Portanto, a grande disparidade entre as duas amostragens (presente estudo e aquela reunida por Ramírez *et al.*, 2010) pode ser o fator causal de tal incongruência. Como afirmado por Escapa & Pol (2011), a inclusão de qualquer táxon (interno ao grupo de interesse) é igualmente crítica e necessária.

5.2. Relações entre os subgêneros de *Euglossa*

Embora exista certo conflito entre as topologias apresentadas, as filogenias obtidas neste estudo foram suficientemente sensíveis para resgatar os principais eventos de cladogênese (em nível subgenérico) ocorridos na evolução de *Euglossa*. Ainda que alguns subgêneros tenham sido recuperados como monofiléticos, os resultados indicam que, no geral, a classificação vigente de *Euglossa* não se adequa aos preceitos da Sistemática Filogenética, incorporando grupos para ou polifiléticos.

O presente estudo corrobora a hipótese vigente de que *Euglossella* faz parte da primeira linhagem (dentre as viventes, pelo menos) a se derivar do tronco de *Euglossa* (Ramírez *et al.* 2010). Até pouco tempo, todas as espécies de *Euglossella* eram incluídas no “grupo *viridis*”, proposto por Dressler (1978b). Após mais de três décadas, Hinojosa-Díaz & Engel (2011a) propuseram o grupo *decorata*, criado para abrigar as espécies com pouco brilho metálico e relativamente pilosas. A delimitação do grupo *decorata*, entretanto, confere o *status* de parafilético ao “grupo *viridis*”. Em nenhuma análise realizada, nem mesmo com evidência parcial, recuperou-se um clado constituído por *Eg. viridis* e *Eg. mandibularis*. A hipótese de que o “grupo *viridis*” é parafilético em relação ao grupo *decorata* também é defendida por Ramírez *et al.* (2010). Em relação ao subgênero *Euglossella*, portanto, estudos futuros deverão (i) redefinir o “grupo *viridis*” (é provável que o grupo seja subdividido em dois ou mais), e (ii) investigar se o grupo *decorata*, da forma como delimitado por Hinojosa-Díaz & Engel (2011a), constitui, ou não, um grupo monofilético.

Recentemente, Hinojosa-Díaz & Engel (2012) propuseram um novo subgênero em *Euglossa*, “*Alloglossura*”, criado para abrigar sete espécies, *Eg. fuscifrons*, *Eg. gorgonensis*, *Eg. oleolucens*, *Eg. paisa*, *Eg. samperi* e *Eg. trinotata*, até então incluídas em “*Glossurella*”, e *Eg. nigrosignata*, historicamente tratada como *Glossura*, mas

transferida para *Glossuropoda* por Ramírez *et al.*, 2002. É necessário chamar a atenção que o estudo filogenético de Hinojosa-Díaz & Engel (2012) foi conduzido, apenas, com 12 terminais e 19 caracteres morfológicos. Não parece adequado que um subgênero seja proposto a partir de uma amostragem de táxons tão simplória (apenas 8,5% de toda diversidade conhecida de *Euglossa*), e de um conjunto tão ínfimo de evidências. Outros problemas associados ao estudo de Hinojosa-Díaz e Engel (2012) incluem: (i) apenas três dos seis subgêneros de *Euglossa* foram representados; (ii) a árvore foi enraizada dentro de *Euglossa*; (iii) não foram informados os parâmetros empregados na análise de parcimônia; e (iv) os suportes para os clados não foram avaliados.

Para que o táxon “*Alloglossura*” possa ser mantido na classificação infragenérica de *Euglossa* ele precisa ser formalmente redefinido. É possível que “*Alloglossura*” incorpore *Eg. stilbonota*, espécie historicamente tratada como “*Glossurella*”. Na árvore filogenética de Ramírez *et al.* (2010), *Eg. stilbonota* foi recuperada como a espécie-irmã de “*Alloglossura*” (sem incluir *Eg. gorgonensis*). Segundo Hinojosa-Díaz & Engel (2012), *Eg. stilbonota* possui uma série de características, como a forma do basitarso posterior (nas fêmeas), a pontuação em geral e a forma do coxim posterior da tibia média, que remetem àquelas em “*Alloglossura*” (subsequentemente, estes mesmos autores listam outras características que distinguem *Eg. stilbonota* de “*Alloglossura*”; consultar Hinojosa-Díaz & Engel, 2012:36). É possível que “*Alloglossura*” incorpore, ainda, *Eg. macrorhyncha* Dressler, 1982b e *Eg. turbinifex* Dressler, 1978a, recuperadas em um clado juntamente com *Eg. gorgonensis* por Ramírez *et al.* (2010).

Assim como em Ramírez *et al.* (2010), o presente estudo sugere (com altos valores de suporte) que o subgênero *Euglossa s.str.* constitua um grupo monofilético. Além das sinapomorfias morfológicas sugeridas (consultar a seção 4.5), este subgênero é, também, amplamente sustentado pelos caracteres de DNA. Entretanto, é necessário salientar que a espécie-tipo de *Euglossa s.str.*, *Eg. cordata* (Linnaeus, 1758), não foi incluída neste estudo.

Os resultados apresentados aqui sobre as relações de *Euglossa s.str.* com os demais subgêneros de *Euglossa s.l.* não são conclusivos. Interessantemente, cada tipo de matriz (morfologia, DNA e concatenada) aponta um cenário evolutivo distinto. Entretanto, a hipótese de que *Euglossa s.str.* é proximamente relacionado à espécies de “*Alloglossura*” e “*Glossurella*” é sugerida pelas análises com evidência total, independentemente do método de inferência filogenética utilizado. Esta é, portanto, a hipótese que merece mais credibilidade. No futuro, existe a possibilidade, então, de que

parte das espécies atualmente classificadas em “*Alloglossura*” e “*Glossurella*” seja transferida para *Euglossa s.str.*; ou mesmo, que esses subgêneros sejam todos sinonimizados. Outra alternativa seria a divisão de *Euglossa s.str.* em dois ou mais subgêneros, sendo que estes subgêneros não corresponderiam a qualquer outro empregado hoje na classificação.

As relações internas de *Euglossa s.str.* recuperadas neste estudo (grupo *cordata* (grupo *cybelia* (grupo *analis*, grupo *purpurea*))), são congruentes com as hipóteses apresentadas por Ramírez *et al.* (2010). Chama atenção o fato de que todos os grupos de espécies propostos por Dressler (1978b) para este subgênero tenham se mostrado monofiléticos, apesar de sua proposição não ter se baseado originalmente em nenhuma análise filogenética. Ao contrário do que os resultados apresentados aqui indicam, a filogenia apresentada por Ramírez *et al.* (2010) sugeriu que o grupo *cordata* seja parafilético em relação aos outros grupos do subgênero. Todavia, esta situação teria sido facilmente reparada se estes autores tivessem proposto um grupo exclusivo para *Eg. tridentata* Moure, 1970 (não incluída no presente estudo). Note-se que, embora o grupo *cordata* não seja sustentado por qualquer sinapomorfia morfológica, o que implica na ausência de uma diagnose útil à taxonomia, ele tem recebido grande suporte nas análises moleculares.

O presente estudo ratifica a hipótese vigente de que o subgênero “*Glossurella*” não constitui um grupo monofilético. Esta condição vem sendo sugerida por análises filogenéticas envolvendo caracteres morfológicos (Hinojosa-Díaz, *em prep.*) e moleculares (Ramírez *et al.*, 2010). Neste sentido, é útil ressaltar que, ao contrário do que Ramírez *et al.* (2010) afirmaram, a parafilia de “*Glossurella*” se deve também ao fato do clado (*Eg. prasina* (*Eg. augaspis*, *Eg. bursigera*)) ser externo ao restante de “*Glossurella*”, e não apenas ao fato de nem todos os seus nós terem sido resolvidos.

Dressler (1982b) propôs “*Glossurella*” para abrigar as espécies de *Euglossa* que, superficialmente, poderiam ser consideradas miniaturas de *Glossura* (a etimologia do termo “*Glossurella*” remete a este aspecto). De fato, o Dressler, até aquele momento, considerava este conjunto de espécies como parte de *Glossura* (“grupo *bursigera*” [grupo V] em Dressler, 1978b). Em 1982, o próprio Dressler chegou à conclusão de que o “grupo *bursigera*” era distinto demais do restante de *Glossura*, e, por esta razão, propôs “*Glossurella*”. Este subgênero, então, incorporou todo o “grupo *bursigera*”, além de 11 novas espécies (Dressler, 1982b). Em tempos atuais, análises cladísticas sugerem que, na realidade, a heterogeneidade de “*Glossurella*” é consequência da

artificialidade do grupo. Quando o subgênero “*Glossurella*” for formalmente redefinido, é provável que este táxon seja utilizado de forma bem mais restrita, talvez, incorporando apenas *Eg. bursigera* (a espécie-tipo), *Eg. augaspis* e *Eg. prasina*.

Por fim, vale a pena ressaltar que o subgênero *Dasystilbe*, que inclui duas espécies, não foi incluído neste estudo e que, portanto, nenhuma informação foi produzida, aqui, sobre suas relações. *Dasystilbe* foi apontado como peça importante para a compreensão da evolução de *Euglossa* (Hinojosa-Díaz *et al.*, 2011). De acordo com Ramírez *et al.* (2010), *Dasystilbe* seria o grupo-irmão de *Euglossella* e ambos fariam parte do primeiro ramo a se derivar da árvore de *Euglossa*. Esta é, até o momento, a única hipótese de relacionamento filogenético formalmente proposta para o subgênero.

5.3. Subgêneros *Glossuropoda* e *Glossura*

5.3.1. Glossuropoda

Dentre todos os táxons investigados, *Glossuropoda* é o único que constitui um grupo monofilético da forma como atualmente definido, e, portanto, não necessita passar por qualquer tipo de modificação taxonômica. As relações entre as espécies atualmente consideradas no subgênero ((*Eg. cyanochlora*, *Eg. intersecta*), (*Eg. inflata* (*Eg. juremae*, *Eg. rugilabris*))) também são extremamente estáveis e robustas, sendo suportadas por várias sinapomorfias morfológicas, incluindo três exclusivas para grupo (consultar seção 4.6.1). Entretanto, a posição de *Eg. nigrosignata* (atualmente incluída em *Alloglossura*), como espécie-irmã de *Glossuropoda* exige uma mudança taxonômica. Duas seriam as possibilidades: (i) transferir *Eg. nigrosignata* para *Glossuropoda*, ou (ii) propor um subgênero monoespecífico para esta espécie. Aqui, optou-se pela primeira opção. Primeiramente, é necessário chamar atenção para o fato de que *Eg. nigrosignata* já vem sendo reconhecida como *Glossuropoda* por uma série de autores (*e.g.* Ramírez *et al.*, 2002; Roubik, 2004; Moure *et al.*, 2007; Nemésio, 2009b; Nemésio & Rasmussen, 2011). Reincluir *Eg. nigrosignata* em *Glossuropoda* significaria, então, favorecer a estabilidade da classificação infragenérica de *Euglossa*. Grupos supraespecíficos são propostos com a finalidade de sistematizarem as espécies conhecidas sob uma óptica evolutiva—se *Eg. nigrosignata* fosse incluída em um subgênero próprio, os benefícios proporcionados pela classificações taxonômicas seriam, apenas, sub-utilizados.

Apesar das análises de parcimônia com evidência total suportarem a reinclusão de *Eg. nigrosignata* em *Glossuopoda* (a inferência bayesiana foi inconclusiva a este respeito), a posição filogenética desta espécie foi instável. A análise de morfologia com pesagem implícita, por exemplo, sugeriu que *Eg. nigrosignata* seja a espécie-irmã do restante de *Euglossa* (Figura 26). Algumas das causas para isto seriam: (i) grande quantidade de dados faltantes; (ii) atração de ramos longos (Kearney, 2002; revisto por Bergsten, 2005); e/ou (iii) conflito entre caracteres apomórficos homoplásticos. Embora *Eg. nigrosignata* tenha sido um dos terminais para as quais não havia disponibilidade de dados moleculares (o que significa cerca de 96% de dados faltantes), nenhum dos outros 13 terminais na mesma situação ocupou posições tão variáveis nas análises. Este fato sugere, então, que dados faltantes não seja a explicação para a instabilidade das relações de *Eg. nigrosignata*. Por outro lado, *Eg. nigrosignata* é o terminal que acumula mais autapomorfias dentre as *Euglossa* examinadas neste estudo, o que pode tê-la atraído, de forma espúria, para a base de *Euglossa*. Contudo, é preciso notar, também, que nas análises que sugeriram que *Eg. nigrosignata* seja a espécie-irmã das demais *Glossuopodas*, todas as suas autapomorfias são homoplásticas, sendo muitas delas compartilhadas com “*Alloglossura*” (como já havia sido relatado por Hinojosa-Díaz & Engel, 2012) e “*Glossurella*”. Este talvez seja o principal motivo da instabilidade das relações de *Eg. nigrosignata*. Seja como for, os dados levantados aqui não foram suficientes para por um ponto final na controvérsia sobre a posição desta espécie na classificação subgenérica de *Euglossa*, o que deverá ser alvo de estudos futuros.

Quando Moure (1989) descreveu *Eg. hugonis* (considerada como sinônimo sênior de *Eg. juremae* por Roubik [2004] e, posteriormente, como sinônimo júnior de *Eg. rugilabris* por Nemésio & Rasmussen [2011]) e *Eg. juremae* ele sugeriu que estas espécies fossem proximamente relacionadas à *Eg. intersecta* propondo, então, o subgênero *Glossuopoda* para reuni-las. *Euglossa rugilabris*, descrita previamente pelo próprio Padre Moure, não foi incluída originalmente em *Glossuopoda*, provavelmente, por ser conhecida, até então, apenas pela sua fêmea. Esta modificação foi realizada por R. L. Dressler, anos mais tarde, em Ramírez *et al.* (2002). Em 2002, o macho de *Eg. rugilabris* permanecia desconhecido, talvez por isto, Ramírez *et al.* (2002) tenham mantido *Eg. rugilabris* em um grupo à parte, enquanto as outras quatro espécies (*Eg. hugonis*, *Eg. intersecta*, *Eg. juremae* e *Eg. nigrosignata*) foram reunidas no grupo *intersecta*. Finalmente, as análises cladísticas realizadas por Ramírez *et al.* (2010) demonstraram que o grupo *intersecta*, da forma como reconhecido por Ramírez *et al.*

(2002), seria parafilético em relação ao grupo *rugilabris*, já que *Eg. inflata* e *Eg. rugilabris* foram recuperadas como espécies-irmãs. Em relação a este contexto, os resultados obtidos no presente estudo são congruentes com aqueles de Ramírez *et al.* (2010), e, portanto, apenas corroboram a hipótese originalmente proposta por estes autores.

Euglossa juremae, *Eg. inflata* e *Eg. rugilabris* são espécies de porte médio (*Eg. inflata* um pouco menor), relativamente esguias e com intenso brilho metálico, semelhante ao padrão geral de *Euglossa*. Por outro lado, *Eg. cyanochlora* e *Eg. intersecta* são abelhas grandes, muito robustas, com o mesossoma enegrecido e relativamente piloso. Sob uma perspectiva morfológica, portanto, as modificações propostas em *Glossuropoda* fazem todo sentido.

5.3.2. *Glossura*

As análises cladísticas conduzidas neste estudo sugerem que quatro combinações prévias, de fato, tornaram *Glossura* um grupo “mais natural” (como previsto por Dressler, 1982b): (i) proposição de “*Glossurella*” para incluir o “grupo *bursigera*” (Dressler, 1982b); (ii) inclusão dos grupos *intersecta* (Moure, 1989) e *rugilabris* (Ramírez *et al.*, 2002) em *Glossuropoda*; e (iii) inclusão de *Eg. allosticta*, *Eg. asarophora*, *Eg. rufipes* e *Eg. viridifrons*, tradicionalmente tratadas como “*Glossurella*”, em *Glossura* (Moure *et al.*, 2007). Contudo, para que *Glossura* se torne um táxon monofilético, é necessário, ainda, remover, dele, *Eg. stellfeldi*. Esta mudança já havia sido sugerida por Roubik (2004). Todavia, *Eg. stellfeldi sensu* Nemésio & Rasmussen (2011) representa uma entidade biológica distinta de *Eg. stellfeldi sensu* Roubik (2004). De acordo com a interpretação de Nemésio & Rasmussen (2011), *Eg. stellfeldi* seria sinônimo sênior de *Eg. annectans* Dressler, 1982b (conforme sinonimização proposta originalmente por Nemésio, 2009a). A interpretação de Roubik (2004) para *Eg. stellfeldi* é a mesma utilizada por outros autores (*e.g.* Dressler, 1978b; Faria Jr. & Melo, 2007; Moure *et al.*, 2007), e corresponde, no presente estudo, a *Eg. solangeae* (para uma melhor compreensão dos desacordos nomenclaturais envolvendo esses nomes, veja Nemésio & Faria Jr., 2004; Nemésio & Silveira, 2006; Faria Jr. & Melo, 2007 e Nemésio, 2009a). Independentemente de qual seja a interpretação correta para *Eg. stellfeldi*, o fato é que a decisão de Roubik (2004) de manter *Eg. annectans* fora dos limites de *Glossura* é corroborada pelo presente estudo.

Quando Dressler (1982b) descreveu *Eg. annectans* (tratada aqui como *Eg. stellfeldi*), ele associou-a à *Eg. stellfeldi* (tratada aqui como *Eg. solangeae*) e indicou que ambas constituiriam um grupo intermediário aos subgêneros *Euglossa s.str.* e *Glossura*. Esta caracterização foi, posteriormente, reconhecida por Rebêlo & Moure (1995) e Roubik (2004). *Euglossa annectans* é, provavelmente, a espécie não descrita, mas, incluída por Dressler (1978b) no grupo *stellfeldi*. De qualquer forma, a relação de parentesco entre *Eg. stellfeldi* e *Eg. solangeae* (e, conseqüentemente, a validade do grupo *stellfeldi*) permanece duvidosa. A ausência de caracteres de DNA para *Eg. solangeae*, neste estudo, talvez tenha sido fator decisivo para a falta de congruência entre os métodos de inferência filogenética. É necessário, portanto, que as relações entre as espécies do grupo *stellfeldi* sejam estudadas em mais profundidade, com emprego de uma maior quantidade de caracteres.

Embora a manutenção de *Glossuropoda* seja fortemente sustentada pelos resultados deste estudo, seria possível, também, sinonimizá-lo sob *Glossura*. Esta seria, provavelmente, a modificação sugerida por Ramírez *et al.* (2010), se os mesmos tivessem proposto uma nova classificação infragenérica para *Euglossa*. Segundo a filogenia apresentada por estes autores, os grupos *asarophora* e *orellana* seriam filogeneticamente mais próximos à *Glossuropoda* que aos grupos *allosticta* e *piliventris*, como sugerido pelas análises realizadas exclusivamente com caracteres de DNA no presente estudo. Baseado nos resultados de Ramírez *et al.* (2010), Nemésio & Ferrari (2011:5) sugeriram que “seria mais sensato considerar *Euglossa (Glossuropoda)* um sinônimo júnior de *Euglossa (Glossura)*”. Caso a proposta feita por estes autores fosse acatada, *Glossura* incluiria, ainda, *Eg. stellfeldi* e *Eg. solangeae* (e, provavelmente, *Eg. carinilabris* Dressler, 1982b), tornando *Glossura* o segundo subgênero mais diversificado, e, sem dúvidas, o mais heterogêneo. Contudo, a sinonimização de *Glossuropoda* sob *Glossura* não parece ser a decisão mais sensata a ser tomada aqui. Ainda que as evidências moleculares indiquem que *Glossuropoda* seja uma linhagem derivada dentro de *Glossura*, as análises combinadas de parcimônia sugerem que estes grupos são reciprocamente monofiléticos. A eliminação de *Glossuropoda* da classificação infragenérica de *Euglossa* representaria, então, uma perda desnecessária de refinamento. Apesar de certa semelhança, as espécies de *Glossuropoda* são facilmente distinguíveis daquelas de *Glossura*, e isto vem sendo frequentemente reconhecido pelos taxonomistas (e.g. Moure, 1989; Ramírez *et al.*, 2002; Roubik, 2004; Nemésio &

Ferrari, 2011). Por estas razões, o subgênero *Glossura* foi delimitado, aqui, com o escopo adotado nas classificações recentes, excluindo *Glossuropoda*.

Quatro espécies de *Glossura* não incluídas por Ramírez *et al.* (2010) em seu estudo, *Eg. bazinga*, *Eg. tiputini*, *Eg. iopoecila* e *Eg. roubiki*, tiveram suas relações filogenéticas elucidadas aqui. Nemésio (2009a) considerou as “populações do norte” da distribuição de *Eg. iopoecila* (sul do estado do Rio de Janeiro ao norte estado de Pernambuco) como uma espécie distinta, que ele nomeou *Eg. roubiki*, uma decisão não aceita por Moure *et al.* (2007). Não surpreendentemente, *Eg. roubiki* e *Eg. iopoecila* foram recuperadas como espécies-irmãs, e, juntas, como o grupo-irmão de *Eg. orellana*; confirmando a proximidade filogenética sugerida, principalmente, pela grande semelhança entre os coxins da tíbia média. *Euglossa bazinga*, descrita apenas recentemente, foi considerada como a possível espécie-irmã de *Eg. ignita* (Nemésio & Ferrari, 2012), o que foi corroborado apenas por algumas análises realizadas (a maioria foi inconclusiva a respeito), incluindo a análise de parcimônia com evidência total e pesagem implícita. *Euglossa tiputini* foi recuperada como a espécie-irmã das quase indistinguíveis *Eg. piliventris* e *Eg. lugubris*, confirmando o ponto de vista defendido por Roubik (2004)

Embora “grupos de espécies” sejam propostas informais e de menor “impacto” em uma classificação, na prática, eles proporcionam os mesmos benefícios que qualquer outra categoria taxonômica (subgênero, gênero, etc): (i) facilitam a comunicação científica, (ii) formalizam as relações de parentesco entre as espécies e (iii) permitem predições sobre os organismos. Portanto, a delimitação de grupos de espécies robustos e facilmente identificáveis em *Glossura* representa um progresso na taxonomia e na compreensão da evolução de *Euglossa*.

6. CONCLUSÕES

- (i) O subgênero *Euglossella* constitui um grupo monofilético e é recuperado como o grupo-irmão dos outros subgêneros de *Euglossa*. Em *Euglossella*, o “grupo *viridis*” é parafilético em relação ao grupo *decorata*.
- (ii) Os subgêneros “*Alloglossura*” e “*Glossurella*” não são monofiléticos, e, portanto, seus limites precisam ser revistos.
- (iii) O “grupo *bursigera*”, usualmente incluído em “*Glossurella*”, não compreende um grupo monofilético de espécies, tampouco inclui qualquer espécie de *Glossura*.
- (iv) O subgênero *Euglossa s.str.*, bem como os grupos de espécies nele reconhecidos, constituem grupos monofiléticos.
- (v) Apesar de constituir um grupo monofilético da forma como atualmente delimitado, o subgênero *Glossuropoda* precisa ser expandido para que possa incluir, também, *Eg. nigrosignata*. *Glossuropoda* é composto por seis espécies válidas distribuídas em três grupos monofiléticos: grupo *nigrosignata* (monoespecífico), grupo *intersecta* (*Eg. intersecta* e *Eg. cyanochlora*) e grupo *rugilabris* (*Eg. inflata*, *Eg. juremae* e *Eg. rugilabris*).
- (vi) O subgênero *Glossura* torna-se monofilético com a exclusão de *Eg. stellfeldi*. Os resultados deste estudo são contraditórios em relação ao monofiletismo do grupo *stellfeldi sensu* Ramírez *et al.* (2002), que retirado de *Glossura*, permanece como *incertae sedis*.
- (vii) O subgênero *Glossura* é composto por 17 espécies válidas distribuídas em quatro grupos monofiléticos: grupo *allosticta* (*Eg. allosticta* e *Eg. viridifrons*), grupo *asarophora* (*Eg. asarophora*, *Eg. natesi* e *Eg. rufipes*), grupo *orellana* (*Eg. bazinga*, *Eg. chalybeata*, *Eg. flammea*, *Eg. ignita*, *Eg. imperialis*, *Eg. iopoecila*, *Eg. occidentalis*, *Eg. orellana* e *Eg. roubiki*) e grupo *piliventris* (*Eg. lugubris*, *Eg. piliventris* e *Eg. tiputini*).

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, R.H., Yu, X. & DeSalle, R. (1998) Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9, 427–436.
- Bembé, B. (2004) Functional morphology in male euglossine bees and their ability to spray fragrances (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Apidologie*, 35, 283–291.
- Bembé, B. (2007) Revision der *Euglossa cordata*-Gruppe und Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Faunistik der Euglossini (Hymenoptera, Apidae). *Entomofauna*, Suppl. 14, 1–146.
- Bembé, B. (2008) *Euglossa laurensi* sp. n. – Eine neue Prachtbienenart aus Bolivien (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 98, 59–65.
- Bergsten, J. (2005) A review of long-branched attraction. *Cladistics*, 21, 163–193.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304.
- Cameron, S.A. & Mardulyn, P. (2001) Multiple molecular data sets suggest independent origins of eusocial behavior in bees (Hymenoptera: Apinae). *Systematic Biology*, 50, 194–214.
- Chavarría, G. & Carpenter, J.M. (1994) Total evidence and the evolution of highly social bees. *Cladistics*, 10, 229–258.
- Cheesman, L.E. (1929) Hymenoptera collected on the “St. George” expedition in Central America and the W. Indies. *Transactions of the Entomological Society of London*, 77, 141–154.
- Cockerell, T.D.A. (1904) Descriptions and records of bees. *Annals and Magazine of Natural History*, 14, 21–30.
- Cockerell, T.D.A. (1908) Notes on the bees-genus *Exaerete*. *Psyche*, 15, 41–42.
- Cockerell, T.D.A. (1917) Some euglossine bees. *Canadian Entomologist*, 49, 144–146.

- Cockerell, T.D.A. (1922) Bees in the collection of the United States national museum, 4. *Proceedings of the United States National Museum*, 60, 1–20.
- Darveau, C.A., Hochachka, P.W., Kenneth, J., Welch, C., Roubik, D.W. & Suarez, R.K. 2005. Allometric scaling of flight energetics in Panamanian orchid bees: a comparative phylogenetic approach. *Journal of Experimental Biology*, 208, 3581–3591.
- Dick, C.W., Roubik, D.W., Gruber, K.F. & Bermingham, E. 2004. Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. *Molecular Ecology*, 13, 3775–3785.
- Dodson, C.H., Dressler, R.L., Hills, H.G., Adams, R.M. & Williams, N.H. (1969) Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, 164, 1243–1249.
- Dominique, J. (1898) Coup d'oeil sur les mellifères sud-américains du muséum de Nantes. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France (Nantes)*, 8, 57–65.
- Dressler, R.L. (1978a) New species of *Euglossa* from Mexico and Central America. *Revista de Biología Tropical*, 26, 167–185.
- Dressler, R.L. (1978b) An infrageneric classification of *Euglossa*, with notes on some features of special taxonomic importance (Hymenoptera; Apidae). *Revista de Biología Tropical*, 26, 187–198.
- Dressler, R.L. (1982a) New species of *Euglossa*. II. (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical*, 30, 121–129.
- Dressler, R.L. (1982b) New species of *Euglossa*. III. The *bursigera* species group (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical*, 30, 131–140.
- Dressler, R.L. (1982c) New species of *Euglossa*. IV. The *cordata* and *purpurea* species groups (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical*, 30, 141–150.
- Dressler, R.L. (1985) Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) of the Tambopata reserved zone, Madre de Dios, Perú. *Revista Peruana de Entomología*, 27, 75–79.

- Ducke, A. (1902) Beobachtungen über Blütenbesuch, Erscheinungszeit etc. der bei Pará vorkommenden Bienen. *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie*, 7, 400–405.
- Edgar, R.C. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32, 1792–1797.
- Eltz, T., Fritsch, F., Pech, J.R., Zimmermann, Y., Ramírez, S.R., Quezada-Euan, J.J.G. & Bembé, B. (2011) Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163, 1064–1076.
- Emery, C. 1909. Über den Ursprung der dullotischen, parasitischen and myrmikophilen Ameisen. *Biologisches Centralblatt*, 29, 352–362.
- Engel, M.S. (1999) The first fossil *Euglossa* and phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae; Euglossini). *American Museum Novitates*, 3272, 1–14.
- Engel, M.S. (2001) Monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 259, 1–192.
- Escapa, I.H. & Pol, D. (2011) Dealing with incompleteness: new advances for the use of fossils in phylogenetic analysis. *Palaios*, 26, 121–124.
- Faria Jr., R.L.R. & Melo, G.A.R. (2007) Species of *Euglossa* (*Glossura*) in the Brazilian Atlantic Forest, with taxonomic notes on *Euglossa stellfeldi* Moure (Hymenoptera, Apidae, Euglossina). *Revista Brasileira de Entomologia*, 51, 275–284.
- Faria Jr., R.L.R. (2009) *Sobre as abelhas das orquídeas (Hymenoptera, Euglossina): reavaliação das relações entre os gêneros da subtribo, filogenia de Eufriesea Cockerell e análise da estrutura das interações entre machos de Euglossina e plantas fornecedoras de compostos aromáticos*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 204 pp.
- Faria Jr., R.L.R. & Melo, G.A.R. (2012) Species of *Euglossa* of the *analis* group in the Atlantic Forest. *Zoologia*, 29, 349–374.

- Friese, H. (1899) Monographie der Bienengattung *Euglossa* Latr. *Természetrázi Füzetek*, 22, 117–172.
- Friese, H. (1923) Über einige neue *Euglossa*-Arten. *Konowia: Zeitschrift für systematische Insektenkunde*, 2, 24–28.
- Friese, H. (1925) Neue neotropischen Bienenarten, zugleich II. Nachtrag zur Bienenfauna von Costa Rica (Hym.). *Stettiner Entomologische Zeitung*, 86, 1–41.
- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83–91.
- Goloboff, P.A., Farris J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J. & Szumik, C.A. (2003) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19, 324–332.
- Goloboff, P.A., Mattoni, C.I & Quinteros, A.S. (2006) Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22, 589–601.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.
- Guérin-Méneville, F.E. (1844) *Iconographie du règne animal de G. Cuvier, ou représentation d'après nature de l'une des espèces les plus remarquables et souvent non encore figurées, de chaque genre d'animaux. Avec un texte descriptif mis au courant de la science. Ouvrage pouvant servir d'atlas à tous les traités de zoologie (Vol. 7)*. Baillière, Paris, 576 pp.
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- Hinojosa-Díaz, I.A. & Engel, M.S. (2007a) A new fossil orchid bee in Colombian copal (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3589, 1–8.
- Hinojosa-Díaz, I.A. & Engel, M.S. (2007b) Two new orchid bees of the subgenus *Euglossella* from Peru (Hymenoptera: Apidae). *Beiträge zur Entomologie*, 57, 93–104.

- Hinojosa-Díaz, I.A. & Engel, M.S. (2011a) Revision of the orchid bee subgenus *Euglossella* (Hymenoptera, Apidae), Part I, The *decorata* species group. *ZooKeys*, 140, 27–69.
- Hinojosa-Díaz, I.A. & Engel, M.S. (2011b) *Euglossa williamsi*, a new species of orchid bee from the Amazon Basin of Ecuador and Peru, with notes on its association and biogeography (Hymenoptera: Apidae). *ZooKeys*, 159, 49–63.
- Hinojosa-Díaz, I.A., Melo, G.A.R. & Engel, M.S. (2011) *Euglossa obrima*, a new species of orchid bee from Mesoamerica, with notes on the subgenus *Dasystilbe* Dressler (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 97, 11–29.
- Hinojosa-Díaz, I.A. & Engel, M.S. (2012) *Alloglossura*, a new subgenus of the bee genus *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae), with a review of the included species. *Scientific Papers Natural History Museum The University of Kansas*, 45, 1–37.
- Hinojosa-Díaz, I.A., Nemésio, A. & Engel, M.S. (2012) Two new species of *Euglossa* from South America, with notes on their taxonomic affinities (Hymenoptera, Apidae). *Zookeys*, 221, 63–79.
- Hoffmannsegg, J.C. (1817) Entomologische Bemerkunde bei Gelegenheiten der Abhandlungen über Amerikanische Insekten. *Weiden Zoologische Magazin*, 1, 8–56.
- Hufford, L. (1992) Rosidae and their relationships to other nonmagnoliid dicotyledons: A phylogenetic analysis using morphological and chemical data. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79, 218–248.
- Kass, R.E. & Raftery, A.E. (1995) Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90, 773–795.
- Kearney, M. (2002) Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: mistaken assumptions and conclusions. *Systematic Biology*, 51, 369–381.
- Kimsey, L.S. (1982) Systematics of bees of the genus *Eufriesea* (Hymenoptera, Apidae). *University of California Publications in Entomology*, 95, 1–125.
- Kimsey, L.S. (1987) Generic relationships within the Euglossini. *Systematic Entomology*, 12, 63–72.

- Koulianos, S., Schmid-Hempel, R., Roubik, D.W. & Schmid-Hempel, P. (1999) Phylogenetic relationships within the corbiculate Apinae (Hymenoptera) and the evolution of eusociality. *Journal Evolutionary Biology*, 12, 380–384.
- Latreille, P.A. (1802) Ordre naturel des insectes désignés généralement sous le nom d'abeille, *Apis* Lin. Geoff. In: P.A. Latreille (Ed.), *Histoire naturelle des fourmis, et recueil de mémoires et d'observations sur les abeilles, les araignées, les faucheurs, et autres insectes*. Théophile Barrois, Paris, pp. 401–438.
- Latreille, P.A. (1817) Euglosse. In: [Editor anônimo], *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, appliquée aux Arts, à l'Agriculture, à l'Économie rurale et domestique, à la Médecine, etc.* Vol. 10. Deterville, Paris, pp. 533–535.
- Lepeletier, A.L.M. (1841) *Histoire naturelle des insectes. Hyménoptères (Vol. 2)*. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 680 pp.
- Lepeletier, A.L.M. & Serville, J.G.A. (1825) In: Latreille, P.A. (Ed.), *Encyclopédie méthodique ou par ordre des matières. Histoire naturelle. Entomologie, ou histoire naturelle des crustacés, des arachnides et des insectes. Tome Dixième*. Veuve Agasse, Paris, pp. 1–832.
- Lewis, P.O. (2001) A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50, 913–925.
- Linnaeus, C. (1758) *Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Charateribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I. Editio Decima Reformata*. Laurentii Salvii, Holmiae [=Stockholm], [4] + [1- 5] + 6 + 823 + [1] pp.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2012) *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2.73. Programa distribuído pelo autor. Disponível em: <http://mesquiteproject.org>.
- Mardulyn, P. & Cameron, S.A. 1999. The major opsin in bees (Insecta: Hymenoptera): a promising nuclear gene for higher level phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12, 168–76.

- Melo, G.A.R. & Gonçalves, R.B. (2005) Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae sensu lato). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22, 153–159.
- Michel-Salzat, A., Cameron, S.A. & Oliveira, M.L. (2004) Phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossini): DNA and morphology yield equivalent patterns. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 309–323.
- Michener, C.D. (1990) Classification of the Apidae (Hymenoptera). *University of Kansas Science Bulletin*, 54, 75–164.
- Michener, C.D. (2007) *The Bees of the World*. Second Edition. Johns Hopkins University, Baltimore, 1016 pp.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop*. IEEE Computer Society, New Orleans, 8 pp.
- Minckley, R.L. & Reyes, S.G. 1996. Capture of the orchid bee, *Eulaema polychrome* (Friese) (Apidae: Euglossini) in Arizona, with notes on northern distributions of other Mesoamerican bees. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69, 102–104.
- Mirande, J.M. (2009) Weighted parsimony of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25, 574–613.
- Mocsáry, A. (1899) In collectione Musæi Nationalis Hungarici adsunt insuper species tres novæ, novissime acquisitæ, quæ in hac monographia non continentur. *Természetráji Füzetek*, 22, 169–170.
- Moure, J.S. (1943) Abelhas de Batatais (Hym. Apoidea). *Arquivos do Museu Paranaense*, 3, 145–203.
- Moure, J.S. (1947) Novos agrupamentos genéricos e algumas espécies novas de abelhas sulamericanas. *Publicações Avulsas, Museu Paranaense*, 3, 1–37.
- Moure, J.S. (1965) Some new species of Euglossinae bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 38, 266–277.

- Moure, J.S. (1967a) Descrição de algumas espécies de Euglossinae (Hym., Apoidea). *Atas do Simpósio Sobre a Biota Amazônica, Zoologia*, 5, 373–394.
- Moure, J.S. (1967b). A checklist of the known euglossine bees. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 5, 395–415.
- Moure, J.S. (1968) Espécies novas de *Euglossa* da América Central (Hymenoptera, Apidae). *Boletim da Universidade Federal do Paraná, Zoologia*, 3, 13–64.
- Moure, J.M. (1969) The Central American species of *Euglossa* subgenus *Glossura* Cockerell, 1917 (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical*, 15, 227–247.
- Moure, J.S. (1970) The species of euglossine bees of Central America belonging to the subgenus *Euglossella* (Hymenoptera, Apidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 42, 147–157.
- Moure, J.S. (1989) *Glossuropoda*, novo subgênero de *Euglossa*, e duas espécies novas da Amazônia, do mesmo subgênero (Apidae - Hymenoptera). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 84, 387–389.
- Moure, J.S. (1996) Notas sobre algumas espécies de abelhas da Bahia, Brasil (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 12, 467–470.
- Moure, J.S. & Schlindwein, C.P. (2002) Uma nova espécie de *Euglossa* (*Euglossella*) Moure do Nordeste do Brasil (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19, 585–588.
- Moure, J.S., Melo, G.A.R. & Faria Jr., L.R.R. (2007) Euglossini Latreille, 1802. In: Moure, J.S., Urban, D. & Melo, G.A.R. (Eds). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, pp. 214–255.
- Moure, J.S., Melo, G.A.R. & Faria Jr., L.R.R. (2012). Euglossini Latreille, 1802. In Moure, J.S., Urban, D. & Melo, G.A.R. (Eds). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version*. Disponível em <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>.
- Nemésio, A. (2006) *Euglossa anodorhynchi* sp. n. (Hymenoptera: Apidae), a new orchid bee from Southern Brazil. *Neotropical Entomology*, 35, 206–209.

- Nemésio, A. (2007) Three new species of *Euglossa* Latreille (Hymenoptera: Apidae) from Brazil. *Zootaxa*, 1547, 21–31.
- Nemésio, A. (2009a) Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, 2041, 1–242.
- Nemésio, A. (2009b) Taxonomic notes on *Euglossa* (*Glossuopoda*) with a key to the known species (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Zootaxa*, 2142, 45–56.
- Nemésio, A. (2011a) *Euglossa marianae* sp. n. (Hymenoptera: Apidae): a new orchid bee from the Brazilian Atlantic Forest and the possible first documented local extinction of a forest-dependent orchid bee. *Zootaxa*, 2892, 59–68.
- Nemésio, A. (2011b) *Euglossa bembei* sp. n. (Hymenoptera: Apidae): a new orchid bee from the Brazilian Atlantic Forest belonging to the *Euglossa cybelia* Moure, 1968 species group. *Zootaxa*, 3006, 43–49.
- Nemésio, A. (2012) Species of *Euglossa* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) belonging to the *purpurea* species group occurring in eastern Brazil, with description of *Euglossa monnei* sp.n. *Zootaxa*, 3153, 35–52.
- Nemésio, A. & Ferrari, R.R. (2011) Species of *Euglossa* (*Glossura*) and *E.* (*Glossuopoda*) (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) occurring in the Amazon, including new records for Brazil. *Zootaxa*, 2885, 1–13.
- Nemésio, A. & Rasmussen, C. (2011) Nomenclatural issues in the orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) and an updated catalogue. *Zootaxa*, 3006, 1–42.
- Nemésio, A. & Engel, M.S. (2012) Three new cryptic species of *Euglossa* from Brazil (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 222, 47–68.
- Nemésio, A. & Ferrari, R.R. (2012) *Euglossa* (*Glossura*) *bazinga* sp. n. (Hymenoptera: Apidae: Apinae, Apini, Euglossina), a new orchid bee from western Brazil, and designation of a lectotype for *Euglossa* (*Glossura*) *ignita* Smith, 1874. *Zootaxa*, 3590, 63–72.
- Nemésio, A., Cerântola, N.C.M, Vasconcelos, H.L., Nabout, J.C., Silveira, F.A. & Del Lama, M.A. (2012) Searching for *Euglossa cyanochlora* Moure, 1996

- (Hymenoptera, Apidae), one of the rarest bees in the world. *Journal of the Insect Conservation*, 16, 745–755.
- Nixon, K.C. (2002) *WinClada v. 1.00.08*. Programa distribuído pelo autor. Disponível em <http://www.cladistics.com>.
- Nylander, J.A.A. (2004) *MrModeltest v2*. Programa distribuído pelo autor. Disponível em: <http://www.abc.se/~nylander/>.
- Nylander, J.A.A., Ronquist, F.; Huelsenbeck, J.P. & Nieves Aldrey, J.L. (2004) Bayesian Phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology*, 53, 47–67.
- Oliveira, M.L. 2000. *O gênero Eulaema Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Euglossini): filogenia, biogeografia e relações com as Orchidaceae*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 159 pp.
- Oliveira, M.L. 2006. Nova hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros de Euglossini e entre as espécies de *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Acta Amazonica*, 36, 273–286.
- Olivier, A.G. (1789) Abeille. In: Diderot, M.M. & Alembert, D'. (Eds), *Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle. Insectes Vol. 4*. Pankouke, Paris, pp. 46–84.
- Page, R.D.M. (1998) NDE: NEXUS data editor for Windows. Programa distribuído pelo autor. Disponível em: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk>.
- Parra-H, A., Ospina-Torres, R. & Ramírez, S.R. (2006) *Euglossa natesi* n. sp., a new species of orchid bee from the Chocó region of Colombia and Ecuador (Hymenoptera: Apidae). *Zootaxa*, 1298, 29–36.
- Perty, M. (1833) *Delectus animalium articulorum: quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis augustissimi peracto collegerunt Dr. J.B. de Spix et Dr. C.F. Ph. de Martius*. Impensis Editoris, Munique, 224 pp.
- Posada, D. & Buckley, T.R.. (2004) Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology*, 53, 793–808.

- Rambaut, A. (2006–2013) *FigTree - Tree Figure Drawing Tool - v.1.3.1*. Programa distribuído pelo autor. Disponível em <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, W. & Drummond, A.J. (2003–2013) *Tracer v.1.6.0*. Programa distribuído pelo autor. Disponível em <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
- Ramírez, S.R. (2005) *Euglossa paisa*, a new species of orchid bee from the Colombian Andes (Hymenoptera: Apidae). *Zootaxa*, 1065, 51–60.
- Ramírez, S.R. (2006) *Euglossa samperi* n. sp., a new species of orchid bee from the Ecuadorian Andes (Hymenoptera: Apidae). *Zootaxa*, 1272, 61–68.
- Ramírez, S.R., Dressler, R.L. & Ospina, M. (2002) Abejas Euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de espécies com notas sobre su biología. *Biota Colombiana*, 3, 7–118.
- Ramírez, S.R., Roubik, D.W., Charlotte, S. & Pierce, N.E. (2010) Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 552–572.
- Rasmussen, C. & Skov, C. (2006) Description of a new species of *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) with notes on comparative biology. *Zootaxa*, 1210, 53–67.
- Rebêlo, J.M.M. & Moure, J.S. (1996) As espécies de *Euglossa* Latreille do nordeste de São Paulo (Apidae, Euglossinae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 12, 445–466.
- Roig-Alsina, A. & Michener, C.D. (1993) Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin*, 55, 123–173.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. & Teslenko, M. (2011) *Draft MrBayes version 3.2 Manual: Tutorials and Model Summaries*. Manual distribuído pelo autor. Disponível em: <http://mrbayes.sourceforge.net/manual.php>.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient

- Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
- Roubik, D.W. 2004. Sibling species among *Glossura* and *Glossuropoda* in the Amazon region (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 77, 235–253.
- Roubik, D.W. & Hanson, P.E. (2004) *Orchid bees of tropical America: biology and field guide*. INBIO, San José, 370 pp.
- Schrottky, C. (1911) Neue südamerikanische Hymenoptera. *Entomologische Rundschau*, 28, 38–39.
- Sereno, P.C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565–587.
- Skov, C. & Wiley, J. (2005) Establishment of the Neotropical orchid bee *Euglossa viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in Florida. *Florida Entomologist*, 88, 225–227.
- Smith, F. (1874) A revision of the genera *Epicharis*, *Centris*, *Eulema*, and *Euglossa*, belonging to the family Apidae, section Scopulipedes. *Annals and Magazine of Natural History*, 13, 440–446.
- Swofford, D.L. (2002) *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. (2011) MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28, 2731–2739.
- Taschenberg, E.L. (1883) Die Gattungen der Bienen (Anthophila). *Berliner entomologische Zeitschrift*, 27, 37–100.
- Vogel, S. (1966) Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und *Gloxina*. *Österreichische Botanischen Zeitschrift*, 113, 302–361.
- Westwood, J.O. (1840) Entomology [Vol. 6]. Bees, comprehending the uses and economical management of the honey-bee of Britain and other countries, together

with descriptions of the known wild species. *In*: W. Jardine (Ed.), *The naturalist's library*. W.H. Lizars, Edinburgh, pp. 17–301.

Xie, W., Lewis, P.O., Fan, Y., Kuo, L. & Chen, M.-H. (2011) Improving marginal likelihood estimation for Bayesian phylogenetic model selection. *Systematic Biology*, 60, 150–160.

8. APÊNDICES

Apêndice 1. Lista dos espécimes examinados durante o levantamento dos caracteres morfológicos. As informações apresentadas encontram-se organizadas da seguinte forma: **nome do município** ou **localidade**, estado ou província, país, data de coleta (no formato dd/mm/aaaa), (coletor), [número de tombo] e {coleção taxonômica de origem}.

Aglae caerulea (três espécimes): **Parauapebas**, Pará, Brasil, 30/01/2013, (F.A.Silveira), [1318376], {UFMG}; (L.Bandeira), [1318377], {UFMG}; 07/03/2013, (J.E.Santos Jr.), [1302735], {UFMG}.

Bombus transversalis (um espécime): **Alvorada do Oeste**, Rondônia, Brasil, 24/02/2008, (G.F.Viana), [13299-39349], {UFMG}.

Eufriesea auriceps (quatro espécimes): **Brasileira**, Piauí, Brasil, 22/12/2011, (G.S.Nascimento), [1300595], {UFMG}; 14/03/2012, (G.S.Nascimento), [1300596], {UFMG}. **Fruta de Leite**, Minas Gerais, Brasil, 09/02/2011, (M.V.Beirão), [26114-77017], {UFMG}; 10/02/2011; (M.V.Beirão), [26109-77010], {UFMG}.

Eufriesea nigrohirta (sete espécimes): **Brumadinho**, Minas Gerais, Brasil, 12/12/1997, (F.A.Silveira), [1826-5209], {UFMG}. **Catas Altas**, Minas Gerais, Brasil, 20/11/2004, (R.C.Mota), [11484-34101], {UFMG}. **Ibirité**, Minas Gerais, Brasil, 17/11/2004, (C.Jacobi), [11414-33937], {UFMG}. **Lima Duarte**, Minas Gerais, Brasil, 20/02/1990, (F.A.Silveira), [14857-43297], {UFMG}; [14857-43298], {UFMG}; 21/02/1990, (F.A.Silveira), [14857-43299], {UFMG}. **São Roque de Minas**, Minas Gerais, Brasil, 09/01/2007, (R.C.Mota), [11483-34100], {UFMG}.

Euglossa allosticta (17 espécimes): **Canaã dos Carajás**, Pará, Brasil, 08/09/2010, (R.B.Martines), [1306893], {UFMG}; 05/12/2010, (J.E.Santos Jr.), [1311017], {UFMG}; 06/12/2010, (J.E.Santos Jr.), [1311190], {UFMG}. **Marabá**, Pará, Brasil, 02/08/2010, (D.M.Barros), [22384-65795], {UFMG}; 03/08/2010, (A.L.Nascimento), [22312-65641], {UFMG}; 08/02/2011, (D.M.Barros), [22884-66770], {UFMG}; (G.A.Rosa), [22904-66799], {UFMG}; 31/05/2011, (D.M.Barros), [23179-67290], {UFMG}; 02/06/2011, (D.M.Barros), [23254-67398], {UFMG}; [23259-67407], {UFMG}. **Rio Branco**, 31/05/1996, (E.F.Morato), [15414-44491], {UFMG}, 26/07/1996, (E.F.Morato), [15419-44516], {UFMG}; [15433-44532], {UFMG};

[15494-44648], {UFMG}; 30/05/1997, (E.F.Morato), [15629-44888], {UFMG}; 05/10/1997, (E.F.Morato), [15791-45152], {UFMG}. **Tarapoto**, San Martín, Peru, 28/07/2012, (A.Nemésio), [1204780], {UFMG}.

Euglossa analis (12 espécimes): **Canaã dos Carajás**, Pará, Brasil, 04/12/2010, (L.N.Perillo), [1310832], {UFMG}; (A.S.Alvarenga), [1311147], {UFMG}. **Mâncio Lima**, Acre, Brasil, 09/11/1996, (E.F.Morato), [12372-36483], {UFMG}; [12372-36484], {UFMG}; [12380-36502], {UFMG}; [12398-36533], {UFMG}; 11/11/1996, (E.F.Morato), [12417-36556], {UFMG}. **Marabá**, Pará, Brasil, 02/08/2010, (A.L.Nascimento), [22375-65782], {UFMG}; 05/08/2010, (D.M.Barros), [22551-66106], {UFMG}; 07/08/2010, (A.L.Nascimento), [22622-66195], {UFMG}; (D.M.Barros), [22674-66271], {UFMG}. **Rio Branco**, Acre, Brasil, 04/09/1996, (E.F.Morato); [15446-44557], {UFMG}.

Euglossa asarophora (um espécime): **Cerro Jefe**, Panamá, Panamá, 04/01/1968, (R.L.Dressler), [14922-43374], {UFU}.

Euglossa augaspis (oito espécimes): **Belém**, 23/10/1968, (R.L.Dressler), [14508-42693], {UFMG}. **Porto Walter**, Pará, Brasil, 19/03/1997, (E.F.Morato), [12618-36901], {UFMG}. **Rio Branco**, Acre, Brasil, 16/08/1997, (E.F.Morato), [15242-44171], {UFMG}; [15244-44175], {UFMG}; [15249-44182], {UFMG}; [15249-44183], {UFMG}; 14/09/1997, (E.F.Morato), [15252-44191], {UFMG}; [15260-44218], {UFMG}.

Euglossa bazinga (dois espécimes): **Brasnorte**, Mato Grosso, Brasil, 25/03/2012, (S.Nascimento), [1208742], {UFU}; [1208743], {UFU}.

Euglossa bembai (nove espécimes): **Camacan**, Bahia, Brasil, 24/01/2010, (A.Nemésio), [17769-50997], {UFMG}; [17772-51010], {UFMG}; [17782-51056], {UFMG}. **Porto Seguro**, Bahia, Brasil, 12/12/2008, (A.Nemésio), [20112-57785], {UFMG}; 02/01/2009, (A. Nemésio), [21161-60819], {UFMG}. **Prado**, Bahia, Brasil, 31/12/2008, (A.Nemésio), [21094-60529], {UFMG}. **Santa Maria do Salto**, Minas Gerais, Brasil, 03/02/2011, (A.Nemésio), [18559-53252], {UFMG}; 12/02/2011, (A.Nemésio), [18695-53554], {UFMG}; 15/02/2011, (A.Nemésio), [18766-53728], {UFMG}.

Euglossa bursigera (nove espécimes): **Marabá**, Pará, Brasil, 31/03/2010, (H.S.Costa), [20531-58865], {UFMG}; 07/08/2010, (A.L.Nascimento), [22642-66223], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 08/12/2006, (R.B.Martines), [11494-34127], {UFMG}; 30/04/2012, (R.B.Martines), [1216235], {UFMG}; [1216243], {UFMG}; [1216249], {UFMG}. **Rio Branco**, Acre, Brasil, 30/05/1997, (E.F.Morato), [15639-44899], {UFMG}; 08/07/1997, (E.F.Morato), [15664-44930], {UFMG}; 16/09/1997, (E.F.Morato), [15750-45072], {UFMG}.

Euglossa chalybeata (11 espécimes): **Oriximiná**, Pará, Brasil, 13/12/2006, (R.B.Martines), [11623-34485], {UFMG}; 26/09/2011, (R.B.Martines), [1215841], {UFMG}; [1215842], {UFMG}; 01/05/2012, (R.B.Martines), [1216293], {UFMG}. **Terra Santa**, Pará, Brasil, 27/04/2012, (R.B.Martines), [1216124], {UFMG}; (F.V.Freitas), [1216330], {UFMG}; [1216330], {UFMG}; **Urucará**, Amazonas, Brasil, 25/04/2012, (R.B.Martines), [1216109], {UFMG}; [1216110], {UFMG}; [1216111], {UFMG}; [1216114], {UFMG}.

Euglossa cognata (12 espécimes): **Canaã dos Carajás**, Pará, Brasil, 31/01/2010, (R.C.C.Arantes), [1303900], {UFMG}; 01/02/2010, (R.C.C.Arantes), [1304001], {UFMG}. **Marabá**, Pará, Brasil, 08/02/2010, (H.S.Costa), [22839-66704], {UFMG}; [22840-66706], {UFMG}; [22854-66727], {UFMG}; (D.M.Barros); [22875-66753], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 11/12/2006, (R.B.Martines), [11558-34291], {UFMG}; [11558-34292], {UFMG}. **Terra Santa**, Pará, Brasil, 23/09/2011, (R.B.Martines), [1215729], {UFMG}; [1215740], {UFMG}; [1215750], {UFMG}; [1215938], {UFMG}.

Euglossa cyanochlora (dois espécimes): **Itamaraju**, Bahia, Brasil, 23/04/2009, (A.Nemésio), [19733-56859], {UFMG}; [19736-56864], {UFMG}.

Euglossa decorata (um espécime): **Canaã dos Carajás**, Pará, Brasil, 21/10/2010, (R.B.Martines), [1318374], {UFMG}.

Euglossa flammea (um espécime): **San Vito**, Puntarenas, Costa Rica, 22/08/1984, (R.L.Dressler), [14907-43359], {UFU}.

Euglossa fuscifrons (um espécime): **Rio Hollin**, Napo, Equador, 14/01/2012, (J.S.Ascher), [1208835], {UFU}.

Euglossa gorgonensis (um espécime): **Estación Biológica Las Cruces**, Puntarenas, Costa Rica, 29/05/2004, (J.S.Ascher), [1208850], {UFU}.

Euglossa heterosticta (oito espécimes): **Oriximiná**, Pará, Brasil, 13/12/2006, (R.M.Carmo), [11793-34870], {UFMG}; 01/03/2007, (R.M.Carmo), [12143-35897], {UFMG}; [12146-35909], {UFMG}; [12153-35918], {UFMG}. **Porto Walter**, Acre, Brasil, 19/03/1997, (E.F.Morato), [12624-36910], {UFMG}. **Rio Branco**, Acre, Brasil, 08/07/1997, (E.F.Morato), [15670-44936], {UFMG}; [15689-44965], {UFMG}. **Terra Santa**, Pará, Brasil, 28/03/2011, (R.B.Martines), [23489-68017], {UFMG}. [23489-68018], {UFMG}.

Euglossa ignita (21 espécimes): **Cananaã dos Carajás**, Pará, Brasil, 22/11/2012, (R.B.Martines), [1301861], {UFMG}. **Ilhéus**, Bahia, Brasil, 07/12/2011, (R.N.Mota), [26324-77469], {UFMG}; [26326-77474], {UFMG}; [26326-77476], {UFMG}. **Linhares**, Espírito Santo, Brasil, 22/03/1997, (M.A.Bonilla), [6702-18305], {UFMG}; [6704-18309], {UFMG}; [6705-18311], {UFMG}. **Marabá**, Pará, Brasil, 03/08/2010, (H.S.Costa), [22440-65899], {UFMG}; 04/08/2010, (G.A.Rosa); [22579-65899], {UFMG}; 08/02/2011, (G.A.Rosa), [22861-66735], {UFMG}; [22861-66737], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 26/09/2011, (R.B.Martines), [1215855], {UFMG}; [1215856], {UFMG}. **Rio Branco**, Acre, Brasil, 16/09/1997, (E.F.Morato), [15765-45101], {UFMG}; [15769-45105], {UFMG}; [15776-45126], {UFMG}. **Terra Santa**, Pará, Brasil, 28/04/2012, (F.V.Freitas), [1216363], {UFMG}. **Urucará**, Amazonas, Brasil, 02/04/2011, (R.B.Martines), [23605-68274], {UFMG}; 30/09/2011, (R.B.Martines), [1216099], {UFMG}; [1216100], {UFMG}.

Euglossa imperialis (17 espécimes): **Francisco Dumont**, Minas Gerais, Brasil, 21/12/2012, (R.B.Martines), [1301495], {UFMG}. **Ilhéus**, Bahia, Brasil, 07/12/2011, (R.N.Mota), [26320-77442], {UFMG}; [26321-77443], {UFMG}; [26322-77447], {UFMG}; [26322-77449], {UFMG}. **Lassance**, Minas Gerais, Brasil, 17/12/2012, (R.B.Martines), [1301323], {UFMG}; [1301325], {UFMG}; [1301345], {UFMG}; [1303355], {UFMG}; 19/12/2012, (R.M.Carmo), [1301726], {UFMG}. **Urucará**, Amazonas, Brasil, 30/09/2011, (R.B.Martines), [1215921]{UFMG}}; [1215927]{UFMG}}; (R.M.Carmo), [1216085], {UFMG}; [1216089], {{UFMG}}; [1216091], {UFMG}; [1216093], {UFMG}. **Terra Santa**, Pará, Brasil, 28/03/2011, (R.M.Carmo), [23652-68339], {UFMG}.

Euglossa inflata (dois espécimes): **Korou**, Guiana Francesa, 16/07/1977, (C.Michener), [HY000997], {UFU}. **Régina**, Guiana Francesa, 16/04/2004, (D.Roubik), [HY000998], {UFU}.

Euglossa intersecta (nove espécimes): **Canaã dos Carajás**, Pará, Brasil, 08/09/2010, (R.B.Martines), [1306936], {UFMG}; 07/12/2010, (R.M.Carmo), [1311081], {UFMG}; [1311086], {UFMG}; [1311087], {UFMG}. **Marabá**, Pará, Brasil, 02/08/2010, (G.A.Rosa), [22359-65740], {UFMG}; [22393-65819], {UFMG}; 03/08/2010, (A.G.C.N.Sousa), [22302-65628], {UFMG}; [22313-65645], {UFMG}. **Terra Santa**, Pará, Brasil, 20/10/2012, (R.B.Martines), [1216452], {UFMG}.

Euglossa iopoecila (dois espécimes): **Angra dos Reis**, Rio de Janeiro, Brasil, 29/04/2004, (L.N.Morgado), [HY000995], {UFU}; **São Sebastião Mata**, São Paulo, Brasil, 18/12/1999, (S.Mateus), [14386-42515], {UFU}.

Euglossa ioprosopa (dois espécimes): **Mâncio Lima**, Acre, Brasil, 13/11/1996, (E.F.Morato), [12466-36630], {UFMG}; [12477-36647], {UFMG}.

Euglossa juremae (dois espécimes): **Porto Velho**, Rondônia, Brasil, 28/11/2012, (J.E.Santos Jr.), [1218536], {UFMG}. **Vilhena**, Rondônia, Brasil, ??/11/1987, (O.Roppa), [14264-42297], {UFU}.

Euglossa laevicincta (dois espécimes): **Marabá**, Pará, Brasil, 04/08/2012, (H.S.Costa), [22580-66144], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 08/12/2006, (R.B.Martines), [11497-34131], {UFMG}.

Euglossa lugubris (dois espécimes): **Marabá**, Pará, Brasil, 02/08/2010, (G.A.Rosa), [22401-65841], {UFMG}. **São Gabriel da Cachoeira**, Amazonas, Brasil, 23/08/2003, (R.Dias), [1318375], {UFMG}.

Euglossa mandibularis (um espécime): **Viçosa**, Minas Gerais, Brasil, 02/12/1987, (A.A.Soares), [14391-42530], {UFU}.

Euglossa melanotricha (oito espécimes): **Belo Horizonte**, Minas Gerais, Brasil, 27/12/1997, (A.Nemésio), [1942-5784], {UFMG}; 22/04/2005, (L.M.Santos), [11973-35516], {UFMG}. **Corumbá**, Mato Grosso do Sul, Brasil, 23/10/2011, (R.M.Carmo), [24975-73390], {UFMG}. **Lassance**, Minas Gerais, Brasil, 15/12/2012, (R.M.Carmo), [1301663], {UFMG}. **Paraopeba**, Minas Gerais, Brasil, 12/01/1987, (F.A.Silveira),

[14896-43346], {UFMG}; 06/06/1987, (F.A.Silveira), [14895-43345], {UFMG}. **São Gonçalo do Rio Abaixo**, Minas Gerais, Brasil, 11/10/2002, (R.Loyola), [13259-39254], {UFMG}; 15/11/2002, (C.F.Cardoso), [8741-26417], {UFMG}.

Euglossa modestior (oito espécimes): **Guarajá-Mirim**, Rondônia, Brasil, 15/07/1990, (A.Negretti), [14512-42705], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 24/10/2012, (R.M.Carmo), [1216601], {UFMG}; [1216602], {UFMG}; [1216604], {UFMG}; 25/10/2012, (R.B.Martines), [1216540], {UFMG}; [1216543], {UFMG}. **Tupari**, Chaparé, Bolívia, 07/05/2001, (B.Bembé), [14670-42946], {UFMG}. **Urucará**, Amazonas, Brasil, 25/04/2012, (F.V.Freitas), [1216314], {UFMG}.

Euglossa natesi (um espécime): **Urrao**, Antioquia, Colômbia, 08/11/1982, (J.P.Folsom), [HY000996], {UFU}.

Euglossa nigrosignata (um espécime): **Montanhas a norte do Vale de Antón**, Coclé, Panamá, 02/11/1964, (R.L.Dressler), [534442], {USNM}.

Euglossa occidentalis (cinco espécimes): **Marabá**, Pará, Brasil, 02/08/2010, (A.G.C.N.Sousa), [22324-65659], {UFMG}; 03/08/2010, (A.G.C.N.Sousa), [22397-65828], {UFMG}; 07/08/2010, (G.S.Pinto), [22626-66200], {UFMG}; (G.A.Rosa), [22702-66311], {UFMG}. **Urucará**, Amazonas, Brasil, 22/10/2012, (R.B.Martines), [1216492], {UFMG}.

Euglossa oleolucens (um espécime): **Estación Biológica de Las Cruces**, Puntarenas, Costa Rica, 28/05/2004, (J.S.Ascher), [1208852], {UFU}.

Euglossa orellana (dez espécimes): **Marabá**, Pará, Brasil, 30/03/2010, (H.S.Costa), [20445-58758], {UFMG}; 31/03/2010, (H.S.Costa), [20528-58861], {UFMG}; 02/08/2010, (G.A.Rosa), [22397-65830], {UFMG}; 03/08/2010, (G.S.Pinto), [22420-65869], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 26/09/2011, (R.B.Martines), [1215875], {UFMG}. **Parauapebas**, Pará, Brasil, 08/03/2013, (J.E.Santos Jr.), [1302915], {UFMG}. **Terra Santa**, Pará, Brasil, 24/09/2011, (R.B.Martines), [1215766], {UFMG}; (R.M.Carmo), [1215976], {UFMG}; 19/10/2012, (R.B.Martines), [1216436], {UFMG}. **Urucará**, Amazonas, Brasil, 22/10/2012, (R.M.Carmo), [1216589], {UFMG}.

Euglossa parvula (12 espécimes): **Oriximiná**, Pará, Brasil, 27/02/2007, (R.M.Carmo), [12092-35781], {UFMG}; 10/12/2006, (R.B.Martines), [11528-34198], {UFMG}; [11534-34219], {UFMG}; [11535-34225], {UFMG}; [11535-34227], {UFMG}; [11545-34253], {UFMG}; 11/12/2006, (R.B.Martines), [11584-34395], {UFMG}; [11585-34398], {UFMG}; 14/12/2006, (R.B.Martines), [11642-34537], {UFMG}; 14/12/2006, (R.B.Martines), [11649-34553], {UFMG}; [11659-34574], {UFMG}; 24/10/2012, (R.B.Martines), [1216506], {UFMG}.

Euglossa pepeii (dois espécimes): **Porto Seguro**, Bahia, Brasil, 17/01/2009, (A.Nemésio), [21413-61933], {UFMG}; 20/04/2009, (A.Nemésio), [19706-56790], {UFMG}.

Euglossa piliventris (nove espécimes): **Marabá**, Pará, Brasil, 02/08/2010, (A.L.Nascimento), [22388-65804], {UFMG}; [22390-65806], {UFMG}; 04/08/2010, (G.A.Rosa), [22588-66153], {UFMG}; 05/08/2010, (G.S.Pinto), [22737-66363], {UFMG}; 07/08/2010, (H.S.Costa), [22725-66347], {UFMG}; [22729-66354], {UFMG}; 08/02/2011, (D.M.Barros), [22900-66794], {UFMG}; 10/02/2011, (G.A.Rosa), [23029-67029], {UFMG}; 31/05/2011, (H.Costa), [23203-67320], {UFMG}.

Euglossa pleosticta (dez espécimes): **Araguari**, Minas Gerais, Brasil, 17/07/2007, (F.A.Silveira), [13477-39901], {UFMG}. **Belo Horizonte**, Minas Gerais, Brasil, 13/08/1999, (A.G.Dasceno), [4035-11474], {UFMG}; [4035-11475], {UFMG}. **Marabá**, Pará, Brasil, 03/08/2010, (G.S.Nascimento), [22443-65907], {UFMG}; [22450-65918], {UFMG}; 05/08/2010, (D.M.Barros), [22541-66087], {UFMG}. **Mariléia**, Minas Gerais, Brasil, 03/07/1999, (A.Nemésio), [3881-11143], {UFMG}; 04/07/1999, (A.G.Dasceno), [3901-1183], {UFMG}; [3902-11184], {UFMG}; [3904-11191], {UFMG}.

Euglossa roubiki (15 espécimes): **Linhares**, Espírito Santo, Brasil, 27/07/1995, (M.A.Bonilla), [6964-18697], {UFMG}; [6964-18698], {UFMG}; [6964-18699], {UFMG}; [6964-18700], {UFMG}; 18/12/1996, (M.A.Bonilla), [6945-18659], {UFMG}; [6951-18673], {UFMG}; 19/12/1996, (M.A.Bonilla), [6953-18675], {UFMG}; [6958-18684], {UFMG}. **Ilhéus**, Bahia, Brasil, 11/07/2011, (R.N.Mota), [26295-77394], {UFMG}; [26296-77396], {UFMG}; [26298-77398], {UFMG};

[26300-77400], {UFMG}; [26305-77405], {UFMG}; [26306-77406], {UFMG}; [26307-77407], {UFMG}.

Euglossa rufipes (um espécime): **Tarapoto**, San Martín, Peru, 30/07/2012, (A.Nemésio), [1205007], {UFU}.

Euglossa rugilabris (dois espécimes): **Mâncio Lima**, Acre, Brasil, 11/11/1996, (E.F.Morato), [12429-36573], {UFMG}. **Tarapoto**, San Martín, Peru, 21/07/2012, (A.Nemésio), [1204307], {UFMG}.

Euglossa securigera (nove espécimes): **Alvorada do Oeste**, Rondônia, Brasil, 08/03/2008, [G.F.Viana], [13300-39352], {UFMG}. **Belo Horizonte**, Minas Gerais, Brasil, 26/02/1998, (A.Nemésio), [2148-6779], {UFMG}; [2150-6788], {UFMG}; 25/02/2004, (L.M.Santos), [11916-35367], {UFMG}; [11918-35377], {UFMG}. **Paraopeba**, Minas Gerais, Brasil, 30/08/1987, (F.A.Silveira), [14897-43347], {UFMG}. **Parnaíba**, Piauí, Brasil, 21/06/2009, (F.A.Silveira), [19197-55108], {UFMG}; 29/08/2009, (F.A.Silveira), [19218-55240], {UFMG}; [1922-55290], {UFMG}.

Euglossa solangeae (três espécimes): **Cananéia**, São Paulo, Brasil, 03/10/2004, (S.C.Augusto), [12326-36329], {UFMG}; 25/09/2005, (S.C.Augusto), [12327-36333], {UFMG}; [12327-36334], {UFMG}.

Euglossa stellfeldi (11 espécimes): **Belo Horizonte**, Minas Gerais, Brasil, 27/01/2013, (A.Nemésio), [2098-6566], {UFMG}; [2098-6567], {UFMG}. **Ibirité**, Minas Gerais, Brasil, 20/05/1999, (A.G.Damasceno), [3702-10721], {UFMG}; [3704-10725], {UFMG}; [3706-10730], {UFMG}. **Lassance**, Minas Gerais, Brasil, 27/10/2004, (R.B.Martines), [10203-29845], {UFMG}; 01/04/2005, (A.A.Azevedo), [10641-31274], {UFMG}. **São Gonçalo do Rio Abaixo**, Minas Gerais, Brasil, 05/12/2002, (C.F.Cardoso), [8785-26486], {UFMG}; [8786-26488], {UFMG}; [8788-26490], {UFMG}; [8788-26491], {UFMG}.

Euglossa stilbonata (oito espécimes): **Régina**, Guiana Francesa, 08/02/1991, (C.Snyder), [14491-42662], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 25/06/1978, (A.Raw), [14555-42780], {UFMG}; 09/12/2006, (R.M.Carmo), [11687-34629], {UFMG}; 26/02/2007, (R.M.Carmo), [12204-36029], {UFMG}; [12209-36037], {UFMG};

(R.B.Martines), [12220-36060], {UFMG}; 01/03/2007, (R.M.Carmo), [12145-35908], {UFMG}; 04/03/2007, (R.M.Carmo), [12138-35889], {UFMG}.

Euglossa tiputini (um espécime): **Yasuni Nacional Park**, Napo, Equador, 13-27/04/1998, (D.Roubik), [534453], {USNM}.

Euglossa truncata (sete espécimes): **Belo Horizonte**, Minas Gerais, Brasil, 27/02/1998, (A.Nemésio), [2162-6828], {UFMG}; 25/09/2003, (A.Nemésio), [11846-35089], {UFMG}. **São Gonçalo do Rio Abaixo**, Minas Gerais, Brasil, 03/05/2002, (C.F.Cardoso), [8653-26276], {UFMG}; [8657-26282], {UFMG}; 07/07/2012, (C.F.Cardoso), [8691-26333], {UFMG}; 05/08/2012, (C.F.Cardoso), [8702-26348], {UFMG}; [8703-26349], {UFMG}.

Euglossa viridifrons (quatro espécimes): **Mâncio Lima**, Acre, Brasil, 21/11/1996, (E.F.Morato), [12522-36732], {UFMG}; **Oriximiná**, Pará, Brasil, 11/12/2006, (R.B.Martines), [11557-34285], {UFMG}; [11571-34348]; {UFMG}; [11582-34386], {UFMG}.

Euglossa viridis (um espécime): **Mâncio Lima**, Acre, Brasil, 09/11/1996, (E.F.Morato), [12348-36392], {UFMG}.

Eulaema athleticana (oito espécimes): **Cairu**, Bahia, Brasil, 05/01/2002, (R.Loyola), [11660-34575], {UFMG}; [11660-34578], {UFMG}; [11660-34579], {UFMG}. **Ilhéus**, Bahia, Brasil, 02/09/2011, (R.N.Mota), [26334-77497], {UFMG}; [26335-77498], {UFMG}. **Linhares**, Espírito Santo, Brasil, 01/03/1997, (M.A.Bonilla), [6675-18249], {UFMG}; [6688-18287], {UFMG}. **Valença**, Bahia, Brasil, 10/06/1995, (E.L.Neves), [7428-21962], {UFMG}.

Eulaema nigrita (dez espécimes): **Belo Horizonte**, Minas Gerais, Brasil, 06/12/1997, (A.Nemésio), [1842-5290], {UFMG}; [1842-5291], {UFMG}; 10/06/2000, (M.Pompeu), [6972-18748], {UFMG}; [6972-18756], {UFMG}; 17/06/2000, (M.Pompeu), [6979-18796], {UFMG}; 21/06/2000, (M.Pompeu), [6987-18842], {UFMG}. **Felixlândia**, Minas Gerais, Brasil, 12/09/2001, (A.A.Azevedo), [7840-23608], {UFMG}. **Rio de Janeiro**, Rio de Janeiro, Brasil, 05/05/2004, (A.L.G.Silva), [9619-28409], {UFMG}. **Rio Branco**, Acre, Brasil, 16/09/1997, (E.F.Morato), [15751-45076], {UFMG}; 15752-45077, {UFMG}.

Exaerete frontalis (nove espécimes): **Linhares**, Espírito Santo, Brasil, 25/03/1997, (M.A.Bonilla), [6751-18374], {UFMG}; [6753-18378], {UFMG}. **Marabá**, Pará, Brasil, 30/03/2010, (A.Sousa), [20363-58651], {UFMG}; (G.Rosa), [20371-58664], {UFMG}; [20384-58678], {UFMG}; [20388-58685], {UFMG}; (H.S.Costa), [20427-58738], {UFMG}. **Oriximiná**, Pará, Brasil, 10/12/2006, (R.B.Martines), [11526-34190], {UFMG}; [11537-34230], {UFMG}.

Exaerete smaragdina (sete espécimes): **Belo Horizonte**, Minas Gerais, Brasil, 25/01/1998, (A.Nemésio), [2087-6496], {UFMG}; [2089-6511], {UFMG}; [2091-6527], {UFMG}. **Itaúna**, Minas Gerais, Brasil, 27/12/1997, (P.E.M.Guimarães), [1973-6000], {UFMG}. **Rio Branco**, Acre, Brasil, 16/09/1997, (E.F.Morato), [15761-45095], {UFMG}; [15768-45104], {UFMG}; [15775-45123], {UFMG}.

Apêndice 2. Códigos de acesso às sequências nucleotídicas obtidas no NCBI GenBank (modificada de Ramírez *et al.* [2010]). CoI= subunidade I da Citocromo Oxidase; ArgK= Arginina Quinase; Pol= RNA Polimerase II; EF1= Fator de Elongação 1- α .

Taxon	Voucher	Código de acesso			
		CoI	ArgK	Pol	EF1
<i>Aglae caerulea</i>	EU53a	EU421542		EU421289	EU421413
<i>Bombus transversalis</i>	MP146	EU163124	EU163211	EU163043	EU162880
<i>Euglossa allosticta</i>	EU34	EU421517	EU421648	EU421266	EU421389
<i>Euglossa analis</i>	EU57	EU421545	EU421674	EU421292	EU421417
<i>Euglossa asarophora</i>	EU15	EU421495	EU421627	EU421247	EU421366
<i>Euglossa augaspis</i>	EU36	EU421519	EU421650	EU421267	EU421391
<i>Euglossa bursigera</i>	EU89	EU421573	EU421701	EU421319	EU421446
<i>Euglossa chalybeata</i>	EU30a	EU421513	EU421644	-	EU421385
<i>Euglossa cognata</i>	EU27a	-	EU421640	EU421261	EU421381
<i>Euglossa cognata</i>	EU27	EU421510	-	-	-
<i>Euglossa decorata</i>	EU22b	EU421504	EU421636	EU421255	EU421375
<i>Euglossa flammea</i>	EU125a	EU421489	EU421620	EU421240	EU421359
<i>Euglossa fuscifrons</i>	EU46	EU421532	EU421663	EU421279	EU421403
<i>Euglossa gorgonensis</i>	EU67a	-	-	-	EU421426
<i>Euglossa gorgonensis</i>	EU67	EU421553	EU421683	-	-
<i>Euglossa heterosticta</i>	EU19	EU421500	EU421632	EU421252	EU421371
<i>Euglossa ignita</i>	EU14	EU421490	EU421621	EU421241	EU421360
<i>Euglossa imperialis</i>	EU5	EU421537	EU421668	EU421284	EU421408
<i>Euglossa inflata</i>	EU114a	EU421472	EU421601	-	EU421342
<i>Euglossa intersecta</i>	EU21	EU421503	EU421635	-	EU421374
<i>Euglossa ioprosopa</i>	EU39	EU421523	EU421654	EU421270	EU421394
<i>Euglossa iopyrrha</i>	EU112	EU421470	EU421599	EU421222	EU421340
<i>Euglossa laevicincta</i>	EU41a	EU421527	EU421658	EU421274	EU421398
<i>Euglossa lugubris</i>	EU37	EU421520	EU421651	EU421268	EU421392
<i>Euglossa mandibularis</i>	EU129	-	EU421612	EU421233	-
<i>Euglossa melanotricha</i>	EU131	EU421485	EU421615	EU421236	EU421354
<i>Euglossa modestior</i>	EU47	EU421564	EU421692	EU421310	EU421437
<i>Euglossa natesi</i>	EU130a	-	EU421614	EU421235	-
<i>Euglossa occidentalis</i>	EU109	EU421467	EU421595	EU421219	EU421336
<i>Euglossa oleolucens</i>	EU64	-	EU421681	-	EU421424
<i>Euglossa orellana</i>	EU30	-	EU421643	EU421263	EU421384
<i>Euglossa parvula</i>	EU119	EU421477	EU421606	EU421227	EU421347
<i>Euglossa piliventris</i>	EU142	-	EU421624	EU421244	EU421363
<i>Euglossa rufipes</i>	EU56	EU421544	EU421673	EU421291	EU421416
<i>Euglossa rugilabris</i>	EU105	EU421465	EU421593	EU421217	EU421334
<i>Euglossa securigera</i>	EU134	EU421487	EU421618	EU421239	EU421357
<i>Euglossa stellfeldi</i> (como <i>Eg. annectans</i>)	EU135	EU421488	EU421619	-	EU421358
<i>Euglossa stilbonota</i>	EU26a	-	-	EU421260	EU421380
<i>Euglossa stilbonota</i>	EU26	EU421509	-	-	-
<i>Euglossa truncata</i>	EU133	EU421486	EU421617	EU421238	EU421356
<i>Euglossa viridifrons</i>	EU118	EU421476	EU421605	-	EU421346
<i>Euglossa viridis</i>	EU32a	EU421515	EU421646	-	EU421387
<i>Exaerete frontalis</i>	EU12a	-	-	-	EU421352
<i>Eulaema nigrita</i>	EU7	EU421555	EU421685	EU421300	EU421427
<i>Exaerete frontalis</i>	EU12	EU421478	EU421607	-	-
<i>Exaerete smaragdina</i>	EU1	EU421457	EU421585	EU421211	EU421326

Apêndice 3. Matriz filogenética dos caracteres morfológicos discretos com a interpretação para cada um dos táxons. Aqui, os caracteres estão dispostos na mesma ordem em que foram listados na seção 4.1.1 do texto. -, não aplicável; ?, dado faltante.

Táxons/caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Bombus transversalis</i>	0	0	0	0	?	0	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	-	1	0	0	0
<i>Aglae caerulea</i>	2	1	0	0	?	0	-	0	0	-	0	-	0	0	0	0	-	0	-	0	0	3	2
<i>Eufriesea auriceps</i>	1	0	0	0	?	0	-	0	1	3	1	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	1
<i>Eufriesea nigrohirta</i>	2	0	0	0	?	0	-	0	1	3	1	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	1
<i>Euglossa allosticta</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	0	2	0	0	2
<i>Euglossa analis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	0	2
<i>Euglossa asarophora</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	1	2	2
<i>Euglossa augaspis</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa bazinga</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa bembei</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	1	2
<i>Euglossa bursigera</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa chalybeata</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa cognata</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	0	2
<i>Euglossa cyanochlora</i>	3	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	1	1	2	1	2	1	1	2	2
<i>Euglossa decorata</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	0	0	2
<i>Euglossa flammea</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa fuscifrons</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	0	1	2
<i>Euglossa gorgonensis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	0	2
<i>Euglossa heterosticta</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	0	2
<i>Euglossa ignita</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa imperialis</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa inflata</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	1	0	-	1	2	1	1	2	2
<i>Euglossa intersecta</i>	3	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	1	1	2	1	2	1	1	2	2
<i>Euglossa iopoecila</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa ioprosopa</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	1	2
<i>Euglossa juremae</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	1	0	-	1	1	1	1	2	2
<i>Euglossa laevicincta</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	1	1	2
<i>Euglossa lugubris</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	1	2	2
<i>Euglossa mandibularis</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	2
<i>Euglossa melanotricha</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa modestior</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa natesi</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa nigrosignata</i>	0	?	?	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	2	1	1	2	2
<i>Euglossa occidentalis</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa oleolucens</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	0	2
<i>Euglossa orellana</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa parvula</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	0	1	2
<i>Euglossa pepeii</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa piliventris</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	1	2	2
<i>Euglossa pleosticta</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa roubiki</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa rufipes</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa rugilabris</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	1	0	-	1	1	1	1	2	2
<i>Euglossa securigera</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa solangeae</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	0	1	2
<i>Euglossa stellfeldii</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	0	1	2
<i>Euglossa stilbonota</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	0	1	2
<i>Euglossa tiputini</i>	1	0	?	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	-	1	1	2	1	2	2
<i>Euglossa truncata</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	0	1	2
<i>Euglossa viridifrons</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	0	-	1	1	0	2
<i>Euglossa viridis</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	-	1	1	1	0	0	2
<i>Eulaema atleticana</i>	2	1	1	0	?	0	-	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	-	0	0	1	2
<i>Eulaema nigrita</i>	2	1	1	0	?	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	-	0	0	1	2
<i>Exaerete frontalis</i>	2	0	0	0	?	0	-	0	1	0	0	-	1	1	0	0	-	0	-	0	0	2	2
<i>Exaerete smaragdina</i>	2	0	0	0	?	0	-	0	1	0	0	-	1	1	0	0	-	0	-	0	0	1	2

Apêndice 3. Continuação...

Táxons/caracteres	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	
<i>Bombus transversalis</i>	2	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	-	0	-	-	0	0	-	0	1	1	-	-	
<i>Aglae caerulea</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	-	0	-	-	1	0	-	0	0	0	-	-	
<i>Eufriesea auriceps</i>	2	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	-	0	-	-	1	0	-	0	1	2	-	-	
<i>Eufriesea nigrohirta</i>	2	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	-	0	-	-	1	0	-	0	1	2	-	-	
<i>Euglossa allosticta</i>	1	1	3	2	3	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa analis</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa asarophora</i>	1	2	1	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa augaspis</i>	1	1	3	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa bazinga</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa bembai</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	0	2	
<i>Euglossa bursigera</i>	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa chalybeata</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa cognata</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	0	0	
<i>Euglossa cyanochlora</i>	3	1	1	3	2	1	1	1	0	2	1	1	1	0	-	1	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa decorata</i>	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	-	-	1	1	1	0	1	3	0	3	
<i>Euglossa flammea</i>	1	2	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa fuscifrons</i>	1	1	3	1	3	1	1	0	1	1	1	0	1	0	-	0	0	-	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa gorgonensis</i>	1	1	3	1	3	1	1	0	1	1	1	0	1	0	-	0	0	-	0	1	3	1	3	
<i>Euglossa heterosticta</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa ignita</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa imperialis</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa inflata</i>	1	1	3	3	2	1	1	0	1	1	1	0	1	0	-	0	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa intersecta</i>	3	1	1	3	2	1	1	1	0	2	1	1	1	0	-	1	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa iopoecila</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	0	3	
<i>Euglossa ioprosopa</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa juremae</i>	0	1	3	3	2	1	1	0	1	1	1	0	1	0	-	0	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa laevicincta</i>	1	1	3	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa lugubris</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	-	0	1	3	0	1
<i>Euglossa mandibularis</i>	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	-	-	0	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa melanotricha</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa modestior</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa natesi</i>	1	2	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	2	3	
<i>Euglossa nigrosignata</i>	1	1	1	2	3	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	3	2	3	
<i>Euglossa occidentalis</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa oleolucens</i>	1	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	0	0	-	0	1	3	2	3	
<i>Euglossa orellana</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa parvula</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa pepeii</i>	1	1	2	1	2	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa piliventris</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	-	0	1	3	1	1		
<i>Euglossa pleosticta</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa roubiki</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	1	3	
<i>Euglossa rufipes</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	2	3	
<i>Euglossa rugilabris</i>	0	1	3	3	2	1	1	0	1	1	1	0	1	0	-	0	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa securigera</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa solangeae</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	0	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa stalleldi</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	0	1	1	0	1	3	2	2	
<i>Euglossa stilbonota</i>	1	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	3	1	2	
<i>Euglossa tiputini</i>	1	1	3	3	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	3	2	1	
<i>Euglossa truncata</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	3	0	1	
<i>Euglossa viridifrons</i>	1	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	3	1	1	
<i>Euglossa viridis</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	0	1	1	0	1	3	1	1	
<i>Eulaema atleticana</i>	0	0	0	1	3	1	0	0	0	2	0	-	0	-	-	1	0	-	1	1	1	-	-	
<i>Eulaema nigrita</i>	0	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	-	0	-	-	1	0	-	1	1	1	-	-	
<i>Exaerete frontalis</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	2	1	0	0	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	
<i>Exaerete smaragdina</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	2	1	0	0	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	

Apêndice 3. Continuação...

Táxons/caracteres	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69
<i>Bombus transversalis</i>	0	2	3	0	1	0	-	0	0	-	0	0	0	0	2	0	1	0	0	2	-	2	0
<i>Aglae caerulea</i>	0	1	3	0	2	0	-	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	-	0	-
<i>Eufriesea auriceps</i>	1	0	0	2	0	0	-	0	0	-	0	0	0	4	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Eufriesea nigrohirta</i>	1	0	0	2	0	0	-	0	0	-	0	0	1	4	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa allosticta</i>	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa analis</i>	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	2	0	1	2	4	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa asarophora</i>	0	1	3	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	2	1	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa augaspis</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	1
<i>Euglossa bazinga</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa bembai</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa bursigera</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	1
<i>Euglossa chalybeata</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa cognata</i>	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	2	0	1	2	4	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa cyanochlora</i>	0	2	3	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	3	3	2	1
<i>Euglossa decorata</i>	0	1	2	0	0	1	2	2	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	1	2	-	2	0
<i>Euglossa flammea</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	3	1	0	1	0	1	3	0	2	2
<i>Euglossa fuscifrons</i>	0	2	2	0	0	0	-	1	1	1	2	0	1	1	1	0	1	0	1	2	-	2	0
<i>Euglossa gorgonensis</i>	0	2	2	0	0	0	-	1	1	1	2	0	1	3	1	0	1	0	1	2	-	2	0
<i>Euglossa heterosticta</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa ignita</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa imperialis</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	2	2	1
<i>Euglossa inflata</i>	0	2	1	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	3	0	2	0
<i>Euglossa intersecta</i>	0	2	3	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	3	3	2	1
<i>Euglossa iopoecila</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	2	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa ioprosopa</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	0	2	2
<i>Euglossa juremae</i>	0	2	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	3	0	2	0
<i>Euglossa laevicincta</i>	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	2
<i>Euglossa lugubris</i>	0	2	2	0	0	1	2	2	1	1	2	1	1	1	3	0	1	0	1	3	2	2	1
<i>Euglossa mandibularis</i>	0	1	2	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	2	1	0	1	0	1	3	2	2	1
<i>Euglossa melanotricha</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	2	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa modestior</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa natesi</i>	0	2	3	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	5	0	1	0	1	3	0	2	1
<i>Euglossa nigrosignata</i>	0	1	2	0	0	1	0	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	0
<i>Euglossa occidentalis</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa oleolucens</i>	0	2	2	0	0	0	-	1	1	1	2	0	1	?	1	0	1	0	1	3	0	2	0
<i>Euglossa orellana</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa parvula</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	4	0	0	-	1	2	-	2	2
<i>Euglossa pepeii</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	4	0	0	-	1	2	-	2	2
<i>Euglossa piliventris</i>	0	2	2	0	0	1	2	2	1	1	2	1	1	1	3	0	1	0	1	3	2	2	1
<i>Euglossa pleosticta</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa roubiki</i>	0	1	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa rufipes</i>	0	1	3	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	2	1	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa rugilabris</i>	0	2	2	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	2	-	2	0
<i>Euglossa securigera</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa solangeae</i>	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	0	2	2
<i>Euglossa stellfeldi</i>	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	3	0	2	2
<i>Euglossa stilbonota</i>	0	2	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	1	1	1	0	1	0	1	2	-	2	0
<i>Euglossa tiputini</i>	0	1	2	0	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	3	2	2	1
<i>Euglossa truncata</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Euglossa viridifrons</i>	0	2	1	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	1	0	1	0	1	3	1	2	1
<i>Euglossa viridis</i>	0	2	2	0	0	1	1	2	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	1	2	-	2	2
<i>Eulaema atleticana</i>	0	0	3	0	2	0	-	0	0	-	0	0	0	0	2	0	0	-	0	0	-	0	-
<i>Eulaema nigrita</i>	0	0	3	0	2	0	-	0	0	-	0	0	0	0	2	0	0	-	0	0	-	0	-
<i>Exaerete frontalis</i>	0	1	4	1	2	0	-	0	0	-	1	0	1	1	0	1	0	-	1	2	-	1	-
<i>Exaerete smaragdina</i>	0	1	3	1	2	0	-	0	0	-	1	0	1	1	3	1	0	-	1	1	-	2	0

Apêndice 3. Continuação...

Táxons/caracteres	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92
<i>Bombus transversalis</i>	0	0	0	0	0	-	0	-	-	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	-	0	-	0
<i>Aglae caerulea</i>	1	0	1	1	0	-	0	-	-	0	-	1	0	0	1	0	-	1	0	0	0	-	1
<i>Eufriesea auriceps</i>	1	1	1	0	0	-	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	-	1	0	1	1	0	1
<i>Eufriesea nigrohirta</i>	1	2	1	0	0	-	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	-	1	0	1	1	0	1
<i>Euglossa allosticta</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	0	1	1	1	1
<i>Euglossa analis</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa asarophora</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	0	1	1	1	1
<i>Euglossa augaspis</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	2	1
<i>Euglossa bazinga</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa bembel</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa bursigera</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa chalybeata</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa cognata</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	0	1	1	1	1
<i>Euglossa cyanochlora</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	2	1
<i>Euglossa decorata</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa flammea</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa fuscifrons</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	2	1
<i>Euglossa gorgonensis</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	2	1
<i>Euglossa heterosticta</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa ignita</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa imperialis</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	0	1	1	1	1
<i>Euglossa inflata</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	?	2	0
<i>Euglossa intersecta</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	2	1
<i>Euglossa iopoecila</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa ioprosopa</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa juremae</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1
<i>Euglossa laevicincta</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa lugubris</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa mandibularis</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa melanotricha</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa modestior</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa natesi</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	0	1	1	2	1
<i>Euglossa nigrosignata</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	-	1	0	0	1	2	1
<i>Euglossa occidentalis</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa oleolucens</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa orellana</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa parvula</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	?	1	1	0	1
<i>Euglossa pepeii</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa piliventris</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	0	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa pleosticta</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa roubiki</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa rufipes</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	0	1	1	1	1
<i>Euglossa rugilabris</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1
<i>Euglossa securigera</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1
<i>Euglossa solangeae</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa stellfeldi</i>	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa stilbonota</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	-	1	2	1	1	2	1
<i>Euglossa tiputini</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa truncata</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Euglossa viridifrons</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	0	1	1	1	1
<i>Euglossa viridis</i>	1	2	1	1	0	-	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1
<i>Eulaema atleticana</i>	1	3	1	0	0	-	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	-	1	0	0	1	0	1
<i>Eulaema nigrita</i>	1	1	1	0	0	-	0	-	-	0	-	1	0	0	1	0	-	1	0	0	1	0	1
<i>Exaerete frontalis</i>	1	0	1	1	0	-	1	0	-	0	-	1	1	1	1	0	-	1	0	1	0	-	1
<i>Exaerete smaragdina</i>	1	0	1	1	0	-	1	0	-	0	-	1	1	1	1	0	-	1	0	1	1	1	1

Apêndice 3. Continuação...

Táxons/caracteres	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111
<i>Bombus transversalis</i>	-	1	0	1	0	0	-	0	0	-	-	0	0	3	0	-	-	2	1
<i>Aglae caerulea</i>	0	1	1	1	0	0	-	0	1	1	0	0	0	3	0	-	-	0	0
<i>Eufriesea auriceps</i>	1	1	1	1	0	1	-	1	1	1	2	1	0	2	0	-	-	2	0
<i>Eufriesea nigrohirta</i>	1	1	1	1	0	1	-	1	1	1	2	1	0	2	0	-	-	2	0
<i>Euglossa allosticta</i>	2	0	-	0	-	3	0	1	1	0	1	0	0	1	0	-	-	2	0
<i>Euglossa analis</i>	2	1	1	0	-	3	1	1	1	0	1	0	1	3	1	0	1	3	0
<i>Euglossa asarophora</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	0	-	-	1	0
<i>Euglossa augaspis</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	4	0
<i>Euglossa bazinga</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa bembai</i>	1	1	2	0	-	3	1	1	1	0	2	0	0	2	1	0	1	4	0
<i>Euglossa bursigera</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	4	0
<i>Euglossa chalybeata</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa cognata</i>	2	1	1	0	-	3	1	1	1	0	0	0	1	3	1	0	2	3	0
<i>Euglossa cyanochlora</i>	0	1	3	1	1	3	0	2	1	0	2	0	0	2	1	1	-	2	1
<i>Euglossa decorata</i>	1	0	-	0	-	3	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	-	2	0
<i>Euglossa flammea</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa fuscifrons</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	3	0
<i>Euglossa gorgonensis</i>	1	0	-	0	-	3	0	0	1	0	2	0	0	1	0	-	-	3	0
<i>Euglossa heterosticta</i>	2	1	1	0	-	3	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	4	0
<i>Euglossa ignita</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa imperialis</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa inflata</i>	-	1	2	0	-	3	0	2	1	0	2	0	0	1	1	0	1	2	1
<i>Euglossa intersecta</i>	0	1	3	1	1	3	0	1	1	0	2	0	0	2	1	1	-	4	1
<i>Euglossa iopoecila</i>	1	1	1	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa ioprosopa</i>	1	1	2	0	-	3	1	1	1	0	1	0	0	2	1	0	1	4	0
<i>Euglossa juremae</i>	0	1	2	0	-	3	0	2	1	0	2	0	0	1	1	0	2	2	1
<i>Euglossa laevicincta</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	1	0	1	3	1	0	2	3	0
<i>Euglossa lugubris</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	2	3	1
<i>Euglossa mandibularis</i>	1	0	-	0	-	3	0	2	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa melanotricha</i>	2	1	2	0	-	3	1	1	1	0	2	0	0	2	1	0	1	2	1
<i>Euglossa modestior</i>	1	1	2	0	-	3	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	4	0
<i>Euglossa natesi</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	0	-	-	2	1
<i>Euglossa nigrosignata</i>	0	1	1	0	-	3	0	3	1	0	2	0	0	1	0	-	-	1	0
<i>Euglossa occidentalis</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa oleolucens</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	3	0
<i>Euglossa orellana</i>	1	1	1	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa parvula</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0
<i>Euglossa pepeii</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	4	0
<i>Euglossa piliventris</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	2	2	1
<i>Euglossa pleosticta</i>	2	1	1	0	-	3	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	4	0
<i>Euglossa roubiki</i>	1	1	1	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	0
<i>Euglossa rufipes</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	2	0	-	-	1	1
<i>Euglossa rugilabris</i>	0	1	2	0	-	3	0	2	1	0	2	0	0	1	1	0	2	2	1
<i>Euglossa securigera</i>	2	1	2	0	-	3	1	1	1	0	2	0	0	2	1	0	1	4	0
<i>Euglossa solangeae</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	1	3	1	0	2	4	0
<i>Euglossa stellfeldii</i>	1	1	2	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	1	4	0
<i>Euglossa stilbonota</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1	3	0
<i>Euglossa tiputini</i>	1	0	-	0	-	3	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	-	2	1
<i>Euglossa truncata</i>	2	1	1	0	-	3	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	4	0
<i>Euglossa viridifrons</i>	1	0	-	0	-	3	0	2	1	0	1	0	0	1	0	-	-	3	0
<i>Euglossa viridis</i>	2	0	-	0	-	3	0	2	1	0	1	0	0	1	1	1	-	3	0
<i>Eulaema atleticana</i>	0	1	0	1	0	1	-	1	1	1	2	1	0	2	0	-	-	1	1
<i>Eulaema nigrita</i>	0	1	1	1	0	1	-	1	1	1	2	1	0	3	0	-	-	1	0
<i>Exaerete frontalis</i>	0	1	1	1	0	2	-	2	1	1	0	0	0	3	0	-	-	4	0
<i>Exaerete smaragdina</i>	1	1	1	1	0	2	-	2	1	1	0	0	0	3	0	-	-	4	0

Apêndice 3. Continuação...

Táxons/caracteres	112	113	114	115	116
<i>Bombus transversalis</i>	0	-	-	-	0
<i>Aglae caerulea</i>	0	-	-	-	0
<i>Eufriesea auriceps</i>	0	-	-	-	0
<i>Eufriesea nigrohirta</i>	0	-	-	-	0
<i>Euglossa allosticta</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa analis</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa asarophora</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa augaspis</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa bazinga</i>	1	1	1	0	1
<i>Euglossa bembai</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa bursigera</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa chalybeata</i>	1	1	1	2	1
<i>Euglossa cognata</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa cyanochlora</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa decorata</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa flammea</i>	1	1	1	2	1
<i>Euglossa fuscifrons</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa gorgonensis</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa heterosticta</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa ignita</i>	1	1	1	1	1
<i>Euglossa imperialis</i>	1	1	1	2	1
<i>Euglossa inflata</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa intersecta</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa iopoecila</i>	1	1	1	2	1
<i>Euglossa ioprosopa</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa juremae</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa laevicincta</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa lugubris</i>	1	1	1	1	1
<i>Euglossa mandibularis</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa melanotricha</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa modestior</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa natesi</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa nigrosignata</i>	1	1	1	1	1
<i>Euglossa occidentalis</i>	1	1	1	2	1
<i>Euglossa oleolucens</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa orellana</i>	1	1	1	2	1
<i>Euglossa parvula</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa pepeii</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa piliventris</i>	1	1	1	1	1
<i>Euglossa pleosticta</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa roubiki</i>	1	1	1	2	1
<i>Euglossa rufipes</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa rugilabris</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa securigera</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa solangeae</i>	1	1	0	-	1
<i>Euglossa stellfeldii</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa stilbonota</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa tiputini</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa truncata</i>	1	0	-	-	1
<i>Euglossa viridifrons</i>	0	-	-	-	1
<i>Euglossa viridis</i>	1	0	-	-	1
<i>Eulaema atleticana</i>	0	-	-	-	0
<i>Eulaema nigrata</i>	0	-	-	-	0
<i>Exaerete frontalis</i>	0	-	-	-	0
<i>Exaerete smaragdina</i>	0	-	-	-	0

Apêndice 4. : Matriz filogenética dos caracteres morfológicos contínuos contendo os intervalos numéricos encontrados para cada um dos táxons. I= razão entre o comprimento e a largura do labro; II= razão entre comprimento e o diâmetro da mancha translúcido do labro; III= razão entre o comprimento da área malar e o diâmetro do ocelo médio; IV= razão entre a largura da mancha parocular (medida na altura da fossa tentorial) e o diâmetro do ocelo médio; V= razão entre o comprimento da sutura subantenal e o diâmetro do ocelo médio; VI= razão entre o comprimento e a largura apical de F1; VII= razão entre a distância interocelar e o diâmetro do ocelo médio; VIII= razão entre o comprimento da área pós-ocelar e o diâmetro do ocelo médio; IX= razão entre o comprimento e a largura máxima do escutelo; X= razão entre o comprimento da sutura subantenal e o diâmetro do ocelo médio; n/a= não aplicável; ?= impossibilidade de se realizar a medida.

Táxons/caracteres	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Bombus transversalis</i>	0.41	n/a	2.75	n/a	1.21	1.318	1.85	2.46	0.52	?
<i>Aglae caerulea</i>	0.881-0.893	n/a	0.375-0.391	n/a	0.966-1.048	0.947-0.977	0.966-1.048	1.752-1.872	0.619-0.625	?
<i>Eufriesea auriceps</i>	0.771-0.785	n/a	0.211-0.225	n/a	0.592-0.644	1.344-1.396	1.805-1.899	1.58-1.664	0.522-0.53	?
<i>Eufriesea nigrohirta</i>	0.744-0.758	n/a	0.186-0.2	n/a	0.515-0.565	1.421-1.479	1.805-1.899	1.503-1.585	0.502-0.51	?
<i>Euglossa allosticta</i>	0.896-1.104	1.574-1.614	0.492-0.514	0.355-0.373	1.065-1.151	2.034-2.136	1.064-1.15	0.57-0.638	0.43-0.442	1.576-1.682
<i>Euglossa analis</i>	0.811-0.831	1.407-1.455	0.363-0.383	0.49-0.51	0.57-0.638	1.956-2.064	1.358-1.458	0.669-0.741	0.47-0.48	1.654-1.768
<i>Euglossa asarophora</i>	1.11	1.37	0.68	0.43	1.17	1.87	0.5	0.75	0.49	1.583
<i>Euglossa augaspis</i>	0.917-0.937	1.415-1.459	0.351-0.371	0.385-0.403	0.669-0.741	1.625-1.721	1.162-1.252	0.669-0.741	0.483-0.497	1.359-1.459
<i>Euglossa bazinga</i>	1.123-1.143	1.537-1.577	0.442-0.462	0.686-0.708	0.966-1.048	1.765-1.845	0.767-0.843	0.867-0.945	0.476-0.488	1.457-1.563
<i>Euglossa bembai</i>	0.915-0.931	1.53-1.569	0.39-0.405	n/a	0.615-0.681	1.968-2.058	1.05-1.135	0.604-0.668	0.458-0.47	1.466-1.56
<i>Euglossa bursigera</i>	0.964-0.986	1.433-1.479	0.2-0.38	0.442-0.462	0.57-0.638	1.709-1.807	1.261-1.355	0.768-0.842	0.472-0.486	1.064-1.15
<i>Euglossa chalybeata</i>	1.113-1.131	1.568-1.606	0.396-0.412	0.532-0.55	0.971-1.039	1.89-1.98	0.641-0.699	0.723-0.783	0.507-0.519	1.217-1.295
<i>Euglossa cognata</i>	0.964-0.986	1.421-1.461	0.332-0.35	0.361-0.377	0.609-0.671	2.109-2.215	1.058-1.136	0.789-0.857	0.472-0.482	1.505-1.603
<i>Euglossa cyanochlora</i>	1.139-1.155	1.485-1.517	0.809-0.829	3.029-3.077	0.668-0.722	1.966-2.034	0.515-0.565	1.124-1.192	0.46-0.468	1.806-1.9
<i>Euglossa decorata</i>	1.01	1.48	0.42	0.52	0.6	2.15	0.8	0.6	0.47	1.9
<i>Euglossa flammea</i>	1.115	1.57	0.84	0.35	1.08	1.72	0.67	0.67	0.47	1.5
<i>Euglossa fuscifrons</i>	1	1.1	0.23	0.5	0.78	1.77	0.89	0.67	0.54	1.278
<i>Euglossa gorgonensis</i>	1	1.48	0.2	0.2	0.6	2	0.9	0.5	0.5	1.3

Apêndice 4. Continuação...

Táxons/caracteres	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Euglossa heterosticta</i>	0.946-0.97	1.544-1.59	0.362-0.382	0.335-0.353	0.57-0.638	1.873-1.977	1.261-1.355	0.57-0.638	0.445-0.457	1.31-1.408
<i>Euglossa ignita</i>	1.099-1.119	1.561-1.593	0.431-0.449	0.549-0.569	0.968-1.042	1.819-1.907	0.789-0.857	0.789-0.857	0.49-0.502	1.46-1.556
<i>Euglossa imperialis</i>	1.067-1.083	1.55-1.586	0.45-0.468	0.505-0.523	0.888-0.954	2.095-2.185	0.806-0.87	0.755-0.819	0.458-0.468	1.381-1.465
<i>Euglossa inflata</i>	0.991-1.009	1.272-1.302	0.615-0.633	0.584-0.604	0.867-0.945	1.538-1.616	0.691-0.763	0.57-0.638	0.498-0.512	1.85-1.976
<i>Euglossa intersecta</i>	1.111-1.125	1.671-1.707	0.831-0.851	3.004-3.052	0.744-0.8	2.022-2.096	0.515-0.565	1.048-1.114	0.464-0.472	2.034-2.136
<i>Euglossa iopocila</i>	1.113-1.131	1.295-1.327	0.422-0.44	0.452-0.468	0.805-0.869	1.718-1.79	0.722-0.784	0.558-0.614	0.482-0.492	1.627-1.721
<i>Euglossa ioprosopa</i>	0.921-0.941	1.537-1.577	0.391-0.409	n/a	0.609-0.671	1.964-2.056	1.058-1.136	0.609-0.671	0.453-0.465	1.416-1.51
<i>Euglossa juremae</i>	1.091-1.109	1.427-1.465	0.771-0.795	0.49-0.51	1.064-1.15	1.88-1.974	0.866-0.95	0.768-0.842	0.045-0.057	2.193-2.337
<i>Euglossa laevicincta</i>	0.989-1.011	1.439-1.481	0.2639-0.2819	0.415-0.433	0.669-0.741	1.862-1.978	1.064-1.15	0.57-0.638	0.477-0.491	1.162-1.254
<i>Euglossa lugubris</i>	1.142-1.16	1.604-1.636	0.873-0.895	0.391-0.409	1.052-1.124	2.158-2.252	0.888-0.952	1.163-1.171	0.425-0.433	1.791-1.893
<i>Euglossa mandibularis</i>	0.86	1.22	0.66	0.47	0.67	1.83	0.92	0.5	0.45	1.917
<i>Euglossa melanotricha</i>	0.919-0.939	1.548-1.6	0.331-0.349	0.363-0.381	0.57-0.638	1.819-1.907	1.456-1.562	0.57-0.638	0.444-0.456	1.457-1.563
<i>Euglossa modestior</i>	0.946-0.97	1.58-1.624	0.319-0.339	0.355-0.373	0.609-0.671	1.589-1.689	1.058-1.136	0.518-0.578	0.447-0.459	1.061-1.139
<i>Euglossa natesi</i>	1.127-1.143	1.3	0.83	0.19	1.25	2.082-2.162	0.556-0.614	0.75	0.56	1.5
<i>Euglossa nigrosignata</i>	1.09	1.26	0.23	1.18	0.57	1.6	0.84	0.71	0.57	1.26
<i>Euglossa occidentalis</i>	1.151-1.169	1.71-1.754	0.406-0.424	0.583-0.639	0.805-0.869	1.896-1.98	0.295-0.875	0.641-0.699	0.487-0.497	1.169-1.241
<i>Euglossa oleolucens</i>	0.95	1.22	0.2	0.23	0.67	1.67	1	0.55	0.48	1.222
<i>Euglossa orellana</i>	1.118-1.138	1.603-1.641	0.462-0.48	0.491-0.509	0.805-0.869	1.89-1.98	0.722-0.784	0.641-0.699	0.471-0.483	1.422-1.508
<i>Euglossa parvula</i>	0.937-0.959	1.529-1.589	0.322-0.342	0.456-0.478	0.47-0.536	1.774-1.884	1.162-1.252	0.669-0.741	0.45-0.464	1.262-1.358
<i>Euglossa pepeï</i>	0.94-0.962	1.433-1.479	0.363-0.383	0.335-0.353	0.57-0.638	1.774-1.884	1.162-1.252	0.669-0.741	0.451-0.465	1.506-1.614
<i>Euglossa piliventris</i>	1.136-1.156	1.485-1.517	0.701-0.721	0.448-0.466	0.805-0.869	2.026-2.114	0.888-0.954	1.216-1.294	0.426-0.436	1.955-2.063
<i>Euglossa pleosticta</i>	0.942-0.962	1.464-1.502	0.351-0.371	0.385-0.403	0.609-0.671	1.881-1.979	1.058-1.136	0.518-0.578	0.443-0.453	1.326-1.416
<i>Euglossa roubiki</i>	1.134-1.152	1.361-1.391	0.448-0.466	0.477-0.495	0.888-0.954	1.896-1.98	0.641-0.699	0.558-0.614	0.474-0.484	1.546-1.636
<i>Euglossa rufipes</i>	1.07	1.39	0.61	0.36	1.08	2.31	0.58	0.67	0.53	1.75

Apêndice 4. Continuação...

Táxons/caracteres	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Euglossa rugilabris</i>	1.071-1.089	1.253-1.283	0.812-0.834	0.373-0.391	0.966-1.048	1.765-1.845	0.868-0.946	0.719-0.791	0.508-0.52	1.764-1.878
<i>Euglossa securigera</i>	0.917-0.937	1.463-1.501	0.331-0.349	0.305-0.323	0.609-0.671	1.956-2.064	1.236-1.322	0.609-0.671	0.442-0.452	1.103-1.183
<i>Euglossa solangeae</i>	0.992-1.008	1.372-1.414	0.432-0.45	0.549-0.569	0.57-0.638	1.819-1.907	1.064-1.15	0.867-0.945	0.426-0.436	1.653-1.769
<i>Euglossa stellfeldi</i>	0.901-0.919	1.368-1.41	0.55-0.57	0.553-0.573	0.669-0.741	1.804-1.898	0.969-1.051	0.669-0.741	0.449-0.461	1.556-1.666
<i>Euglossa stilbonota</i>	0.963-0.985	1.312-1.358	0.297-0.321	0.556-0.578	0.523-0.597	1.685-1.791	0.964-1.056	0.523-0.597	0.505-0.519	1.399-1.513
<i>Euglossa tiputini</i>	1.17	1.61	0.89	0.64	0.87	2.18	1.04	1.26	0.45	1.74
<i>Euglossa truncata</i>	0.967-0.987	1.501-1.539	0.295-0.311	0.38-0.398	0.609-0.671	1.881-1.979	1.058-1.136	0.609-0.671	0.438-0.45	1.505-1.603
<i>Euglossa viridifrons</i>	0.99-1.01	1.616-1.652	0.716-0.738	n/a	0.878-0.95	1.79-1.892	0.968-1.042	0.789-0.857	0.451-0.463	1.237-1.323
<i>Euglossa viridis</i>	0.87	1.18	0.45	0.34	0.63	2.31	0.47	?	0.42	1.79
<i>Eulaema atleticana</i>	0.749-0.759	n/a	1.243-1.265	n/a	n/a	1.684-1.726	1.379-1.449	2.094-2.186	0.557-0.563	?
<i>Eulaema nigrita</i>	0.765-0.777	n/a	0.633-0.647	n/a	n/a	1.5-1.546	1.805-1.899	1.352-1.428	0.524-0.53	?
<i>Exaerete frontalis</i>	0.834-0.846	n/a	0.889-0.909	n/a	0.668-0.722	0.95-0.978	1.198-1.272	2.412-2.53	0.482-0.488	?
<i>Exaerete smaragdina</i>	0.835-0.851	n/a	0.478-0.496	n/a	0.558-0.614	0.859-0.891	1.298-1.378	1.627-1.721	0.583-0.591	?

