

FELIPE VIVALLO

Sistemática e filogenia da tribo de abelhas Centridini e suas relações filogenéticas com as tribos cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini (Hymenoptera: Apidae).

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.


Orientador: Prof. Dr. Gabriel A. R. Melo.

CURITIBA
2010

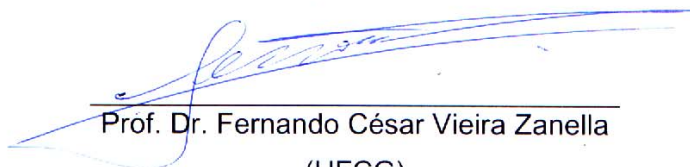
FELIPE RODRIGO VIVALLO MARTINEZ

“Sistemática e filogenia da tribo de abelhas Centridini e suas relações filogenéticas com as tribos cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini (Hymenoptera: Apidae)”

Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de “Doutor em Ciências”, no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



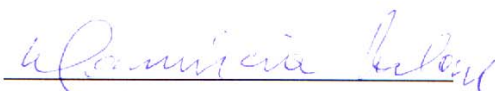
Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo (Orientador)
(UFPR)



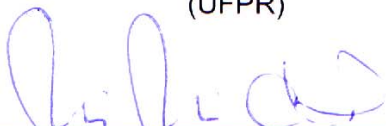
Prof. Dr. Fernando César Vieira Zanella
(UFCG)



Profa. Dra. Maria Cristina Gaglianone
(UENF)



Profa. Dra. Danúncia Urban
(UFPR)



Profa. Dra. Mirna Martins Casagrande
(UFPR)

Curitiba, 23 de fevereiro de 2010.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço ao professor Gabriel Melo por ter aceitado ser meu orientador e por ter me ajudado em inúmeras dificuldades durante estes quatro anos que tenho morado no Brasil.

À professora Danúncia por sempre me receber com um sorriso quando vou à sua sala para resolver algum problema, dúvida ou simplesmente para falar de bichos.

Ao meu grande amigo Josimar Ambrosio. Obrigado pela amizade, pela força, pela companhia, por me ajudar em milhões de coisas para terminar com sucesso este projeto e por transformar meu computador em uma poderosa máquina fazedora de teses.

À Aline Martins pela amizade, ajuda e por revisar parte por parte as seções da tese procurando os erros do português, obrigado!

Agradeço ao Jonny Duque pela amizade, companhia, e bons desejos para terminar com sucesso meus projetos.

À Adriana Félix dos Anjos, minha boa amiga. Obrigado por sempre estar preocupada comigo e por toda a ajuda no início deste processo.

Ao Léo Correia da Rocha Filho, um grande amigo e parceiro de coletas em São Paulo. Obrigado amigo!

À Paola Marchi pelos convites a Morretes para coletar *Centris* enquanto ela estudava seus ninhos de *Xylocopa*.

Agradeço sinceramente ao Claudivã Matos Maia, uma grande “pessoa humana” e um muito bom amigo. Obrigado pelos bons momentos e a companhia, pela generosidade e por me desejar sempre uma “boa viagem companheiro amigo!”.

Aos companheiros da sala 386, especialmente ao Eduardo Carneiro por resolver as dúvidas de português que o Claudivã não conseguia me explicar.

À Kelli Santos Ramos, pela companhia e amizade desde a época do Mestrado (ela aqui e eu no Chile), pelas conversas legais e pela disposição em ajudar a corrigir meus textos em português.

Agradeço sinceramente ao Fernando Zanella (Universidade Federal de Campina Grande) pela amizade e ajuda antes, durante e depois de ter ingressado ao programa de doutorado.

À Isabel Alves-dos-Santos (Universidade de São Paulo) e ao Celso Feitosa Martins (Universidade Federal da Paraíba) por terem permitido revisar as coleções sob sua responsabilidade e por sempre me desejarem sucesso com minha tese e meus estudos com *Centris*.

Agradeço especialmente ao Claus Rasmussen, pela amizade de anos, pelo empréstimo de material da sua coleção e pela disposição em ajudar, tanto em assuntos relacionados com a tese, como nos trabalhos paralelos.

Ao Laurence Packer (York University, Canadá), Weiping Xie (Los Angeles County Museum, California, USA), Michael Engel e Charles D. Michener (Snow, University of Kansas, Kansas, USA), John Ascher e Jerry Rozen Jr. (American Museum of Natural History, New York, USA) pelo empréstimo de material.

Ao pessoal do Laboratório de Biologia Comparada de Hymenoptera.

Ao pessoal do Chile: Luisa Ruz, Carmen Tobar, Graciela Muñoz (Pontificia Universidad Católica de Valparaíso), Sharon Rodríguez (Pontificia Universidad Católica de Santiago), Hugo Monzón (Universidad Católica del Maule) pela amizade de tantos anos. Obrigado pela companhia, bons desejos e por sempre estarem dispostos a ajudar onde quer que eu esteja. Agradeço também ao pessoal de Perfeccionamiento Docente da Universidad Católica de Valparaíso, Chile.

Agradeço especialmente a Nobelia Martínez, minha mãe. Obrigado por me ajudar a ser o que sou e a estar onde estou. Eu te adoro Nobe!

Ao Vítor Nardino do *Taxonline*, Rede Paranaense de Coleções Biológicas, pelo auxílio na obtenção das fotografias.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto de tese e da minha moradia no Brasil.

Por último, gostaria de agradecer ao Darley Baglioli, Ciba Lisboa, Marcelo Sinistro, Juliano França, William Meirelles, Luiza, Ju, Nelly, Letícia Merello e João Peixoto, meus amigos da R2. Sem dúvida vocês ajudaram muito durante estes quatro anos.

Obrigado a todos pelos ótimos momentos.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUÇÃO	1
História taxonômica dos táxons supra-específicos das tribos Centridini, Ericrocidini e Rhathymini	5
Centridini	5
<i>Centris</i>	5
<i>Epicharis</i>	11
Ericrocidini	13
<i>Acanthopus</i>	14
<i>Aglaomelissa</i>	14
<i>Ctenioschelus</i>	15
<i>Cyphomelissa</i>	15
<i>Epiclopus</i>	15
<i>Ericrocis</i>	16
<i>Eurytis</i>	16
<i>Hopliphora</i>	16
<i>Mesocheira</i>	17
<i>Mesonychium</i>	17
<i>Mesoplia</i>	18
Rhathymini: <i>Rhathymus</i>	18
Características morfológicas dos gêneros e subgêneros de Centridini, Ericrocidini e Rhathymini	19
Centridini	19
<i>Centris</i>	20
<i>Epicharis</i>	22
Ericrocidini	24
<i>Acanthopus</i>	24
<i>Aglaomelissa</i>	24
<i>Ctenioschelus</i>	25
<i>Epiclopus</i>	25
<i>Ericrocis</i>	25

<i>Hopliphora</i> , <i>Cyphomelissa</i> e <i>Eurytis</i>	25
<i>Mesocheira</i>	26
<i>Mesonychium</i>	26
<i>Mesoplia</i>	26
Rhathymini: <i>Rhathymus</i>	26
MATERIAIS E MÉTODO	26
Seleção dos táxons representativos	26
Preparação do material para o estudo	36
Construção dos caracteres	37
Metodologia	38
Caracteres e códigos para seus estados	40
Análise dos dados	40
RESULTADO E DISCUSSÃO	42
Lista dos caracteres utilizados	42
Monofilia das tribos e suas relações com o grupo externo	97
Relações filogenéticas de Rhathymini	99
Relações filogenéticas de Ericrocidini	100
Relações filogenéticas de Centridini	104
Relações filogenéticas de <i>Epicharis</i>	106
Relações filogenéticas de <i>Centris</i>	109
Propostas à classificação de Centridini e Ericrocidini.....	117
Chaves para os táxons supra-específicos de Centridini	118
Chave para os subgêneros de <i>Centris</i>	118
Chave para os subgêneros de <i>Epicharis</i>	122
Chave para os gêneros de Ericrocidini	125
REFERÊNCIAS	127
Matriz de dados	154-156

**Sistemática e filogenia da tribo de abelhas Centridini e suas relações filogenéticas
com as tribos cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini
(Hymenoptera: Apidae).**

RESUMO

Centridini é um dos grupos de abelhas solitárias mais importantes da região Neotropical. Esta tribo é constituída por cerca de 235 espécies agrupadas em dois gêneros: *Epicharis* e *Centris*. Os ninhos das espécies destes dois gêneros são atacados principalmente por espécies das tribos Ericrocidini e Rhathymini, as quais correspondem a grupos de abelhas cleptoparasitas exclusivamente neotropicais. Tanto em Centridini como nas suas tribos cleptoparasitas observam-se certas semelhanças morfológicas particulares que sugerem que possivelmente ambos os grupos cleptoparasitas e seu grupo hospedeiro compartilham um ancestral comum. Este fato tem sido observado em outros grupos não só de abelhas, mas também em outros Hymenoptera Aculeata, sendo conhecido como a “Lei de Emery”. Neste trabalho foram reconstruídas as relações filogenéticas de Centridini, Ericrocidini e Rhathymini tentando determinar se ambos os grupos cleptoparasitas têm uma origem comum com seu grupo hospedeiro, bem como identificar as principais linhagens internas de Centridini e Ericrocidini avaliando, ao mesmo tempo a monofilia de gêneros e subgêneros considerados válidos em revisões taxonômicas recentes realizadas nestes grupos de abelhas. A análise cladística foi realizada utilizando 216 caracteres da morfologia externa de machos e fêmeas, incluindo da genitália masculina e do ferrão. Os caracteres foram analisados utilizando-se pesos iguais através do programa NONA e pesagem implícita com o programa Pee-Wee. Os resultados indicam que as três tribos são monofiléticas, embora só Ericrocidini e Centridini formem um grupo natural. As relações filogenéticas internas de ambas as tribos mostram que todos os gêneros e subgêneros são monofiléticos, exceto *C. (Melacentris)* que é parafilético em relação a *C. (Aphemisia)*, e *C. (Paracentris)* com *C. (Penthemisia)* e *C. (Xanthemisia)*, pelo que neste estudo é proposto considerar estes dois últimos subgêneros, junto com *C. (Aphemisia)* sinônimos júnior de *C. (Paracentris)* e *C. (Melacentris)*, respectivamente. As espécies do “grupo *hyptidis*” pertencem a uma linhagem independente e próxima de *C. (Wagenknechtia)*, sendo proposto um novo subgênero para elas. Segundo os resultados obtidos, a espécie *C. xanthomelaena* representa a linhagem irmã do subgênero *C. (Paracentris)* sendo, portanto, formalmente incluída neste.

ABSTRACT

Centridini is one of the most important groups of solitary bees in the Neotropical Region. This tribe consists in about 235 species divided in two genera: *Epicharis* and *Centris*. The nests of these two genera are attacked mainly by species of the tribes Ericrocidini and Rhathymini, which are groups of cleptoparasitic bees that occur exclusively in the neotropics. The tribes Centridini and the cleptoparasitic ones share certain special morphological features, which suggests that possibly both cleptoparasitic groups and their host share a common ancestor, which has also been observed in other groups not only bees, but also in other Hymenoptera Aculeata, a fact known as "Emery's rule". In this research the phylogenetic relationships of Centridini, Ericrocidini and Rhathymini are reconstructed trying to determine if both cleptoparasites groups have an origin in common with their host, as well as identifying the major lineages of Centridini and Ericrocidini. The monophyly of the genera and subgenera considered as valid in recent taxonomical revisions of these bees is also tested. The cladistic analysis was performed using 216 characters from external morphology of males and females, including male's genitalia and the sting. The characters were analyzed using equal weights through NONA and implicit weighting using Pee-Wee. The results indicate that the three tribes are monophyletic, although only Ericrocidini and Centridini form a natural group. The internal phylogenetic relationships of both tribes show that all the genera and subgenera are monophyletic, except *Centris* (*Melacentris*) which is paraphyletic with *C.* (*Aphemisia*) and *C.* (*Paracentris*), with *C.* (*Penthemisia*) and *C.* (*Xanthemisia*). In this study is proposed these last two subgenera and *C.* (*Aphemisia*) as junior synonyms of *C.* (*Paracentris*) and *C.* (*Melacentris*), respectively, avoiding the recognition of non-natural groups. The species of the "group *hyptidis*" belong to an independent lineage close to *C.* (*Wagenknechtia*), being proposed a new subgenus for them. According to the results obtained, the species *C.* *xanthomelaena* is the sister lineage of *C.* (*Paracentris*), being proposed its formal inclusion into this subgenus.

**Sistemática e filogenia da tribo de abelhas Centridini e suas relações filogenéticas
com as tribos cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini
(Hymenoptera: Apidae).**

INTRODUÇÃO

As abelhas, junto com as vespas apóideas Ampulicidae, Heterogynaidae, Sphecidae e Crabronidae formam um grupo monofilético amplamente conhecido como Apoidea (Melo 1999; Gonçalves & Melo 2005), que contém mais de 25.000 espécies descritas (Hanson & Menke 2006), distribuídas em praticamente todos os ecossistemas terrestres (Michener 1979, 2000; Wcislo & Cane 1996). O grupo com a maior riqueza de espécies de Apoidea é o das abelhas (Apidae *sensu lato*), onde foram descritas cerca de 16.000 espécies em aproximadamente 500 gêneros, embora o número estimado de espécies seja muito maior, estimando-se entre 20.000 e 30.000 espécies (Bohart 1970; Michener 2000; Griswold *et al.* 2006).

Junto com a grande diversidade de espécies de abelhas conhecidas, também é possível observar uma grande variedade de comportamentos, que vão desde o solitário até a eussocialidade, com indivíduos vivendo em comunidades altamente organizadas, formadas principalmente por fêmeas de gerações distintas, onde existe diferenciação de castas e de atividades no interior do ninho (Michener 2000; Griswold *et al.* 2006). Entre todas as espécies de abelhas conhecidas, 10 a 15% têm alguma forma de comportamento social, seja primitivamente social, parassocial ou eussocial (Bohart 1970; Griswold *et al.* 2006), enquanto os 85% restantes apresentam um comportamento solitário, onde não existe interação entre fêmeas co-específicas ou de indivíduos de diferentes gerações.

A grande maioria das fêmeas das espécies com comportamento solitário são completamente autônomas, tanto na construção dos ninhos como no provisãoamento de alimento para sua descendência (Wcislo & Cane 1996; Michener 2000; Griswold *et al.* 2006). No entanto, existem outros grupos também solitários, onde as fêmeas não constroem ninhos, mas usurpam aqueles construídos por outras espécies e, portanto, são chamadas de cleptoparasitas (Wcislo 1987; Wcislo & Cane 1996; Michener 2000; Rozen 2000a). Em geral, esse tipo de comportamento dentro de Apidae (*sensu lato*) é quase exclusivo de Megachilinae e Apinae, com exceção de alguns gêneros de

Halictinae (Halictini e Augochlorini) e Colletinae (*Hylaeus* (*Nesoprosopis*) Hylaeini) (Wcislo & Cane 1996; Michener 2000; Rozen 2000a, 2001).

As cleptoparasitas da subfamília Apinae formam o maior e mais importante grupo desse tipo de abelhas, estando a grande maioria delas reunidas em Nomadini, a qual contém mais de 1.250 espécies descritas (Michener 2000), e em menor número em outros grupos da subfamília, onde das 19 tribos que a conformam quase a metade delas são cleptoparasitas ou pelo menos algumas das espécies apresentam este tipo de comportamento (Michener 2000; Rozen 2001).

Tanto as espécies coletoras de pólen como as suas cleptoparasitas são distribuídas em todo o mundo, sendo alguns grupos característicos de algumas zonas biogeográficas, como são Centridini e as tribos cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini na região Neotropical. Esta zona biogeográfica é particularmente diversificada em abelhas cleptoparasitas, encontrando-se 15 das 27 linhagens deste tipo de abelhas conhecidas até agora (Rozen 2000a).

As abelhas da tribo Centridini, composta pelos gêneros *Centris* Fabricius, 1804 e *Epicharis* Klug, 1807 são as principais polinizadoras no neotrópico (Thiele 2002), e um dos grupos de abelhas não corbiculadas e mais intensivamente estudados da região Neotropical (Griswold *et al.* 2006). Nas últimas décadas, este grupo de abelhas tem sido alvo de diversos estudos morfológicos (Rozen 1965, 1990; De la Hoz 1970; Magunacelaya 1981; Neff & Simpson 1981; Cane & Brooks 1983; Vinson *et al.* 1984; Franco & Cruz-Landim 1999; Chiappa 2000; Guerino & Cruz-Landim 2003); etológicos (Raw 1975; Alcock 1976, 1979, 1989, 1995; Alcock *et al.* 1976; Alcock *et al.* 1977; Callan 1977; Frankie *et al.* 1980; Vinson *et al.* 1982; Williams *et al.* 1984; Alcock & Buchmann 1985; Chemsak 1985; Coville *et al.* 1986; Laroca *et al.* 1993; Chiappa & Toro 1994; Chiappa & Rodríguez 2001; Rocha Filho *et al.* 2008); ecológico (Bennett 1964; Camargo *et al.* 1975; Batra & Schuster 1977; Vinson & Frankie 1977; Roubik & Michener 1980; Coville *et al.* 1983; Chappel 1984; Gilliam *et al.* 1984; Vinson *et al.* 1984, 1987, 1995, 1997, 2006; Frankie *et al.* 1988; Vinson & Frankie 1988, 1989, 1991, 1999, 2000; Buchmann 1991, 2004; Toro *et al.* 1991, 1996; Camillo *et al.*, 1993; Hiller & Wittmann 1994; Freitas & Paxton 1998; Roberts *et al.* 1998; Toro & Riveros 1998; Freitas *et al.* 1999; Morato *et al.* 1999; Pereira *et al.* 1999; Vinson *et al.* 1999; Chiappa *et al.* 2000; Jesús & Garófalo 2000; Gaglianone 2001, 2003, 2005; Aguiar 2003; Aguiar & Gaglianone 2003; Aguiar *et al.* 2003; Freitas & Pereira 2004; Roberts 2005; Buschini & Wolf 2006; Rêgo *et al.* 2006; Ramos *et al.* 2006, 2007;

Couto & Camillo 2007; Gimenes 2007; González *et al.* 2007; Mendes & Rêgo 2007; Silva *et al.* 2007; Thiele & Inouye 2007; Drummont *et al.* 2008; Santos *et al.* 2008; Alves-dos-Santos *et al.* 2009; Dórea *et al.* 2009; Oliveira & Schindwein 2009); taxonômicos (Timberlake 1940; Moure 1945a, b, 1947, 1950, 1959, 1960a,b,c,d, 1963, 1969, 1995, 2000, 2002a,b,c, 2003a,b; Michener 1951; Snelling 1956, 1966, 1974, 1984; Moure & Seabra 1959, 1960, 1962; Seabra & Moure 1961; Roig-Alsina 2000; Moure & Castro 2001; Vivallo *et al.* 2002, 2003; Moure *et al.* 2003; Thiele 2003; Azevedo & Silveira 2005; Vélez & Silveira 2006; Vivallo & Melo 2009; Zanella & Vivallo 2009) e filogenéticos (Ayala 1998; Gaglianone 2001; Zanella 2002; Vivallo 2004) conhecendo-se em termos gerais as relações filogenéticas entre alguns grupos de espécies, assim como das suas linhagens internas mais importantes.

No entanto, apesar de todas as informações conhecidas sobre esta tribo, são raros os trabalhos que tratam do relacionamento entre estas abelhas e seus inimigos naturais, ou seja predadores (Gilliam *et al.* 1984; Toro *et al.* 1996; Santos *et al.* 2008), parasitas (Gilliam *et al.* 1990a, b; Klimov *et al.* 2007) e cleptoparasitas (Camargo *et al.* 1975; Callan 1977; Rozen 1990; Rozen & Buchmann 1990; Cooperband *et al.* 1999, adicionalmente ver Rocha Filho *et al.* 2009 e as referências aí indicadas), a maioria dos quais representam os resultados de estudos prévios sobre nidificação e formas imaturas.

Além disso, ainda mais escassos são os estudos realizados nas tribos cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini, os quais se têm centrado principalmente na descrição de espécies, formas imaturas (Rozen 1965, 1969, 2000b, 2001, 2003; Rozen & Buchmann 1990) e das estratégias de cleptoparasitismo (Rozen 1991, 2000a, 2003), além do trabalho de Snelling & Brooks (1985), onde é apresentada a única hipótese filogenética existente para os gêneros de Ericrocidini, permanecendo ainda desconhecidas as relações filogenéticas interespecíficas, tanto para esta tribo como para Rhathymini.

Embora Ericrocidini e Rhathymini sejam grupos relativamente ricos em espécies (Moure & Melo 2007a, b), estando algumas delas amplamente distribuídas principalmente na América do Sul (Snelling & Brooks 1985; Michener 2000; Engel *et al.* 2004a) em muitos casos, seus hospedeiros permanecem ainda desconhecidos, enquanto em outros, os únicos registros disponíveis são a partir de evidências indiretas, por exemplo que o cleptoparasita e o potencial hospedeiro foram coletados no mesmo lugar, ou que algumas fêmeas cleptoparasitas foram observadas voando nas proximidades de uma área de nidificação. Uma lista atualizada dos hospedeiros de

Ericrocidini é fornecida por Rocha Filho *et al.* (2009), não existindo, até o momento, um estudo semelhante para as espécies de Rhathymini.

Uma característica observada em vários grupos de abelhas cleptoparasitas é que elas atacam principalmente grupos filogeneticamente próximos (Wheeler 1919; Bohart 1970; Rozen 1969; Wcislo & Cane 1996; Michener 2000; Silveira *et al.* 2002), onde geralmente tanto as cleptoparasitas como as hospedeiras pertencem ao mesmo gênero (*Hylaeus*: Colletinae, *Megalopta*: Halictinae), tribo (*Aglae/ Exaerete* e *Eulaema*: Euglossina) ou subfamília (Ericrocidini/ Rhathymini e Centridini: Apinae). Este fato é bastante comum não só nas abelhas, mas também em outros Aculeata, sendo conhecido como regra de Emery (Wilson 1971; Hölldobler & Wilson 1990) ou de Müller (Popov 1945 em Wcislo & Cane 1996; Rozen 1969), o que foi confirmado por Roig-Alsina (1990) que demonstrou a existência de uma relação filogenética próxima entre o gênero cleptoparasita *Coelioxoides* e seu hospedeiro *Tetrapedia*, os quais formam um grupo monofilético: a tribo Tetrapediini. Por outro lado, existem vários outros grupos que estariam hipoteticamente inter-relacionados, como as tribos cleptoparasitas Osirini, Protepeolini e Melectini, com seus hospedeiros Tapinotaspidini, Emphorini e Anthophorini, respectivamente (Rozen 1969; Silveira *et al.* 2002), embora estas supostas relações ainda não contem com análises filogenéticas que as corroborem.

Nesse sentido, existe certa evidência que faz supor que tanto Ericrocidini como Rhathymini teriam um relacionamento filogenético estreito com Centridini, baseado em dois fatos: similaridade morfológica tanto dos adultos como das formas imaturas (Rozen 1969) e exclusividade de hospedeiro (Rozen 1969; Michener 2000; Silveira *et al.* 2002). No caso de Ericrocidini, as fêmeas atacam quase exclusivamente espécies de *Centris* (exceto *Mesoplia rufipes* (Perty, 1833) e provavelmente *Mesonychium asteria* (Smith, 1854), que também parasitam espécies de *Epicharis*, ver Hiller & Wittmann 1994; Gaglianone 2005; Rocha Filho *et al.* 2009), com as quais compartilham certas semelhanças morfológicas, tanto nos adultos (pilosidade modificada em forma de garras, localizadas na face anterior e externa do basitarso anterior, a presença de uma carena longitudinal no sexto esterno das fêmeas e o brilho metálico do metassoma presente em algumas espécies). Por outro lado, as fêmeas de Rhathymini atacam exclusivamente as espécies de *Epicharis* (Michener 2000; Silveira *et al.* 2002), com quem compartilham a forma do corpo mais esbelta, observada em ambos os sexos.

Considerando os aspectos mencionados anteriormente: a exclusividade de hospedeiro e a similaridade morfológica, juntamente com o postulado da lei de Emery

(Wilson 1971; Hölldobler & Wilson 1990), neste trabalho é avaliada a hipótese que as tribos Ericrocidini e Rhathymini são grupos monofiléticos que correspondem a linhagens internas de Centridini, sua tribo hospedeira. O objetivo geral deste estudo é demonstrar que as tribos de abelhas cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini são grupos monofiléticos, os quais estão relacionados filogeneticamente com Centridini, correspondendo ambas a tribos a linhagens internas do seu grupo hospedeiro, sendo os objetivos específicos: reconstruir as relações filogenéticas das tribos Centridini, Ericrocidini e Rhathymini; avaliar a monofilia dos gêneros e subgêneros de Centridini e Ericrocidini; identificar as linhagens maiores de Centridini e Ericrocidini, incluindo as relações filogenéticas entre os gêneros e subgêneros e por último apresentar uma classificação baseada na hipótese resultante para as tribos Centridini e Ericrocidini, incluindo chaves de identificação para todos os gêneros e subgêneros de Centridini e Ericrocidini.

História taxonômica dos táxons supra-específicos das tribos Centridini, Ericrocidini e Rhathymini.

Centridini Cockerell & Cockerell, 1901

Centridini contém cerca de 270 espécies agrupadas em dois gêneros: *Centris* Fabricius, 1804 e *Epicharis* Klug, 1807 (Moure *et al.* 2007). Ambos os grupos estão amplamente distribuídos na região Neotropical, penetrando um deles (*Centris*) na porção sul da região Neártica, embora ambos estejam melhor representados em áreas secas e úmidas da América do Sul (Michener 1979, 2000; Snelling 1984; Silveira *et al.* 2002; Moure *et al.* 2007). Centridini foi durante algum tempo conhecida como Hemisiini (Cockerell & Robbins 1910; Michener 1944), pela designação da espécie tipo de *Centris* (ver mais abaixo), embora esse nome seja agora considerado um sinônimo júnior do anterior.

***Centris* Fabricius, 1804**

Para descrever o gênero *Centris*, Fabricius (1804) utilizou um grupo muito heterogêneo de espécies, muitas das quais estão atualmente incluídas em gêneros distintos, sem designar nenhuma delas como espécie-tipo. Em 1840, Blanchard

designou *Apis dimidiata* Fabricius, 1793 como espécie-tipo do gênero, atualmente incluída em *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Apinae: Euglossina). Esta designação gerou uma grande confusão, fazendo com que as espécies de *Centris* fossem inclusas em *Hemisia* Klug, 1807. Considerando o grande número de espécies descritas, tanto em *Centris* como em *Eulaema*, a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica (ver Michener 1957) resolveu que ambos os nomes fossem mantidos no sentido tradicional, invalidando a designação de Blanchard (1840), mantendo a designação de *A. dimidiata* (= *Eulaema meriana* (Olivier, 1789)) como espécie-tipo de *Eulaema* realizada por Taschenberg (1883) e designando *Apis haemorrhoidalis* Fabricius, 1775 como espécie-tipo de *Centris*. Esta designação provocou a sinonímia de *Centris* com *Hemisia* visto que Cockerell (1906a) havia designado o mesmo táxon como espécie-tipo deste último gênero. Todas essas mudanças geraram estabilidade taxonômica, tanto em *Centris* como em *Eulaema*.

Além das espécies originalmente descritas em *Centris*, várias outras foram incluídas ou descritas em gêneros distintos, por exemplo, em *Trachina* Klug, 1807 (espécie-tipo: *Centris longimana* Fabricius, 1804), *Ptilotopus* Klug, 1810 (espécie-tipo: *Ptilotopus americanus* Klug, 1810) e *Gundlachia* Cresson, 1865 (espécie-tipo: *Centris cornuta* Cresson, 1865), sendo estes dois últimos originalmente concebidos como monotípicos. Devido ao nome proposto por Cresson (1865) ser homônimo júnior de *Gundlachia* Pfeiffer, 1849 (Gastropoda: Ancyliidae), Cockerell (1899a) sugeriu *Heterocentris* como novo nome para o gênero proposto por Cresson (1865).

Em 1900 Friese realizou uma revisão das espécies do gênero *Centris*, citando *Trachina* e *Ptilotopus* como sinônimos de *Centris*, sem mencionar a posição taxonômica de *Heterocentris*, aparentemente por desconhecimento do trabalho de Cockerell (1899a) e citando o nome *Gundlachia* apenas na transcrição da descrição original de *Centris cornuta*. Em sua revisão, Friese (1900) tratou pela primeira vez a taxonomia supra-específica de *Centris*, descrevendo os subgêneros *C. (Poecilocentris)*, *C. (Melanocentris)*, *C. (Cyanocentris)* e *C. (Rhodocentris)*, reunindo as espécies em diferentes grupos dentro de cada um deles. Apesar do esforço de Friese para organizar as numerosas espécies de *Centris*, os subgêneros que ele propôs foram baseados apenas em características da cor do integumento, criando grupos totalmente artificiais.

Além disso, Friese (1900) não reconheceu *Centris* (*Centris*) nem designou as espécies-tipo de qualquer de seus subgêneros, o que foi feito alguns anos depois por Sandhouse (1943, exceto para *C. (Centris)*, que ela considerou sinônimo de *Eulaema*,

designando *Centris fasciatella* Friese, 1900 como espécie-tipo de *C. (Poecilocentris)*, *Centris atra* Friese, 1899 para *C. (Melanocentris)*, *Apis versicolor* Fabricius, 1775 para *C. (Cyanocentris)* e *Centris cornuta* para *C. (Rhodocentris)*. Pouco tempo após a revisão de Friese (1900), foi descrito o gênero *Paracentris* Cameron, 1903, contendo apenas *Paracentris fulvohirta* Cameron, a que Friese (1900) incluiu (como *C. caelebs*, Friese, 1899) no subgênero *C. (Cyanocentris)*.

Depois da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica ter designado *Apis haemorrhoidalis* como espécie-tipo de *Centris* (ver Michener 1957), os subgêneros *C. (Poecilocentris)* e *C. (Cyanocentris)* se tornaram sinônimos de *C. (Centris)*, pelas designações efetuadas por Sandhouse (1943). Isso também aconteceu com *C. (Heterocentris)* e *C. (Rhodocentris)* pelo fato de que tanto Cockerell (1899a) como Sandhouse (1943) designaram *Centris cornuta* como espécie-tipo de ambos os subgêneros.

O seguinte trabalho sobre a taxonomia de *Centris* foi conduzido por Moure em 1945b, quem descreveu os gêneros *Xanthemisia* (espécie-tipo: *Centris bicolor* Lepeletier, 1841), *Paremisia* (espécie-tipo: *Centris lineolata* Lepeletier, 1841) e *Hemisiella* (espécie tipo: *Apis lanipes* Fabricius, 1775), além de ter reconhecido *Centris* em um sentido estrito e *Heterocentris* como gênero válido, transferindo, ao mesmo tempo várias espécies de *Centris* para estes novos gêneros. Alguns anos mais tarde, Moure (1950) complementou o trabalho anterior reconhecendo *C. (Trachina)*, *C. (Ptilotopus)*, *C. (Melanocentris)* e descrevendo *C. (Penthemisia)* (espécie-tipo: *Hemisia chilensis* Spinola, 1851) e *C. (Wagenknechtia)* (espécie-tipo: *Centris cineraria* Smith, 1854), indicando em cada caso caracteres diagnósticos além de listas parciais das espécies pertencentes a cada um deles. Tanto *C. (Penthemisia)* como *C. (Wagenknechtia)* foram descritos incluindo apenas espécies restritas à América do Sul.

No ano seguinte, Michener (1951) publicou uma breve revisão dos subgêneros de *Hemisia*, indicando suas características morfológicas, bem como algumas espécies incluídas neles. Nesse trabalho foram reconhecidos os gêneros propostos por Moure (1945b) como subgêneros, *Paremisia* como sinônimo júnior de *H. (Trachina)* e o subgênero *H. (Penthemisia)* em um sentido mais amplo que sua concepção original, incluindo pela primeira vez espécies norte-americanas. Embora os trabalhos tanto de Moure (1945b, 1950) como de Michener (1951) sejam relativamente completos, nenhum destes autores mencionou o status taxonômico de *Paracentris*.

Em 1956, Snelling publicou uma pequena revisão das espécies de *Centris* presentes na Califórnia (Estados Unidos), indicando os registros de distribuição e associação floral de algumas espécies, bem como a descrição do subgênero *C. (Trichocentris)* (espécie-tipo: *Centris rhodoleuca* Cockerell, 1923). Uma década depois, Snelling (1966) complementou a publicação anterior realizando uma revisão das espécies de *Centris* presentes nas Américas do Norte e Central, fornecendo novos registros de distribuição, notas taxonômicas, sinonímias e descrições de algumas espécies novas, como *Centris ruthannae*, *C. anomala* e *C. strawi* (= *C. albiceps* Friese, 1899), as quais considerou um tanto aberrantes no subgênero *C. (Melanocentris)*.

Ainda neste trabalho, Snelling citando uma comunicação pessoal de Moure, cita *Paracentris* como subgênero de *Centris*, considerando *C. (Penthemisia)* com seu sinônimo júnior. Pelo fato deste autor na revisão anterior (Snelling 1956) ter considerado várias espécies norte-americanas no subgênero *C. (Penthemisia)*, seguindo a interpretação dada por Michener (1951) pela sinonímia proposta, atualmente todas elas são citadas como *C. (Paracentris)*. Por não terem sido inclusas espécies sul-americanas na revisão de Snelling (1966), foram citados apenas os subgêneros *C. (Centris)*, *C. (Hemisiella)*, *C. (Melanocentris)*, *C. (Trichocentris)* e *C. (Xanthemisia)*.

Alguns anos depois, Snelling (1974) novamente publicou espécies novas de *Centris* para a América do Norte, citando os subgêneros *C. (Centris)*, *C. (Paracentris)* e *C. (Trachina)*. Neste trabalho foi sinonimizado *C. (Trichocentris)* com *C. (Paracentris)*, enquanto foram descritos os subgêneros *C. (Xerocentris)* (espécie-tipo: *Centris californica* Timberlake, 1940), *C. (Exallocentris)* (espécie-tipo: *Centris anomala* Snelling, 1966) e *C. (Acritocentris)* (espécie-tipo: *Centris ruthannae* Snelling, 1966), os quais agruparam as espécies de *C. (Melanocentris)* que ele considerou como aberrantes na publicação anterior (Snelling 1966).

Estes mesmos subgêneros foram novamente citados por Snelling (1984), além de *C. (Hemisiella)*, *C. (Heterocentris)* e *C. (Xanthemisia)* em uma nova revisão das espécies de Centridini presentes nas Américas do Norte e Central, onde descreveu algumas espécies novas e forneceu novos registros de distribuição e de associação floral de quase todas as espécies conhecidas dessa região. Nesse mesmo trabalho descreveu o subgênero *C. (Ptilocentris)* (espécie-tipo: *Centris festiva* Smith, 1854), enquanto *C. (Ptilotopus)* foi separado de *Centris*, sendo elevado à categoria de gênero. Todos os grupos citados por Snelling (1966, 1974, 1984) são novamente reconhecidos por

Michener *et al.* (1994), embora a posição de *Ptilotopus* como gênero tenha sido seguida por estes autores com muita incerteza.

Durante os anos seguintes, a taxonomia dos grupos supra-específicos de *Centris* permaneceu inalterada até que em 1995 Moure reestudou algumas espécies do gênero descritas por Friese, reconhecendo que a espécie-tipo do subgênero *C. (Melanocentris)*, *Centris atra*, corresponde a um espécime de *C. (Ptilotopus)*, de modo que estes foram sinonimizados, mantendo-se este último como o nome válido para o subgênero. Neste trabalho Moure (1995) novamente incluiu *C. (Ptilotopus)* como subgênero de *Centris* e pelo grande número de espécies citadas na literatura no subgênero *C. (Melanocentris)* e a relativa facilidade de reconhecer os membros que pertencem a ele, Moure (1995) descreveu *C. (Melacentris)* (espécie-tipo: *Centris dorsata* Lepeletier, 1841), mantendo o sentido até então utilizado para *C. (Melanocentris)*.

Logo após o trabalho de Moure (1995), Ayala (1998) realizou uma revisão e análise filogenética dos táxons supra-específicos de Centridini, reconhecendo três grandes linhagens internas: grupos “*Centris*”, “*Melacentris*” e “*Trachina*”, e as relações filogenéticas entre os subgêneros listados até esse momento pelos diferentes autores que tinham trabalhado com a tribo. Neste trabalho, Ayala indicou que o subgênero *C. (Hemisiella)* não possuía sinapomorfias, tornando-o sinônimo de *C. (Heterocentris)*, o que se apresenta, por outro lado, como um grupo altamente apomórfico. A possibilidade de incluir *C. (Hemisiella)* em *C. (Heterocentris)* tinha sido mencionada anteriormente por Michener (1951), embora esta sinonímia não tivesse sido feita até então.

No ano 2000, Michener reconheceu *Centris* com os subgêneros *C. (Acritocentris)*, *C. (Centris)*, *C. (Exallocentris)*, *C. (Melacentris)*, *C. (Paracentris)*, *C. (Ptilocentris)*, *C. (Ptilotopus)*, *C. (Trachina)*, *C. (Wagenknechtia)*, *C. (Xanthemisia)*, *C. (Xerocentris)* e *C. (Heterocentris)*, interpretando *C. (Hemisiella)* como sinônimo júnior deste, posição já mencionada por ele em 1951. Em 2000, Roig-Alsina estudou as espécies argentinas de *Centris*, considerando novamente *C. (Hemisiella)* um subgênero válido e descrevendo várias novas espécies, incluindo *C. hyptidoides* (morfologicamente muito semelhante a *C. hyptidis* Ducke, 1908), que ele colocou tentativamente próxima das espécies de *C. (Wagenknechtia)*, seja formando parte desse subgênero, ou como uma linhagem independente mas filogeneticamente próxima dele. Posteriormente, como parte do seu trabalho anterior, Ayala (2002) descreveu os subgêneros *C. (Aphemisia)* (espécie-tipo: *Centris plumipes* Smith, 1854) e *C. (Schisthemisia)* (espécie-tipo: *Centris flavilabris* Mocsáry, 1899), os quais reconheceu

como grupos irmãos e pertencendo a uma linhagem próxima de *C. (Melacentris)*. Estes dois novos subgêneros foram propostos a partir do material identificado por Moure em diferentes museus da América do Norte e não como resultado da análise filogenética realizada por ele. Ambos os subgêneros foram sinonimizados por Silveira *et al.* (2002), que argumentaram a existência de várias espécies intermediárias que impedem a separação daqueles dois subgêneros com *C. (Melacentris)*. Estes mesmos autores mantêm a revalidação do subgênero *C. (Hemisiella)*, contrários à opinião de Michener (2000) e citando duas espécies bastante distintas dentro de *C. (Paracentris)*: *Centris hyptidis*, que tinha sido previamente incluída em *C. (Ptilocentris)* por Ayala (1998) e *C. xanthomelaena* Moure & Castro, 2001, uma espécie que apesar de ter sido originalmente descrita em *C. (Paracentris)*, possui características um pouco diferentes do restante dos táxons considerados neste subgênero.

Zanella (2002) realizou uma revisão e análise filogenética das espécies sul-americanas de *C. (Paracentris)* provando ser um grupo parafilético, pois os subgêneros *C. (Exallocalcentris)*, *C. (Xerocentris)* e *C. (Acritocentris)* correspondem a uma parte das suas linhagens internas. Neste trabalho, Zanella revalidou o subgênero *C. (Penthemisia)*, composto pelas espécies *Centris chilensis* (espécie-tipo), *C. brethesi* Schrottky 1902, *C. buchholzi* Herbst, 1908 e *C. mixta* Friese, 1904 (incluindo a subespécie *C. mixta tamarugalis* Toro & Chiappa, 1989), o qual tinha sido considerado por vários autores sinônimo de *C. (Paracentris)* (Snelling, 1966, 1974, 1984, Chiappa 1998; Michener 2000), e que na sua análise aparece como grupo irmão do clado formado por *C. (Centris)* e *C. (Paracentris)*. Este autor também excluiu de *C. (Paracentris)* a espécie *C. xanthomelaena*, a que tinha sido originalmente nele incluída (Vogel & Machado 1991; Moure & Castro 2001), mas que nos seus resultados representa uma linhagem independente, próxima de *C. (Centris)*

A revalidação de *C. (Penthemisia)* foi aceita por Vivallo *et al.* (2003), que revisaram as espécies desse subgênero e de *C. (Paracentris)* presentes no Chile, proporcionando novos registros de distribuição e de associação floral de várias espécies.

Em 2004, Vivallo conduziu uma análise filogenética de uma das três grandes linhagens internas de *Centris* identificadas por Ayala (1998) chamada “grupo *Melacentris*”, que contém os subgêneros *C. (Wagenknechtia)*, *C. (Ptilocentris)*, *C. (Aphemisia)*, *C. (Schisthemisia)*, *C. (Melacentris)* e *C. (Ptilotopus)*. Conforme os resultados obtidos por Vivallo, *C. (Ptilotopus)*, *C. (Ptilocentris)*, *C. (Wagenknechtia)* e *C. (Aphemisia)* são grupos monofiléticos, enquanto o subgênero *C. (Melacentris)* é

parafilético se *C. (Schisthemisia)* for considerado válido, de modo que ambos os grupos foram reconhecidos como sinônimos, corroborando, de certa forma, a posição da Silveira *et al.* (2002) para *C. (Melacentris)* os quais analisaram espécies com características intermediárias entre este subgênero e *C. (Schisthemisia)*, mas não a monofilia de ambos os subgêneros. Além disso, foi confirmada a proximidade filogenética de *Centris hyptidis* e *C. hyptidoides* com o subgênero *C. (Wagenknechtia)*, como havia sido suposto por Roig-Alsina (2000). Diferentemente dos resultados de Ayala (1998), segundo Vivallo (2004) o subgênero *C. (Wagenknechtia)*, junto com o clado formado por *C. hyptidis* e *C. hyptidoides* correspondem a uma linhagem independente do “grupo *Melacentris*”, reconhecendo-o como “grupo *Wagenknechtia*”.

Pouco tempo depois *C. (Penthemisia)* é novamente sinonimizada com *C. (Paracentris)* e *C. (Hemisiella)* com *C. (Heterocentris)* por Michener (2007), que também revalidou *C. (Schisthemisia)* junto com os três subgêneros sinonimizados por Zanella (2002) com *C. (Paracentris)* (*C. (Acritocentris)*, *C. (Exallocentris)* e *C. (Xerocentris)*). Moure *et al.* (2007) novamente revalidaram *C. (Hemisiella)* e *C. (Penthemisia)*, sinonimizando *C. (Acritocentris)*, *C. (Xerocentris)* e *C. (Exallocentris)* com *C. (Paracentris)* seguindo os resultados obtidos por Zanella (2002), exceto pela inclusão de *Centris hyptidis*, *C. hyptidoides* e *C. xanthomelaena* neste último subgênero.

Atualmente os subgêneros reconhecidos em *Centris* são: *C. (Aphemisia)*, *C. (Centris)*, *C. (Hemisiella)*, *C. (Heterocentris)*, *C. (Melacentris)*, *C. (Paracentris)*, *C. (Penthemisia)*, *C. (Ptilocentris)*, *C. (Ptilotopus)*, *C. (Trachina)*, *C. (Wagenknechtia)* e *C. (Xanthemisia)* (Moure *et al.* 2007).

***Epicharis* Klug, 1807**

A taxonomia de *Epicharis* tem sido relativamente confusa desde seu início. Na descrição original, foram mencionadas duas espécies: *Centris umbraculata* Fabricius, 1804 e *C. dasypus* Illiger, 1806, sem designar a espécie-tipo. Em 1810 Latreille fez a designação, indicando como espécie-tipo *Apis hirtipes* Fabricius, 1793, que corresponde a um sinônimo (subjetivo segundo Snelling 1984; Michener 1997) de *Apis rustica* Olivier, 1789 (Moure, 1960c; Moure *et al.* 2007). Por *A. hirtipes* não estar inclusa na descrição original do gênero, a sua designação foi inválida. Esta situação foi resolvida quase um século mais tarde por Lutz & Cockerell (1920) os quais designaram *C. umbraculata* como espécie-tipo de *Epicharis*. Alguns anos depois, Moure (1945a) propôs reconhecer a subtribo Epicharitina e realizou uma revisão de *Epicharis*

indicando que a designação de Latreille (1810) é válida porque *Apis hirtipes* é um sinônimo de *A. rustica* sendo, portanto, esta a espécie-tipo do gênero. Neste sentido, o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (3ª ed, artigo 69 a-v) indica que, embora *A. hirtipes* seja realmente um sinônimo de *A. rustica*, esta designação é incorreta porque o autor da designação (Latreille), não sabia que os dois nomes aplicavam-se à mesma espécie. Com base nesse raciocínio a designação de Lutz & Cockerell (1920) é considerada válida, sendo reconhecida finalmente *C. umbraculata* como espécie-tipo de *Epicharis*.

O primeiro grande trabalho taxonômico que incluiu espécies de *Epicharis* corresponde à monografia do gênero *Centris* realizada por Friese (1900), que considerou *Epicharis* como subgênero de *Centris*. Esta classificação originou a homonímia de vários nomes propostos, o que levou Friese a propor alguns novos nomes para manter a taxonomia do grupo relativamente estável. Embora a consideração de *Epicharis* como subgênero de *Centris* tenha sido seguida por Ducke (1901, 1902) e Lutz & Cockerell (1920), a maioria dos autores que estudaram a apidofauna da América do Sul no final do século XIX e no início do XX consideraram *Epicharis* como um gênero válido (Lepeletier 1841; Smith, 1854, 1874, 1879; Müller 1874, 1877; Dominique 1898; Cockerell 1899b, 1906b, Schrottky 1901, 1904, 1905, 1908, 1913; Ducke 1908; Brèthes 1909; Strand 1909). Logo após *Epicharis* ser novamente elevado à categoria de gênero, os nomes originais das espécies de *Epicharis* foram revalidados, já que eles deixaram de estar em homonímia com as de *Centris*.

A taxonomia de *Epicharis* foi estudada principalmente por Moure (1945a), que o dividiu em vários gêneros, sendo eles: *Xanthepicharis* (espécie-tipo: *Epicharis bicolor* Smith, 1854), *Hoplepicharis* (espécie-tipo: *Epicharis fasciata* Lepeletier & Serville, 1825), *Anepicharis* (espécie-tipo: *Epicharis dejeanii* Lepeletier, 1841), *Triepicharis* (espécie-tipo *Epicharis analis* Lepeletier, 1841), *Cyphepicharis* (espécie-tipo: *Cyphepicharis borgmeieri* Moure, 1945= *Epicharis morio* Friese, 1924), *Parepicharis* (espécie-tipo: *Epicharis zonata* Smith, 1854) e *Epicharitides* (espécie-tipo: *Epicharis cockerelli* Friese, 1900). Neste trabalho Moure também redescreveu *Epicharis* (em um sentido mais restrito) e *Epicharoides* Radoszkowski, 1884 (espécie-tipo: *Epicharoides bipunctatus* Radoszkowski, 1884= *Epicharis maculata* Smith, 1874). Esta classificação não foi seguida pelos autores que posteriormente trabalharam com *Epicharis*, os que consideraram todos os gêneros de Moure (1945a) como subgêneros (Michener 1954, 2000; Snelling 1984; Silveira *et al.* 2002; Moure *et al.* 2007), o que é mantido até hoje.

Pelo fato de Moure (1945a) considerar *Apis hirtipes* como espécie-tipo de *Epicharis* incluiu *E. umbraculata* em *Xanthepicharis*, tornando-o sinônimo de *Epicharis* (*Epicharis*). As espécies mencionadas por Moure pertencendo a *E. (Epicharis)* foram posteriormente agrupadas no subgênero *E. (Epicharana)* (espécie-tipo: *Apis rustica* Olivier) proposto por Michener (1954) para resolver a situação das espécies do subgênero *E. (Epicharis) sensu* Moure (1945a).

Snelling (1984) e Michener *et al.* (1994) reconheceram *E. (Epicharana)*, *E. (Epicharitides)*, *E. (Epicharoides)*, *E. (Hoplepicharis)* e *E. (Parepicharis)* como os únicos subgêneros presentes nas Américas do Norte e Central, enquanto Snelling (1984) citou *E. (Anepicharis)*, *E. (Cyphepicharis)*, *E. (Epicharis)* e *E. (Triepicharis)* como grupos exclusivamente sul-americanos.

Na análise filogenética da tribo Centridini realizada por Ayala (1998) foram sinonimizados os subgêneros *E. (Epicharis)* e *E. (Epicharana)*, pela aparente falta de autapomorfias para sustentá-los como grupos independentes. Esta posição foi rejeitada por Michener (2000) e Gaglianone (2001) que reconheceram os dois subgêneros como válidos. Esta última, realizou uma análise filogenética das espécies de ambos os subgêneros encontrando numerosas sinapomorfias que permitem identificá-los como grupos monofiléticos e claramente distintos entre si. Atualmente, os subgêneros reconhecidos em *Epicharis* são: *E. (Anepicharis)*, *E. (Cyphepicharis)*, *E. (Epicharana)*, *E. (Epicharis)*, *E. (Epicharitides)*, *E. (Epicharoides)*, *E. (Hoplepicharis)*, *E. (Parepicharis)* e *E. (Triepicharis)* (Snelling 1984; Michener 2000; Silveira *et al.* 2002; Moure *et al.* 2007).

Ericrocidini Cockerell & Atkins, 1902

Ericrocidini, incorretamente chamada Ericrocini por Michener (1944), Moure (1946), Rozen (1966, 1969) e Snelling & Brooks (1985), e como Ctenioschelini por Michener (1965, 1979) e Alexander & Rozen, 1987), é exclusiva do Novo Mundo e suas espécies estão distribuídas praticamente em toda a região Neotropical, incluindo zonas xéricas do sul dos Estados Unidos na região Neártica (Snelling & Brooks 1985; Michener *et al.* 1994; Michener 2000; Moure & Melo 2007a).

As 42 espécies descritas de Ericrocidini estão agrupadas em onze gêneros (Moure & Melo 2007a), os quais são morfologicamente bastante uniformes, tornando a

sua identificação relativamente simples. A maior riqueza de espécies de Ericrocidini está na América do Sul, onde várias espécies, como as dos gêneros *Hopliphora* Lepeletier, 1841, *Eurytis* Smith, 1854, *Acanthopus* Klug, 1807 e *Ctenioschelus* Romand, 1840 estão presentes em áreas relativamente úmidas, enquanto outros grupos ocorrem em regiões mais altas e/ou secas, como os gêneros *Mesonychium* Lepeletier & Serville, 1825, *Epiclopus* Spinola, 1851 e *Ericrocis* 1887 (Michener 1979).

Ericrocidini foi estudado em parte por Moure (1946) e de uma maneira mais abrangente por Snelling & Brooks (1985). Estes últimos autores, além de fazer uma revisão dos gêneros, realizaram uma análise filogenética da tribo, identificando suas principais linhagens internas. Os gêneros atualmente considerados em Ericrocidini são: *Acanthopus*, *Aglaomelissa* Snelling & Brooks, 1985, *Ctenioschelus*, *Cyphomelissa* Schrottky, 1902, *Epiclopus*, *Ericrocis*, *Eurytis*, *Hopliphora*, *Mesocheira* Lepeletier & Serville, *Mesonychium* e *Mesoplia* Lepeletier, 1841 (Moure & Melo 2007a).

***Acanthopus* Klug, 1807**

Espécies de *Acanthopus* são caracterizadas pelo seu grande tamanho, a coloração escura do integumento e da pilosidade e por apresentar as pernas posteriores extremamente longas. Originalmente, o gênero foi proposto para *Apis palmata* Olivier, 1789 (= *Acanthopus splendidus* (Fabricius, 1793)), incluindo-se mais tarde as espécies *A. excellens* Schrottky, 1902, *A. splendidus modestior* Ducke, 1907 e *A. splendidus urichi* Cockerell, 1926. Atualmente apenas são reconhecidas *A. excellens* e *A. palmatus*, sendo os demais nomes tratados como sinônimos desta última espécie (Moure & Melo 2007a).

***Aglaomelissa* Snelling & Brooks, 1985**

Aglaomelissa duckei (Friese, 1906) apresenta algumas semelhanças morfológicas com algumas espécies do gênero *Mesoplia*, embora seja filogeneticamente relacionada com os gêneros *Ctenioschelus* e *Mesocheira* (Snelling & Brooks 1985; Silveira *et al.* 2002). Esta espécie foi incluída durante um longo tempo em diferentes gêneros, como *Mesonychium* e *Mesoplia* (ver referências e informações adicionais em Moure & Melo 2007a), até que em 1985 Snelling & Brooks a colocaram no seu próprio gênero, *Aglaomelissa*, que continua válido. Alguns novos registros de distribuição e hospedeiros desta espécie são apresentados por Rocha Filho *et al.* (2009).

***Ctenioschelus* Romand, 1840**

Originalmente, foi proposto para uma única e rara espécie de abelha onde o macho se caracteriza por ter as antenas desproporcionalmente longas, chegando além do ápice do metassoma. Esta espécie, *C. goryi* (Romand, 1840), distribuída desde o México até o Uruguai e Argentina (Michener *et al.* 1994; Moure & Melo 2007a; Thiele 2008) também foi descrita como *Melissoda latreillii* Lepeletier, 1841, sinônimo júnior de *C. goryi*, assim como também o gênero *Melissoda* Lepeletier, 1841 de *Ctenioschelus*. Smith (1854) incluiu o gênero *Ischnocera* Shuckard, 1840 na lista de sinônimos de *Ctenioschelus*, sendo *M. latreillii* sua espécie-tipo. Por muitos anos *Ctenioschelus* foi um gênero monotípico até que Thiele (2005) descreveu a espécie *C. chalcodes* a partir de exemplares machos coletados na Província de Guanacaste, na Costa Rica. Em 2008, o autor realizou uma revisão das espécies de *Ctenioschelus*, proporcionando novos registros de distribuição e associação floral, tanto para *C. goryi* como para *C. chalcodes*, incluindo também a descrição da fêmea desta última espécie.

***Cyphomelissa* Schrottky, 1902**

Criado para *C. pernigra* Schrottky, 1902 (= *C. diabolica* (Friese, 1900)), que apresenta o corpo coberto por abundante pilosidade preta e brilhante, semelhante a outras espécies de gêneros relacionados com *Cyphomelissa* (Moure 1946). O gênero foi revisado por Moure (1958), que incluiu *C. diabolica*, *C. commata* Moure, 1958, *C. magnifica* Moure, 1958 e *C. superba* (Ducke, 1902). *Cyphomelissa diabolica* e *C. commata* têm o corpo coberto por abundantes pêlos pretos, enquanto as outras duas espécies têm pilosidade semelhante, mas com a superfície dorsal da mesosoma e T1 com abundante e densa pilosidade amarela intensa. Dadas as escassas diferenças morfológicas observadas entre as quatro espécies conhecidas do gênero, Moure (1958) menciona que talvez todas elas correspondessem apenas a uma única espécie, com variação na coloração da pilosidade. *Cyphomelissa* se distribui no Brasil e Paraguai (Moure 1958; Silveira *et al.* 2002).

***Epiclopus* Spinola, 1851**

Descrito para uma pequena e robusta abelha cleptoparasita descrita como *E. gayi* Spinola, 1851. Por mais de um século foi incluída no gênero *Mesonychium*, dadas as semelhanças entre este táxon e algumas das espécies desse gênero. Durante esse tempo, foram descritas as espécies *E. lendlianum* (Friese, 1910) e *E. wagenknechti* (Ruiz,

1938), as que foram consideradas como *Mesonychium* por alguns autores (Toro 1986; Chiappa 1998; Chiappa *et al.* 2000). Em 1985 Snelling & Brooks, considerando as diferenças observadas entre *E. lendlianum* e as espécies de *Mesonychium* (*sensu lato*, incluindo *Epiclopus*) propuseram o gênero *Abromelissa* incluindo apenas a espécie-tipo. A taxonomia tanto do gênero *Epiclopus* como das suas espécies, permaneceu inalterada até que no ano 2000 Michener revalidou o gênero, separando-o morfológicamente de *Mesonychium*, propondo *Abromelissa* como sinônimo júnior de *Epiclopus* e enumerando as três espécies do gênero conhecidas: *E. gayi*, *E. wagenknechti* e *E. lendlianum*.

***Ericrocis* Cresson, 1887**

Este é o único gênero de Ericrocidini presente na região Neártica (Michener 1979; Michener *et al.* 1994), embora pelo menos uma das duas espécies consideradas válidas penetre ao norte da região Neotropical (Snelling & Zavortink 1984; Moure & Melo 2007a). As espécies de *Ericrocis* possuem pilosidade marrom escura contrastando com tufo de pêlos brancos organizados em ricos desenhos localizados principalmente no metassoma e nas pernas. Neste gênero foram descritas as espécies *E. lata*, (Cresson, 1878) (espécie-tipo), *E. arizonensis* Baker, 1906, *E. melectoides* Baker, 1906, *E. rossi* Linsley, 1939, *E. rugosa* Fox, 1893 e *E. pintada* Snelling & Zavortink, 1984. O gênero foi revisto por Snelling & Zavortink (1984), reconhecendo apenas a primeira e a última espécie, considerando os outros nomes sinônimos de *E. lata*.

***Eurytis* Smith, 1854**

Este gênero foi descrito por Smith para acomodar uma única espécie amplamente distribuída no Brasil: *E. funereus* Smith, 1854, o que foi sinonimizado com *Hopliphora* por Snelling & Brooks (1985) seguido por Michener (2000), os quais argumentam que as diferenças entre este gênero e *Hopliphora* são mínimas. *Eurytis* foi revalidado por Silveira *et al.* (2002), permanecendo como gênero válido até hoje (Moure & Melo 2007a) (ver comentários adicionais sobre este gênero em *Hopliphora*).

***Hopliphora* Lepeletier, 1841**

Este gênero foi originalmente proposto por Lepeletier (1841) para acomodar a espécie originalmente descrita como *Mesocheira velutina* Lepeletier & Serville, 1825. Em 1893, Gribodo descreveu *Acanthopus iheringi* do Rio Grande do Sul (Brasil),

sinonimizada com *H. velutina* por Moure (1960) depois de um cuidadoso estudo dos tipos de ambas as espécies. Posteriormente, Schrottky (1902) propôs o gênero *Oxy nedys* para *O. beroni* Schrottky, 1902 a qual Moure (1960) também sinonimizou com *H. velutina*, transformando *Oxy nedys* em sinônimo júnior de *Hopliphora*. Atualmente neste último é reconhecida apenas *H. velutina*, com distribuição principalmente na região sudeste do Brasil (Silveira *et al.* 2002).

Pela semelhança das espécies de *Cyphomelissa*, *Eurytis* e *Hopliphora*, Snelling & Brooks (1985) seguido por Michener (2000) agrupam todas no gênero *Hopliphora*, argumentando a pouca utilidade de manter três gêneros (dois deles monotípicos) para um número tão reduzido de espécies. Este argumento não foi aceito por Silveira *et al.* (2002), que consideraram *Cyphomelissa* e *Eurytis* como válidos e distintos de *Hopliphora*, embora todos filogeneticamente próximos. Michener (2007) manteve a sua posição anterior e reconheceu apenas o gênero *Hopliphora*, o qual foi novamente rejeitado por Moure & Melo (2007a), os quais novamente revalidaram *Cyphomelissa* e *Eurytis*, mantendo a posição de Silveira *et al.* (2002).

***Mesocheira* Lepeletier & Serville, 1825**

Monotípico com *M. bicolor* (Fabricius, 1804). Esta espécie é amplamente distribuída em praticamente toda a região Neotropical (exceto no Chile) e devido à sua variação morfológica no tamanho e coloração foi descrita com os nomes *M. pulchella* Holmberg, 1887, *M. bicolor elizabethae* Cockerell, 1910, *Exaerete bilamellosa* Cockerell, 1849 e *E. melanura* Cockerell, 1849. Atualmente, todos estes nomes são tratados como sinônimos de *M. bicolor* (Moure & Melo, 2007a).

***Mesonychium* Lepeletier & Serville, 1825**

Este é o segundo gênero mais diverso de Ericrocidini, incluindo cerca de uma dezena de espécies distribuídas exclusivamente na América do Sul (Snelling & Brooks 1985; Michener 2000; Silveira *et al.* 2002). Algumas espécies são semelhantes às do gênero *Mesoplia*, gerando certa dificuldade na identificação. A taxonomia de *Mesonychium* é estável, apesar de que ao longo da sua história tem havido alguma confusão no número de espécies incluídas, especialmente pela inclusão das espécies do gênero *Epiclopus* (Toro 1986; Chiappa 1998; Chiappa *et al.* 2000), assim como também, pela descrição de algumas espécies em outros gêneros. A sinonímia de *Epiclopus* com *Mesonychium* fez deste último um grupo bastante heterogêneo o que o

tornava difícil de distinguir de outros gêneros de Ericrocidini. Snelling & Brooks (1985), na revisão dos gêneros da tribo, mencionaram a existência de dois grupos de espécies dentro de *Mesonychium*, sendo um deles formado pelas espécies de *Epiclopus* (exceto *E. lendlianum*, ver os comentários acima), e outro formado pelas demais espécies de *Mesonychium*. Dada a revalidação de *Epiclopus* proposta por Michener (2000), *Mesonychium* tornou-se um grupo mais homogêneo, facilitando a sua definição e identificação dentro de Ericrocidini.

Mesoplia Lepeletier, 1841

Amplamente distribuído na região Neotropical (Snelling & Brooks 1985; Silveira *et al.* 2002) é o grupo com a maior riqueza de espécies de Ericrocidini (16, segundo Moure & Melo 2007a). Originalmente proposto para acomodar a espécie *Mesocheira azurea* Lepeletier & Serville, 1825, posteriormente em 1854 Smith descreveu o gênero *Melissa* sem indicar a espécie-tipo, a que foi designada quase um século após por Sandhouse (1943) como sendo *Mesocheira azurea*, transformando desta forma *Melissa* em sinônimo júnior de *Mesoplia*. Em 1985, Snelling & Brooks reconheceram em *Mesoplia* dois subgêneros: *Mesoplia* (*Mesoplia*) e *M.* (*Eumelissa*) Snelling & Brooks (espécie-tipo: *Melissa decorata* Smith, 1854). Ambos aceitos por alguns autores (Michener 1994, 2000; Silveira *et al.* 2002), mas atualmente considerados sinônimos (Moure & Melo, 2007a).

Rhathymini Lepeletier, 1841

As espécies desta tribo são superficialmente semelhantes à algumas vespas *Polistes*, Latreille, 1802 assim como também com abelhas dos gêneros *Nomada* Scopoli, 1770 (Engel *et al.* 2004a) e *Odyneropsis* Schrottky, 1902 (Michener 2007). Esta tribo, durante longo tempo incluiu um único gênero, *Rhathymus* Lepeletier & Serville, 1825, com cerca de 20 espécies (Moure & Melo 2007b), sendo várias delas descritas em gêneros diferentes, como *Colax* Lepeletier & Serville, 1825 *Liogastra* Perty, 1833 e *Bureaurella* Dominique, 1898, os quais são atualmente considerados sinônimos júnior de *Rhathymus* (Michener 2000; Moure & Melo 2007b; Rasmussen *et al.* 2007). Durante muitos anos a taxonomia de Rhathymini permaneceu inalterada até que em 2004, Engel *et al.* realizaram uma revisão da tribo e propuseram um novo

gênero, *Rhathymodes* (espécie-tipo: *Rhathymus acutiventris* Friese, 1906), para duas espécies de pequeno porte, que não possuem algumas das características presentes nas outras espécies de *Rhathymus*. Ao propor este novo gênero os autores não perceberam que o nome “*Rhathymodes*” é usado em um gênero de Lepidoptera: *Rhathymodes* Turner, 1911 (Lasiocampidae, atualmente considerado um sinônimo subjetivo de *Opsirhina* Walker, 1855), o que levou eles propor *Nanorhathymus*, novo nome para *Rhathymodes* Engel *et al.* 2004, *nec* Turner, 1911 (Engel *et al.* 2004b). Atualmente, *Nanorhathymus* é considerado sinônimo júnior de *Rhathymus* (Moure & Melo 2007b) devido provavelmente às características que o sustentam corresponderem a simplesiomorfias, fazendo de *Rhathymus* um grupo parafilético.

Características morfológicas dos gêneros e subgêneros de Centridini, Ericrocidini e Rhathymini.

As análises filogenéticas realizadas previamente a este estudo que incluíram Centridini, Ericrocidini, Rhathymini (Roig-Alsina & Michener 1993, Ayala 1998) ou alguma das suas linhagens internas (Snelling & Brooks 1985, Ayala 1998; Gaglianone 2001; Zanella 2002; Vivallo 2004) indicam que os táxons supra-específicos destas tribos são grupos suportados por diversos caracteres, como seguem:

Centridini

Segundo Roig-Alsina & Michener (1993), os caracteres que sustentam esta tribo são: base do loro com um entalhe a cada lado; pronoto com extensões ventro-laterais separadas ao meio; a margem interna do esporão da tíbia média da fêmea pectinado; fileira de pêlos grossos no basitarso médio; elaiospatas presentes; arólio ausente e pterostigma reduzido, quase tão longo quanto largo. Adicionalmente, Ayala (1998) indicou que as seguintes características são apomorfias que suportam a monofilia da tribo: presença de um lobo na margem basal da gálea, esta última com estrias na superfície; pente estipital presente; estípite com uma carena curta; mandíbulas com três ou quatro dentes; carena acetabular atingindo a base do terceiro ou quarto dente; ângulo trimal presente e de formas diversas; asas com papilas; esporão da tíbia média robusto

de ápice reto ou curvo e placas basitibial e pigidial presentes nas fêmeas, com ou sem placa secundária.

Centris

Ayala (1998) indicou as seguintes sinapomorfias para este gênero: (ambos os sexos) asas anteriores com a veia 1^am-cu atingindo a veia M+Rs no setor da segunda célula submarginal aproximadamente no primeiro terço. Macho: espata levemente esclerotizada e gonocoxito com uma projeção média ventral.

Centris (Aphemisia)

Ambos os sexos com uma projeção laminar desde o dente mais interno da mandíbula em direção ao ângulo trimal. Macho: projeção apical de S8 com um processo semicircular (Vivallo 2004).

Centris (Centris)

Ângulo trimal desenvolvido em forma de dente em ambos os sexos. Fêmea: placa basitibial secundária elevada em vista lateral e clípeo preto com mancha amarela em forma de T ou de Y invertido. Macho: clípeo amarelo com a borda supra-lateral preta (Ayala 1998).

Centris (Hemisiella)* e *C. (Heterocentris)

A única análise filogenética que inclui estes subgêneros foi feita por Ayala (1998), que considerou *C. (Hemisiella)* sinônimo júnior de *C. (Heterocentris)*. Fêmeas: clípeo com faixa amarela transversal, interrompida ou não na parte média. Macho: coxa anterior com um sulco bem definido na margem interna da superfície ventral (Ayala 1998). Contudo, Silveira *et al.* (2002) indicam que as espécies de *C. (Heterocentris)* apresentam as seguintes características que permitem diferenciá-las das de *C. (Hemisiella)*: fêmea: borda do clípeo recortada; carena superior interna da mandíbula elevada basalmente e, superfície ventral do mesossoma com pêlos longos de ápice recurvado,. Macho: segundo dente mandibular maior que o terceiro e mais próximo deste que do primeiro (apical) e área lateral de T1 projetada posteriormente e coberta de pilosidade densa e curta.

Centris (Melacentris)

Fêmea: ápice da placa pigdial truncado. Macho: clipeo completamente preto (Ayala 1998).

Centris (Paracentris)

Na análise filogenética de Zanella (2002) observa-se que as espécies deste subgênero compartilham duas características associadas à genitália dos machos: S7 com uma larga emarginação na borda basal em vista ventral e a projeção apical de S8 com lados convergentes para o ápice.

Centris (Penthemisia)

Segundo Zanella (2002), as espécies deste subgênero em ambos os sexos têm o palpo maxilar com cinco palpômeros. Macho: região média do gonocoxito em vista ventral com menos de dez pêlos gigantes e S8 com o ápice da projeção apical arredondado e largo.

Centris (Ptilocentris)

Ambos os sexos com o labro mais longo do que largo. Macho: metassoma coberto por abundante pilosidade (Ayala 1998). Adicionalmente, Vivallo (2004) indicou que o T8 é alargado no ápice.

Centris (Ptilotopus)

Ambos os sexos: vértice ultrapassando o nível da margem superior dos olhos (em vista frontal); mesoscuto e/ou escutelo apresenta áreas glabras bem definidas; escutelo com duas elevações geralmente projetadas para trás; e área póstero-lateral superior do mesepisterno com um tubérculo. Fêmea: carena acetabular atingindo a base do segundo dente (Ayala 1998).

Centris (Trachina)

Macho: margem anterior da tíbia posterior com projeção em forma de espinho. Fêmea: palpos maxilares com três palpômeros (Ayala 1998).

Centris (Wagenknechtia)

Macho: projeção interna pré-apical na superfície dorsal do gonocoxito. Fêmea: placas basitibial e pigidial com placas secundárias vestigiais (Vivallo 2004).

Centris (Xanthemisia)

Ambos os sexos: mandíbulas curtas e grossas. Fêmea: mandíbula com dente adicional na superfície interna; região occipital com pêlos flageliformes curtos e esparsos e placa pigidial com um estreitamento pré-apical. (Ayala 1998).

“Grupo *hyptidis*”

Ambos os sexos têm o trocâter anterior e médio de forma quadrangular. Fêmea: elaiospata anterior com o pente anterior secundário vestigial, quase ausente (Vivallo 2004).

Epicharis

Ambos os sexos: clipeo com carenas longitudinais; área supra-clipeal com carenas divergentes ventralmente; sulco frontal carenado; pêlos flageliformes presentes na área occipital; papilas alares projetadas em um pêlo; asas com abundante pilosidade e célula marginal mais longa que a distância desde o seu ápice ao extremo distal da asa. Macho: lobos parapenianos presentes; cápsula genital com projeção da ponte dorsal do gonocoxito alongada e de forma variável; gonocoxito com carena horizontal e gonóstilo com duas projeções subapicais (Ayala 1998).

Epicharis (Anepicharis)

Fêmea: clipeo sem carenas e com a superfície arredondada. Macho: placa basitibial elevada (Ayala 1998).

Epicharis (Cyphepicharis)

Fêmea: área dorsal do metassoma exclusivamente coberto por micropilosidade e escutelo com duas gibas (Ayala 1998).

Epicharis (Epicharana)

Macho: tubérculos mesepisternais presentes sobre as coxas médias; basitarso posterior com quilha terminando em projeções dentiformes na margem anterior e trocânter e fêmur posteriores com agrupamento de pêlos escuros, curtos e plumosos (Gaglianone 2001).

Epicharis (Epicharis)

Fêmea: escutelo deprimido no meio, com duas carenas vestigiais mais levemente inclinadas (Moure 1945a); pêlos de T5 simples ou ramificados (Silveira *et al.* 2002).

Epicharis (Epicharitides)

Fêmea: área occipital com carena transversal; basitarsos médio e posterior mais longos que as suas respectivas tíbias; esporão da tibia média robusto, quase a metade do comprimento do basitarso correspondente. Macho: basitarso médio com elaiospata vestigial (embora esta característica não esteja presente na análise, aparece indicada na diagnose dos machos deste subgênero) (Ayala, 1998).

Epicharis (Epicharoides)

Fêmea: palpo maxilar com dois palpômeros planos, não alargados; área occipital em vista dorsal côncava e esporão da tibia média de ápice curvado e com dentes uniformemente longos. Macho: T7 com placa pigidial triangular de ápice agudo (Ayala 1998).

Epicharis (Hoplepicharis)

Fêmea: palpo maxilar com dois palpômeros, sendo o apical curto, largo e com projeção apical aparentando a fusão de um terceiro palpômero e S1 com emarginado profundo na borda posterior. Macho: S8 com dois lobos apicais separados por uma concavidade apical (Ayala 1998).

Epicharis (Parepicharis)

Fêmea: carenas clipeais não evidentes; vértice e área occipital unidas por um ângulo forte e basitarso posterior com keirotichia na superfície interna. Macho: carenas clipeais evidentes somente na porção central e tibia posterior com placa basitibial definida (Ayala 1998).

Epicharis (Triepicharis)

Ambos os sexos: carenas supra-clipeais restritas ao extremo superior do clipeo. Macho: pilosidade das pernas posteriores assemelhando-se a uma escopa (Ayala 1998).

Ericrocidini

A análise filogenética de Snelling & Brooks (1985) apresenta um único cladograma mostrando as relações filogenéticas entre os gêneros de Ericrocidini. Este cladograma não mostra os caracteres que sustentam cada clado, o que dificulta identificar quais caracteres suportam um clado determinado. A matriz utilizada por estes autores foi novamente analisada utilizando o programa Pee-Wee, obtendo-se uma única árvore com os seguintes resultados.

Ambos os sexos: mento com forma de Y; pós-flabelo presente; triângulo propodeal glabro; pterostigma aproximadamente tão longo quanto o prestigma; asas glabras ou com pequenas áreas pilosas; papilas alares longas não terminando em um pêlo; célula marginal curta, menos de 1,2 vezes a distância entre o ápice da célula marginal e o ápice da asa; esporão da tibia média modificado, com vários dentes apicais; basitarso posterior sem penicilo e pilosidade com reflexos metálicos. Fêmeas: S6 carenado longitudinalmente no meio. Macho: S6 não convexo, usualmente emarginado; espata ausente, S8 sem processo apical, com disco mais largo que longo.

Acanthopus

Fêmea: mento com uma pequena emarginação, submento dividido basalmente; palpo maxilar ausente ou representado por pequena protuberância fusionada ao estípite, veias 1^am-cu e 2^am-cu atingindo a terceira célula sub marginal e metadistitarso cinco vezes mais longo que largo (Snelling & Zavortink, 1984).

Aglaomelissa

Snelling & Brooks (1985) indicam que este gênero é identificável entre *Ctenioschelus* e *Mesocheira* pela seguinte combinação de caracteres: Macho: antenas curtas, não ultrapassando o metassoma; carena mesepisternal presente; escutelo com duas projeções em forma de giba e célula marginal sem mancha apical.

Ctenioschelus

Machos: antenas mais longas que o comprimento do corpo (Snelling & Zavortink, 1984).

Epiclopus

Snelling & Brooks (1985) consideraram este gênero como sinônimo júnior de *Mesonychium*, pelo que não mencionaram características sinapomórficas. Michener (2000) cita as seguintes características para identificá-lo: olhos divergentes dorsalmente e escutelo sem tubérculos, porém, estas características estão presentes também em outros gêneros de Ericrocidini.

Ericrocis

Fêmea: comprimento da coxa média pelo menos 1,36 vezes a distância entre o ápice da coxa e a base da asa posterior e meso e/ou metadistitarsos com pêlos achatados (Snelling & Zavortink, 1984).

Hopliphora, Cyphomelissa e Eurytis

Snelling & Brooks consideraram *Hopliphora* como sinônimo sênior de *Cyphomelissa* e *Eurytis*, não indicando sinapomorfias para o gênero. Os caracteres para diferenciar estes gêneros apresentados por Silveira *et al.* (2002) são os seguintes: *Cyphomelissa*: ambos os sexos: aresta transversal do mesepisterno fortemente carenada, com a crista lisa e sem pêlos; veias 2^ars-m e 3^ars-m fundidas entre si antes de se unirem a RS e margem apical da superfície externa do fêmur posterior fortemente dilatada e projetada sobre a tibia. Fêmea: placa pigidial terminando em ponta estreita e ápice distintamente curvado para cima. *Hopliphora*: ambos os sexos: labro pelo menos 1,8 vezes mais largo que longo; carena pré-apical do labro protuberante e bidentada e 3^a célula submarginal, medida ao longo da sua metade, pelo menos tão larga quanto a 2^a célula submarginal. Macho: fêmur posterior com a superfície posterior dorsalmente coberta por pêlos plumosos, relativamente longos e franja apical de S4 pouco desenvolvida, seus pêlos mais curtos que aqueles da franja do S5 (autapomorfias). *Eurytis*: ambos os sexos: labro menos de 1,5 vezes mais largo que longo; carena pré-apical baixa acompanhando a margem do labro e 3^a célula submarginal, medida ao longo de sua metade, mais estreita que a 2^a célula submarginal. Macho: pilosidade da superfície posterior do fêmur não diferindo daquela do restante do fêmur e franja apical

do S4 bastante desenvolvida, seus pêlos bem mais longos que aqueles da franja do S5 e curvados para o meio (autapomorfias).

Mesocheira

Fêmea: S2 a S5 carenados longitudinalmente. Macho: S5 com a margem lateral do ápice com um entalhe (Snelling & Zavortink, 1984).

Mesonychium

Macho: S4 oculto (Snelling & Zavortink, 1984).

Mesoplia

Macho: S4 e/ou S5 com faixa de pilosidade densa e S5 oculto (Snelling & Zavortink, 1984).

Rhathymini

Até o presente estudo não há nenhuma análise filogenética que inclua as linhagens internas de Rhathymini. Contudo, na revisão da tribo realizada por Engel *et al.* (2004a) são mencionadas as seguintes características para reconhecê-la: palpo maxilar ausente, sutura epistomal ausente abaixo da fôvea tentorial anterior sendo, portanto, o clipeo e a área paraocular inferior fusionadas e a axila pequena.

MATERIAIS E MÉTODO

Seleção dos táxons representativos

Representantes de todas as grandes linhagens internas de Centridini, Ericrocidini e Rhathymini, assim como as espécies-tipo (ou alguma próxima dela) de todos os gêneros e subgêneros de cada tribo foram incluídos na análise (tabela 1). No caso de Centridini foram incluídas representantes de todos os gêneros e subgêneros reconhecidos por Ayala (1998), Gaglianone (2001) e Zanella (2002), bem como táxons que apresentaram posições basais em alguma das análises filogenéticas realizadas

anteriormente dentro da tribo (Gaglianone 2001; Zanella 2002; Vivallo 2004). Também foram incluídas aquelas espécies que não apresentam de maneira evidente relacionamentos próximos com outros grupos de espécies e/ou que têm posições contraditórias em quaisquer dos resultados dos trabalhos citados acima. Finalmente, na formação do grupo interno também foi considerada a disponibilidade de exemplares de ambos os sexos para o estudo das estruturas associadas à genitália do macho e ao ferrão da fêmea. Os exemplares utilizados nas análises encontram-se depositados nas seguintes coleções: AMNH: American Museum of Natural History, New York, USA; DZUP: Coleção Pe. J. S. Moure, Universidade Federal do Paraná, Brasil; PUCV: Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile; SNOW: Snow Entomology Museum, University of Kansas, USA.

Seleção dos terminais:

Centridini: *Centris*

Centris (Aphemisia)

Representando esta linhagem foram utilizadas *C. plumipes* (espécie-tipo) e *C. mocsaryi* Friese, 1899 a que segundo Vivallo (2004) apresenta uma posição basal na filogenia do subgênero.

Centris (Centris)

Como representante deste subgênero foi utilizada *Centris flavifrons* (Fabricius, 1775), considerando a disponibilidade de material para o estudo, assim como também por não apresentar diferenças significativas com a espécie tipo do subgênero *C. haemorrhoidalis*.

Centris (Hemisiella)

As espécies de *C. (Hemisiella)* são morfologicamente muito uniformes, sendo utilizadas *Centris trigonoides* Lepeletier, 1841, pela sua semelhança com a espécie-tipo *C. lanipes*, e *C. tarsata* Smith, 1874, a que apresenta algumas características morfológicas que poderiam indicar uma posição relativamente basal na filogenia do subgênero.

Centris (Heterocentris)

Uma vez que a espécie-tipo, *C. cornuta*, é pouco coletada e praticamente desconhecida, foi utilizada *C. analis* (Fabricius, 1804), tanto pela disponibilidade de material, como também pelo fato de apresentar características aparentemente menos derivadas do que outras espécies do subgênero.

Centris (Melacentris)

Vivallo (2004) reconheceu pelo menos quatro linhagens internas em *C. (Melacentris)*, estando uma delas formada pelas espécies *Centris obsoleta* Lepeletier, 1841 e *C. melanochlaena* Smith, 1874. outra por *C. dorsata* (espécie-tipo), outra por *C. xanthocnemis* (Perty, 1833) e a última pelo clado formado pelas espécies de *C. (Schisthemisia)*. Como representantes destas linhagens foram escolhidas as espécies *C. dorsata*, *C. flavilabris*, *C. xanthocnemis* e *C. obsoleta*. Além disso, também foi incluída a espécie *C. rhodoprocta* Moure & Seabra, 1960, que parece representar uma quinta linhagem.

Centris (Paracentris)

Considerando a riqueza de espécies, a diversidade morfológica e a distribuição anfitropical deste subgênero (Michener 1979; Zanella 2002; Vivallo *et al.* 2003) foram utilizadas na análise *Centris nigerrima* (Spinola, 1851), representando uma das linhagens sul-americanas e pela sua similaridade com a espécie-tipo (*Centris fulvohirta*= *C. caelebs*), *C. rhodopus* Cockerell, 1897 como representante de uma das linhagens da América do Norte, *C. pallida* Fox, 1899 uma espécie tradicionalmente colocada em *C. (Xerocentris)* e que tem semelhanças significativas com *C. californica* a espécie-tipo desse subgênero, além de *C. ruthannae*, espécie-tipo de *C. (Acritocentris)* e *C. anomala*, espécie-tipo de *C. (Exallocentris)*.

Centris (Penthemisia)

Como representantes desta linhagem foram selecionadas as espécies *Centris brethesi* e *C. chilensis*, sendo esta última a espécie-tipo do subgênero, a qual tem uma posição basal em algumas das árvores obtidas por Zanella (2002).

Centris (Ptilocentris)

Este subgênero é relativamente pouco conhecido, principalmente pela escassez de material e pela falta de trabalhos taxonômicos modernos, que permitam identificar claramente as espécies que a ele pertençam. As espécies consideradas na análise foram *Centris chlorura* Cockerell, 1919 e *C. danunciae* Moure, 2002.

Pelo fato do material tipo das espécies deste subgênero não ter sido examinado (exceto *C. danunciae*), o nome “*chlorura*” neste trabalho está sendo associado a espécimes coletados no Equador, os quais poderiam corresponder a uma outra espécie (ex.: *C. semicaerulea* Smith, 1874 ou *C. festiva*), se os tipos das espécies de *C. (Ptilocentris)* fossem estudados. Snelling (1984), ao fazer a descrição do subgênero *C. (Ptilocentris)*, não mencionou ter revisado o material tipo de *C. festiva*, citando apenas a ocorrência dessa espécie no México, Panamá, Colômbia, Equador e Peru. Considerando que várias espécies deste subgênero ocorrem entre esses países, é provável que o nome “*festiva*” *sensu* Snelling (1984) seja aplicável a outra ou incluso mais de uma espécie.

Centris (Ptilotopus)

Na literatura é possível encontrar várias sinapomorfias que permitem o reconhecimento deste subgênero como monofilético (Moure & Seabra 1962; Ayala 1998). As espécies deste grupo são morfológicamente bastante uniformes, sendo possível identificar muitas delas apenas pela cor do integumento e da pilosidade. A espécie utilizada deste subgênero foi *Centris scopipes* Friese, 1899, tanto pela disponibilidade de material, bem como pela sua semelhança com a espécie-tipo, *C. americana*.

Centris (Trachina)

A maioria das espécies de *C. (Trachina)* são conservadoras em termos de diversidade morfológica. Os machos compartilham algumas características da morfologia das pernas posteriores que poderiam indicar que se trata de um grupo monofilético. As espécies utilizadas na análise foram a espécie-tipo *Centris longimana* e *C. similis* (Fabricius, 1804), representando a linhagem reconhecida por Moure (1945b) como o subgênero *C. (Paremisia)* Moure (ver informações adicionais na história taxonômica do gênero).

Centris (Wagenknechtia)

A análise filogenética realizada por Vivallo (2004) demonstrou que este é um grupo monofilético formado por sete espécies morfológicamente heterogêneas, especialmente pelas características das fêmeas. As espécies utilizadas na análise correspondem à espécie-tipo *Centris cineraria*, *C. escomeli* Cockerell, 1926 e *C. muralis* Burmeister, 1876, esta última assumindo uma posição basal no grupo (Vivallo 2004).

Centris (Xanthemisia)

É possível encontrar na literatura várias sinapomorfias para este subgênero, principalmente associadas à morfologia das fêmeas, como a mandíbula e a placa pigidial (Moure 1945b; Ayala 1998; Michener 2000; Silveira *et al.* 2002). A espécie utilizada na análise corresponde a *Centris bicolor*, tanto por ser a espécie-tipo do subgênero, como também pela disponibilidade de material para o estudo.

Epicharis

Segundo Moure (1945a), neste gênero podem ser reconhecidas duas grandes linhagens internas, onde na primeira delas estão *E. (Epicharana)*, *E. (Epicharis)* e *E. (Hoplepicharis)*, enquanto na segunda estão os demais. Essas duas grandes linhagens foram confirmadas na análise cladística de Ayala (1998) e de Gaglianone (2001).

Epicharis (Anepicharis)

Subgênero monotípico amplamente distribuído no Brasil, e sem registros em outros países da América do Sul (Silveira *et al.* 2002). Espécie utilizada: *Epicharis dejeanii*.

Epicharis (Cyphepicharis)

Subgênero monotípico restrito ao sudeste do Brasil (Silveira *et al.* 2002). Espécie utilizada: *Epicharis morio*.

Epicharis (Epicharana)

Este subgênero engloba várias espécies, algumas delas de tamanho considerável. Os resultados de Gaglianone (2001) mostraram que é um grupo monofilético suportado

por várias sinapomorfias associadas à morfologia dos machos. A espécie utilizada na análise foi *Epicharis flava* Friese, 1900 tanto pela disponibilidade de material, bem como pela semelhança com *E. rustica*, a espécie-tipo do subgênero.

Epicharis (Epicharis)

Os resultados de Gaglianone (2001) demonstraram que este subgênero é um grupo monofilético irmão de *E. (Epicharana)*. A espécie utilizada na análise foi *Epicharis umbraculata* (espécie-tipo).

Epicharis (Epicharitides) e E. (Epicharoides)

Embora a monofilia de *Epicharis (Epicharitides)* e *E. (Epicharoides)* ainda não esteja confirmada, provavelmente correspondem a grupos monofiléticos suportados pela morfologia da genitália dos machos e algumas características da morfologia externa das fêmeas. As espécies utilizadas foram *Epicharis obscura* Friese, 1899 e *E. iheringi* Friese, 1899 como representantes de *E. (Epicharitides)*, e *E. maculata* e *E. xanthogastra* Moure & Seabra, 1959 representando a linhagem *E. (Epicharoides)*.

Epicharis (Hoplepicharis)

Corresponde ao grupo-irmão do clado formado por *Epicharis (Epicharana)* e *E. (Epicharis)* (Ayala 1998; Gaglianone 2001). Este subgênero é composto por quatro espécies morfológicamente bastante uniformes. A espécie utilizada foi *Epicharis affinis* Smith, 1874.

Epicharis (Parepicharis)

Composto por três espécies, todas relativamente grandes e bastante uniformes na morfologia. A espécie utilizada na análise foi *Epicharis zonata*, tanto pela disponibilidade de material, bem como por se tratar da espécie-tipo do subgênero.

Epicharis (Triepicharis)

Monotípico, amplamente distribuído no Brasil, e sem registros em outros países da América do Sul (Silveira *et al.* 2002). Espécie utilizada: *Epicharis analis*.

Ericrocidini:

Acanthopus

As espécies deste gênero são facilmente reconhecidas pelo tamanho das pernas posteriores, desproporcionalmente longas quando comparadas com as pernas anteriores e médias. O gênero contém pelo menos três espécies, sendo uma delas ainda não descrita (Silveira *et al.* 2002). A espécie utilizada na análise foi *Acanthopus excellens*.

Aglaomelissa

Monotípico, distribuído do norte da América do Sul até a Costa Rica (Silveira *et al.* 2002). Espécie utilizada: *Aglaomelissa duckei*.

Ctenioschelus

Ctenioschelus era um gênero monotípico, contendo apenas *C. goryi*, sendo recentemente descrita *C. chalcodes* da Costa Rica (Thiele 2008). Espécie utilizada na análise: *Ctenioschelus goryi*.

Cyphomelissa

Inclui quatro espécies, as quais apresentam uma limitada diversidade morfológica entre elas. Na análise foi utilizada *Cyphomelissa superba*, tanto pela disponibilidade de material, como também pela sua semelhança com a espécie-tipo: *C. diabolica*.

Epiclopus

Composto por três espécies muito distintas entre si. Dadas as diferenças morfológicas observadas entre as três espécies do gênero, todas elas foram incluídas na análise: *Epiclopus gayi* (espécie-tipo), *E. wagenknechti* e *E. lendlianum*.

Ericrocis

Composto por duas espécies muito semelhantes entre si: *Ericrocis lata* e *E. pintada*. A espécie utilizada na análise foi a espécie-tipo *Ericrocis lata*.

Eurytis

Monotípico e amplamente distribuído no Brasil (Silveira *et al.* 2002). Espécie analisada: *Eurytis funereus*.

Hopliphora

Monotípico, distribuído exclusivamente no Brasil (Silveira *et al.* 2002). Espécie utilizada na análise: *Hopliphora velutina*.

Mesocheira

Monotípico, amplamente distribuído na região Neotropical (Silveira *et al.* 2002). Espécie examinada: *Mesocheira bicolor*.

Mesonychium

As espécies utilizadas na análise foram *Mesonychium asteria* e *M. garleppi* (Schrottky, 1910).

Mesoplia

A análise cladística de Snelling & Brooks (1985) demonstrou que no gênero é possível reconhecer duas grandes linhagens, descritas como os subgêneros *Mesoplia* (*Mesoplia*) e *M.* (*Eumelissa*), atualmente considerados sinônimos (Moure & Melo 2007a). As espécies analisadas correspondem a *Mesoplia rufipes* como representante da linhagem *M.* (*Mesoplia*) e *M. friesei* (Ducke, 1902), representando a linhagem *M.* (*Eumelissa*).

Rhathymini:***Rhathymus***

Atualmente considerada monotípica, antigamente foram reconhecidos dois gêneros: *Rhathymus* e *Nanorhathymus*. As espécies incluídas na análise correspondem a *Rhathymus bicolor* espécie-tipo de *Rhathymus* e *R. friesei* Ducke, 1907, representando a linhagem *Nanorhathymus*.

Terminais adicionais:

Além do material mencionado acima, também foram incluídas as espécies *Centris hyptidis* que representam uma linhagem independente, porém próxima de *C. (Wagenknechtia)* (Roig-Alsina 2000; Vivallo 2004) e *C. xanthomelaena*, uma espécie aparentemente relictual que representa uma linhagem próxima de *C. (Centris)* (Zanella 2002). É de salientar que ambas as espécies foram incluídas em *C. (Paracentris)* por Silveira *et al.* (2002) e Moure *et al.* (2007) não como resultado de um estudo filogenético.

O grupo externo foi composto por *Anthophora paranensis* Holmberg, 1903 representando a tribo Anthophorini, *Eulaema nigrita* (Lepeletier, 1841), representando a tribo Apini (Euglossina) e *Thygater analis* (Lepeletier, 1841), representando a tribo Eucerini. A escolha desses grupos baseou-se nos resultados obtidos por Roig-Alsina & Michener (1993).

Tabela 1: Lista de espécies selecionadas para a formação do grupo interno. *Espécie-tipo do gênero ou subgênero.

TRIBO	Espécie	Coleção
Centridini	<i>Centris (Aphemisia) mocsaryi</i>	DZUP
	<i>Centris (Aphemisia) plumipes*</i>	DZUP
	<i>Centris (Centris) flavifrons</i>	DZUP
	<i>Centris (Hemisiella) tarsata</i>	DZUP
	<i>Centris (Hemisiella) trigonoides</i>	DZUP
	<i>Centris (Heterocentris) analis</i>	DZUP
	<i>Centris (Melacentris) dorsata*</i>	DZUP
	<i>Centris (Melacentris) flavilabris</i>	DZUP
	<i>Centris (Melacentris) obsoleta</i>	DZUP
	<i>Centris (Melacentris) rhodoprocta</i>	DZUP
	<i>Centris (Melacentris) xanthocnemis</i>	DZUP
	<i>Centris (Paracentris) anomala</i>	AMNH
	<i>Centris (Paracentris) nigerrima</i>	DZUP
	<i>Centris (Paracentris) pallida</i>	DZUP
	<i>Centris (Paracentris) rhodopus</i>	DZUP
	<i>Centris (Paracentris) ruthannae</i>	SNOW
	<i>Centris (Penthemisia) brethesi</i>	DZUP
	<i>Centris (Penthemisia) chilensis*</i>	PUCV
	<i>Centris (Ptilocentris) chlorura</i>	DZUP
	<i>Centris (Ptilocentris) danunciae</i>	DZUP
	<i>Centris (Ptilotopus) scopipes</i>	DZUP
	<i>Centris (Trachina) longimana*</i>	DZUP
	<i>Centris (Trachina) similis</i>	DZUP
	<i>Centris (Wagenknechtia) cineraria*</i>	PUCV
	<i>Centris (Wagenknechtia) escomeli</i>	PUCV
	<i>Centris (Wagenknechtia) muralis</i>	DZUP
	<i>Centris (Xanthemisia) bicolor*</i>	DZUP
	<i>Centris hyptidis</i>	DZUP

	<i>Centris xanthomelaena</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Anepicharis) dejeanii*</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Cyphepicharis) morio*</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Epicharana) flava</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Epicharis) umbraculata*</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Epicharitides) iheringi</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Epicharitides) obscura</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Epicharoides) maculata*</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Epicharoides) xanthogastra</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Hoplepicharis) fasciata*</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Parepicharis) zonata*</i>	DZUP
	<i>Epicharis (Triepicharis) analis*</i>	DZUP
Ericrocidini	<i>Acanthopus excellens</i> ,	DZUP
	<i>Aglaomelissa duckei*</i>	DZUP
	<i>Ctenioschelus goryi*</i>	DZUP
	<i>Cyphomelissa superba</i>	DZUP
	<i>Epiclopus gayi*</i>	PUCV
	<i>Epiclopus lendlianum</i>	PUCV
	<i>Epiclopus wagenknechti</i>	PUCV
	<i>Ericrocis lata*</i>	PUCV
	<i>Eurytis funereus*</i>	DZUP
	<i>Hopliphora velutina*</i>	DZUP
	<i>Mesocheira bicolor*</i>	DZUP
	<i>Mesonychium asteria</i>	DZUP
	<i>Mesonychium garleppi</i>	DZUP
	<i>Mesoplia friesei</i>	DZUP
	<i>Mesoplia rufipes</i>	DZUP
Rhathymini	<i>Rhathymus bicolor*</i>	DZUP
	<i>Rhathymus friesei</i>	DZUP

Além dos táxons listados na tabela 1, também foram revisadas outras espécies complementares (tabela 2), com o intuito de conhecer a variação morfológica interespecífica de alguma(s) das estruturas utilizadas na lista de caracteres.

Tabela 2: Lista das espécies complementares utilizadas ao grupo interno.

Tribo	Espécie	Sexo	Coleção
Centridini	<i>Centris (Hemisiella) merrillae</i> Cockerell, 1919	macho/ fêmea	DZUP
	<i>Centris (Melacentris) melanochlaena</i>	fêmea	DZUP
	<i>Centris (Aphemisia) agiloides</i> Snelling, 1984	fêmea	DZUP
	<i>Centris (Paracentris) tiburonensis</i> Cockerell, 1923	fêmea	SNOW
	<i>Centris (Penthemisia) mixta</i>	fêmea	PUCV
	<i>Centris (Ptilotopus) americana</i>	fêmea	DZUP
	<i>Centris (Ptilotopus) sponsa</i> Smith, 1854	fêmea	DZUP
	<i>Centris (Trachina) ocellaris</i> Ducke, 1910	macho	DZUP
	<i>Centris (Wagenknechtia) moldenkei</i> Chiappa & Toro, 1989	macho/ fêmea	PUCV
	<i>Epicharis (Epicharoides) picta</i> (Smith, 1874)	macho/ fêmea	DZUP
Ericrocidini	<i>Ericrocis pintada</i>	macho/ fêmea	PUCV
	<i>Mesonychium jenseni</i> (Friese, 1906)	macho/ fêmea	DZUP
Rhathymini	<i>Rhathymus ater</i> (Smith, 1854)	macho/ fêmea	DZUP

Nos grupos reconhecidamente monofiléticos (*Centris* (*Centris*), *C.* (*Ptilotopus*) (Ayala 1998); *Epicharis* (*Epicharana*), *E.* (*Epicharis*), *E.* (*Hoplepicharis*) (Gaglianone 2001); *Ctenioschelus* (Thiele 2008); *Ericrocis* (Snelling & Zavortink 1984); *Acanthopus* (Snelling & Brooks 1985; Silveira *et al.* 2002); *Cyphomelissa* (Moure 1958) foi utilizada apenas uma espécie representando essa linhagem, não sendo alvo do estudo encontrar novas sinapomorfias para eles.

Preparação do material para o estudo

Genitália, ferrão e esternos associados:

Para o estudo tanto da genitália do macho como do ferrão da fêmea, os espécimes foram tratados de acordo com o seguinte protocolo: espécimes foram depositados em câmara úmida por 24-48 horas (78 ou mais em espécimes maiores) para permitir o amolecimento do metassoma. A genitália ou o ferrão foi dissecado utilizando pinças e agulhas entomológicas colocando-as em tubos “ependorf” com solução de KOH 10% por 24 horas para retirar as membranas e clarear as estruturas. Posteriormente as peças foram colocadas em uma placa de Petri, depositando sobre elas duas ou três gotas de ácido acético 10% para neutralizar a reação de KOH sobre o integumento. As peças foram identificadas, limpas e separadas umas das outras (os esternos 7 e 8 da cápsula genital no macho e o T7 do resto das estruturas do ferrão na fêmea). Posteriormente as peças foram colocadas em uma placa de Petri com água para retirar o ácido acético e, em seguida, transferidas para um frasco com glicerina por 24 horas para finalmente serem colocadas em glicerina pura e armazenadas em tubos de plástico com tampa, sendo alfinetados aos exemplares dissecados.

Terminologia morfológica e classificação supra-específica:

A terminologia adotada neste trabalho é a proposta por Urban (1967) para a morfologia externa e da genitália dos machos, Neff & Simpson (1981) para os aparelhos coletores de óleo (elaiospatas) e Packer (2003) para o ferrão e os esternos associados. Os artículos do flagelo antenal são indicados como F1, F2, etc., enquanto os tergos e esternos como T1, T2, S1, S2, etc., respectivamente. A classificação dos táxons supra-específicos está de acordo com Melo & Gonçalves (2005).

Construção dos caracteres:

Quase todos os caracteres analisados resultaram da observação direta da morfologia externa dos exemplares adultos secos e alfinetados, e das estruturas da genitália dos machos e do ferrão das fêmeas tratados de acordo com o protocolo listado acima. Apesar do grande número de caracteres utilizados na análise, estes não correspondem a uma busca exaustiva de informação filogenética, mas apenas uma amostra dos muitos caracteres que podem ser analisados na morfologia dos táxons estudados. Outras fontes de informação, tais como a morfologia interna dos adultos, a externa e interna das formas imaturas ou de comportamento não foram consideradas neste estudo, embora tais caracteres possam ser usados em futuras análises filogenéticas, quando exista informação suficiente que o permita.

Embora a maioria dos caracteres tenham sido construídos em forma binária, em alguns casos, foram introduzidos mais estados, tentando representar a diversidade morfológica observada de tais caracteres nos táxons analisados. A construção dos estados dos caracteres, embora seja algo geralmente arbitrário, foi realizada tentando identificar estados discretos ou tornando discretos estados contínuos e, por sua vez, evitando idéias preconcebidas ou hipóteses de relações filogenéticas entre os táxons. Em caracteres mais complexos com diferentes estados e estando ausentes em algumas espécies, estes foram separados em dois: um representando a presença ou ausência do caráter, e outro para identificar os seus diferentes estados (codificação contingente). Disto decorre que, se uma espécie é codificada como “ausente” no primeiro caráter, o segundo é inaplicável para ela, sendo codificada com um [-]. Para a construção da matriz foi utilizado o programa Winclada (Nixon 1999- 2002).

Em geral os caracteres estudados mostraram pouca ou nenhuma variação intraespecífica, o que foi testado com a observação de vários exemplares de ambos os sexos de cada táxon incluído na análise. Nos casos em que alguma espécie apresentara polimorfismos, formas intermediárias entre um estado e outro ou que o caráter não tenha sido observado, a espécie foi codificada [?].

De todos os caracteres analisados, aproximadamente 70% deles foram codificados a partir de fêmeas, pois elas apresentam uma maior diversidade de estruturas que os machos na grande maioria das espécies analisadas. Apesar de que alguns caracteres também são aplicáveis aos machos (por exemplo, alguns caracteres de

pilosidade e das peças bucais), eles foram analisados separadamente, utilizando caracteres especialmente construídos para este sexo.

Metodologia

Considerando o grande número de caracteres disponíveis, foram realizadas duas análises para sua avaliação, o que permite fazer uma primeira seleção dos quais podem ser diretamente reutilizados, aqueles que precisam ser modificados para sua posterior utilização e aqueles que podem ser simplesmente descartados por não oferecer informações úteis para este nível de estudo.

Na primeira análise, foram avaliados todos os caracteres usados por Snelling & Brooks (1985), Ayala (1998), Gaglianone (2001), Zanella (2002) e Vivallo (2004), utilizando doze das 57 espécies do grupo interno representando a diversidade de linhagens presentes em todos os grupos (tabela 3).

Tabela 3: Espécies utilizadas na primeira análise dos caracteres utilizados por Snelling & Brooks (1985), Ayala (1998), Gaglianone (2001), Zanella (2002) e Vivallo (2004). *: grupo externo.

Tribo	Espécie
* Eucerini	<i>Thygater (Thygater) analis</i>
* Apini	<i>Eulaema (Apeulaema) nigrita</i>
* Anthophorini	<i>Anthophora (Mystacanthophora) paranensis</i>
Centridini	<i>Centris (Centris) flavifrons</i> <i>Centris (Hemisiella) tarsata</i> <i>Centris (Trachina) similis</i> <i>Centris (Aphemis) mocsaryi</i> <i>Centris (Wagenknechtia) cineraria</i> <i>Epicharis (Epicharitides) obscura</i> <i>Epicharis (Epicharana) flava</i> <i>Epicharis (Triepicharis) analis</i>
Ericrocidini	<i>Epiclopus gayi</i> <i>Cyphomelissa superba</i> <i>Mesocheira bicolor</i>
Rhathymimi	<i>Rhathymus bicolor</i>

Esta primeira análise permitiu avaliar 297 caracteres, o que corresponde à soma de todos os caracteres previamente utilizados pelos autores mencionados acima, excluindo duplicatas ou aqueles caracteres que são utilizados em mais de um trabalho

(tabelas 4 e 5), por exemplo: o caráter “palpo maxilar: número total de palpômeros” corresponde ao caráter N°14 de Snelling & Brooks [1985], ao N°1 de Ayala [1998], N°1 de Zanella [2002] e N°1 de Vivallo [2004]. Neste caso, só é contado como um caráter.

Tabela 4: Número de caracteres utilizados nas análises prévias de Ericrocidini, Centridini ou de linhagens internas dentro desta última tribo.

	Aparelho bucal	Cabeça	Mesosoma	Metassoma	Genitália	Total
Snelling & Brooks 1985	8	5	21	15	6	66
Ayala 1998	4	23	27	14	20	88
Gaglianone 2001	0	20	38	12	24	94
Zanella 2002	2	11	9	3	24	49
Vivallo 2004	1	18	31	6	12	68

Tabela 5: Número total de caracteres compartilhados entre as análises prévias de Ericrocidini, Centridini ou de linhagens internas dentro desta última tribo.

	(A)	(B)	(C)	(D)	(E)
Snelling & Brooks 1985 (= A)		9	3	2	4
Ayala 1998 (= B)			23	10	9
Gaglianone 2001 (= C)				2	4
Zanella 2002 (= D)					2
Vivallo 2004 (= E)					

O resultado da avaliação dos 297 caracteres permitiu eliminar 179 deles, sendo reutilizados 119 do total utilizado pelos autores acima referidos. Esta análise inicial permitiu também reconhecer novos caracteres que potencialmente poderiam fornecer informações filogenéticas úteis. Aos 119 caracteres selecionados foram adicionados 97 novos caracteres, nove dos quais são do ferrão, uma estrutura até agora inexplorada em Centridini, Ericrocidini e Rhathymini.

Caracteres e códigos para seus estados

Os caracteres morfológicos estão ordenados no sentido ântero-posterior do inseto, começando com o aparelho bucal, cabeça, mesossoma (asas, tórax e propódeo, perna anterior, média e posterior) e metassoma. O ferrão e a genitália dos machos estão codificados após os caracteres do metassoma de cada sexo.

Após alguns caracteres, foram acrescentados comentários que justificam a codificação de algum terminal determinado, assim como também aqueles casos em que o caráter não é aplicável para alguma espécie ou quando o caráter não foi observado nos exemplares analisados.

Nos casos em que um caráter tenha sido utilizado em alguma das análises filogenéticas anteriores de qualquer uma das tribos (Snelling & Brooks 1985; Ayala 1998; Gaglianone 2001; Zanella 2002 e/ou Vivallo 2004), este é devidamente mencionado, indicando o número do caráter correspondente na análise do(s) seu(s) respectivo(s) autor(es). Também é indicado se o caráter foi utilizado na presente análise no mesmo sentido do trabalho original ou se foi modificado, seja na sua interpretação ou em seus estados.

Os caracteres que suportam os clados mais importantes foram fotografados usando uma câmera Leica DFC 500 acoplada a um microscópio estereoscópico Leica MZ16. As imagens assim obtidas foram tratadas com o software Auto-Montage Pro (Syncroscopy) do projeto *Taxon line*, Rede Paranaense de Coleções Biológicas da UFPR.

Análise dos dados

Normalmente a procura das árvores mais parcimoniosas é feita considerando que todos os caracteres têm a mesma importância ou o peso na análise (ver Goloboff 1993a e as referências aí indicadas). No entanto, existem outras alternativas, onde os caracteres são discriminados através da atribuição de um peso com base no seu grau de homoplasia (Goloboff 1993a). A atribuição de um peso diferencial entre os caracteres em uma topologia determinada pode ser feita através de duas formas: com pesagem sucessiva ou pesagem implícita. No primeiro caso, o peso dos caracteres é atribuído depois da busca das árvores mais parcimoniosas de uma forma repetitiva para garantir que o peso atribuído seja o mesmo que o obtido na próxima busca, ou seja, até obter um

resultado estável. Diferentemente, na pesagem implícita a atribuição do peso nos caracteres é realizada simultaneamente à busca das árvores mais parcimoniosas, sendo esta a alternativa mais vantajosa (Goloboff 1993a; Goloboff *et al.* 2008). Os 216 caracteres utilizados foram analisados usando pesos iguais, através do programa Nona (Goloboff 1993b) e pesagem implícita com o programa Pee-Wee (Goloboff 1993c).

Análise 1: Caracteres com pesos iguais

Para a análise dos caracteres com pesos iguais foi utilizado o programa Nona (Goloboff 1993b) que, por opção pré-definida, analisa os caracteres dessa forma. Os caracteres foram submetidos a uma busca heurística usando os comandos *hold*10000, *hold*/20 e *mult**1000, sendo “tree bisection reconnection” (múltiple TBR+TBR) a estratégia de busca utilizada. As árvores obtidas foram revisadas usando o programa Winclada (Nixon 1999-2002), utilizando-se a opção não ambígua para a sua otimização, de modo que somente este tipo de caracteres são exibidos.

Análise 2: Caracteres com pesagem implícita

Na análise com pesagem implícita foram usados os comandos *mult*10000, *hold*/20, *mult**1000, utilizando-se o resto dos comandos com os valores predefinidos do programa. As topologias obtidas foram analisadas usando o programa Winclada (Nixon 1999-2002), e do mesmo modo que no caso anterior, foi utilizada a otimização não ambígua.

Resultados e discussão

Lista dos caracteres utilizados

Cabeça

0) Flabelo: forma

- 0 retangular com ápice lobulado
- 1 arredondado e com o ápice muito projetado (Fig. 22)
- 2 retangular, projetado apicalmente em um retângulo
- 3 relativamente retangular, com a base estreita e sem projeção
- 4 elipsóide, sem projeção
- 5 elipsóide, com uma projeção curta e relativamente aguda
- 6 elipsóide, com uma projeção longa e arredondada
- 7 relativamente circular

Em *Anthophora paranensis* o flabelo é relativamente retangular [3], embora menor do que em algumas espécies também com essa condição. *Ericrocis lata* tem o flabelo elipsóide e sem projeção, mas suas bordas são levemente mais retas do que em outras espécies codificadas [4]. A projeção apical em *Centris rhodopus* é menor do que em *C. nigerrima*, mas ambos terminais foram codificados [5]. O flabelo de *Epicharis maculata* é levemente alargado na base, mas a forma geral é elipsóide [4]. Este caráter não foi observado em *Centris ruthannae* nem *C. anomala*, sendo ambas codificadas [?].

1) Pós-flabelo (N°12 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°57 Roig-Alsina & Michener 1993, modificado).

- 0 ausente
- 1 presente (Fig. 21)

2) Pós-flabelo: projeção

- 0 para acima
- 1 para atrás (Fig. 21)

Este caráter é aplicável apenas aos terminais codificados [1] no caráter anterior. O pós-flabelo de *Epiclopus wagenknechti* é mais desenvolvido mas menos projetado para atrás do que nas outras espécies desse gênero.

3) Palpo labial, ápice do segundo palpômero: tipo de pilosidade

- 0 curta
- 1 longa

4) Palpo labial, palpômero apical: borda distal reta

- 0 ausente
- 1 presente

Este caráter não foi observado em *Eulaema nigrita* nem *Centris ruthannae*, sendo ambas as espécies codificadas [?].

5) Palpo maxilar: número total de palpômeros (N°14 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°1 Ayala 1998, modificado; N°1 Zanella 2002; N°0 Vivallo 2004).

0 três

1 dois

2 um

3 quatro (Fig. 23)

4 cinco

5 seis

Este caráter não foi observado em *Aglaomelissa duckei*, *Centris chlorura* nem *C. ruthannae*, sendo estes terminais codificados [?].

6) Palpo maxilar, segundo palpômero: tamanho em relação ao terceiro (N°3 Ayala 1998, modificado; N°2 Zanella 2002, modificado).

0 aproximadamente iguais

1 claramente maior (Fig. 23)

2 claramente menor

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0, 3, 4 ou 5] no caráter anterior. Este caráter não foi observado em *Aglaomelissa duckei*, *Centris chlorura* nem *C. ruthannae*, sendo todas elas codificadas [?].

7) Palpo maxilar, segundo palpômero: superfície anterior

0 plana

1 côncava (Fig. 23)

2 convexa (palpômero cilíndrico)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0, 1, 3, 4 ou 5] no caráter N°5. Em *Epiclopus wagenknechti* o palpômero é cilíndrico na base e plano no ápice, enquanto que em *Epicharis umbraculata* é laminar e curvado (enrolado), sendo ambas as espécies codificadas [?]. Este caráter não foi observado em *Aglaomelissa duckei*, *Centris chlorura* nem *C. ruthannae*, sendo codificadas [?].

8) Palpo maxilar, segundo palpômero: pilosidade (N°2 Ayala 1998, modificado).

0 ausente ou muito escassa

1 presente, bem evidente, podendo ser curta ou longa (Fig. 23)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0, 1, 3, 4 ou 5] no caráter N°5. Este caráter não foi observado em *Aglaomelissa duckei*, *Centris chlorura* nem *C. ruthannae*, sendo codificadas [?].

9) Palpo maxilar, segundo palpômero: pêlos apicais longos

0 ausentes

1 presentes

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0, 1, 3, 4 ou 5] no caráter N°5. Os pêlos longos apicais são um tipo de pilosidade levemente mais grossa e comprida que se encontra dirigida externamente (quase perpendicular ao eixo do palpo) e que se destaca claramente do resto da pilosidade do palpômero (quando presente). Este caráter

não foi observado em *Aglaomelissa duckei*, *Centris chlorura* nem *C. ruthannae*, sendo codificadas [?].

10) Palpo maxilar, terceiro palpômero: superfície anterior

0 plana

1 cilíndrica

2 côncava

3 plana e com ápice côncavo (Fig. 23)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0, 3, 4 ou 5] no caráter N°5. Este caráter não foi observado em *Aglaomelissa duckei*, *Centris chlorura* nem *C. ruthannae*, sendo codificadas [?].

11) Mandíbula: estreitamento basal inferior

0 ausente

1 presente (Fig. 29)

Rhathymus friesei apresenta uma forma intermediária na curvatura da mandíbula, sendo codificada [?]. *R. bicolor* apresenta um leve estreitamento, porém menos evidente que em outras espécies codificadas [1], sendo codificada [0].

12) Mandíbula: posição da protuberância da articulação

0 próxima ao côndilo (Figs. 29, 30 e 31)

1 aproximadamente equidistante entre o côndilo e o acetábulo (Fig. 25)

13) Mandíbula: posição basal ou direção (vista ventral, tomando como referência a tangente orbital posterior)

0 dirigidas para abaixo (Fig. 30)

1 dirigidas diagonalmente (Figs. 25, 26 e 41)

Rhathymus bicolor foi codificada [0], embora a posição das mandíbulas seja levemente dirigida anteriormente.

14) Mandíbula: ângulo trimal (N°7 Ayala 1998, modificado; N°4 Zanella 2002).

0 ausente

1 presente, de tamanho variable (Fig. 31 e 32)

15) Mandíbula: número de dentes pré-apicais (N°5 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°8 Ayala 1998, modificado; N°6 Zanella 2002, modificado; N°4 Vivallo 2004, modificado).

0 zero (Fig. 40)

1 um (Figs. 29, 37 e 39)

2 dois

3 três (Figs. 31 e 36)

Epicharis zonata tem a base do dente apical levemente alargada, o que poderia ter se originado pela fusão do primeiro dente subapical com o dente anterior, tendo a mandíbula neste caso três dentes e não dois. Por outro lado, *Epicharis analis* tem dois dentes, mas o apical não é alargado na base. Em ambos os casos as espécies foram codificadas [1]. Em *Centris pallida* o primeiro dente subapical tem um alargamento

basal que poderia corresponder à fusão com o segundo dente subapical. Isto explicaria a presença de apenas três dentes e não quatro, como é o comum nas fêmeas desse gênero. Considerando esta possibilidade, esta espécie foi codificada [?]. Em *Centris similis* o dente mais interno é de ápice côncavo e a carena acetabular (utilizada para estabelecer homologias na mandíbula (Michener & Fraser 1978) encontra-se levemente dividida apicalmente, o que poderia indicar que o dente interno corresponde à fusão de dois dentes e não ao alargamento de um deles, pelo que esta espécie foi codificada [?]. Em *Centris flavilabris* e *C. rhodoprocta* a mandíbula tem quatro dentes, sendo o mais interno largo e apicalmente côncavo. Neste caso não se considera que o alargamento corresponda à fusão de dois dentes, pelo fato da carena acetabular encontrar-se não dividida apicalmente e seu extremo distal atingir a base do terceiro dente subapical. Ambas as espécies foram codificadas [3].

16) Mandíbula: primeiro dente subapical reduzido e quase fusionado com o dente apical
 0 ausente
 1 presente

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1, 2 ou 3] no caráter anterior.

17) Mandíbula: curvatura apical (N°3 Vivallo 2004).
 0 suave (Figs. 29, 36, 37, 39 e 40)
 1 forte (Figs. 30 e 31)

A curva descrita pela mandíbula é considerada pela posição e direção do dente apical, tomando como ponto de referência a base da mandíbula. *Centris scopipes* apresenta este caráter em um estado intermediário sendo codificada [?].

18) Mandíbula: projeção laminar do terceiro dente subapical em direção ao ângulo trimal (N°47 Vivallo 2004).
 0 ausente
 1 presente (Fig. 32)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [3] no caráter N°15.

19) Mandíbula: projeção laminar interna (localizada aproximadamente na metade da mandíbula).
 0 ausente
 1 presente (Figs. 37 e 39)

20) Mandíbula, superfície externa, sulco acetabular: distribuição da pilosidade
 0 disposta ao longo do sulco
 1 apenas com um tufo no ápice (Figs. 26 e 29)
 2 apenas com um tufo na base
 3 com um tufo no ápice e na base (Figs. 30 e 32)

O estado deste caráter não foi determinado em *Eulaema nigrita*, sendo codificada [?].

21) Mandíbula: pollex quadrangular (de ápice reto ou levemente côncavo) (N°19 Zanella 2002, modificado).

0 ausente (Figs. 32 e 36)

1 presente (Fig. 31)

O pollex é descrito como o dente que atinge a carena acetabular (Michener & Fraser 1978). No caso das espécies que apenas possuem um dente, a carena acetabular não é identificável, pelo que o pollex não é reconhecido. Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1, 2, 3 ou 4] no caráter N°15.

22) Mandíbula: alargamento basal do dente apical (N°7 Zanella 2002).

0 ausente

1 presente

Embora *Epicharis zonata* apresente a base do dente apical levemente alargada, esta espécie foi codificada [0], devido a que a largura é menor quando comparada com as espécies codificadas [1].

23) Mandíbula: disposição dos dentes pré-apicais (vista interna).

0 em semicírculo (seguindo a concavidade interna do dente apical)

1 dispostos irregularmente

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1, 2 ou 3] no caráter N°15.

24) Mandíbula: tamanho em relação ao comprimento do olho

0 maior que $\frac{3}{4}$ (Figs. 36, 39 e 40)

1 menor que $\frac{3}{4}$ (Figs. 37 e 41)

25) Área malar: forma (vista látero-ventral) (N°60 Ayala 1998, modificado; N°1 Gaglianone 2001, modificado).

0 sub-retangular e larga

1 sub-retangular e estreita

2 estreitando-se anteriormente (Figs. 30 e 31)

3 estreitando-se posteriormente

O estado deste caráter não foi possível de determinar em *Centris chlorura*, sendo codificada [?].

26) Área malar: pilosidade

0 presente (Figs. 30 e 31)

1 ausente (Figs. 27, 29 e 41)

27) Área malar: distribuição da pilosidade

0 presente em toda a superfície

1 presente apenas perto do acetábulo (junto ao côndilo pode ter pilosidade, mas é menos densa que na área perto do acetábulo) (Figs. 30 e 31)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter anterior.

28) Distância cípeo ocular com relação à largura basal de F1 (Nº21 Zanella 2002, modificado).

0 maior

1 menor

A distância cípeo ocular de *Centris xanthomelaena* é levemente maior do que a largura basal de F1, embora seja menos evidente que em outras espécies codificadas [0].

29) Labro: proporções (Nº10 Ayala 1998).

0 mais largo do que longo (Figs. 25, 27 e 41)

1 tão ou mais longo do que largo (Figs. 36 e 40)

30) Labro: carena pré-apical (Nº1 Snelling & Brooks 1985).

0 ausente

1 presente (Fig. 25)

Ericrocis lata tem a carena quase fusionada com a borda do labro, sendo esta a única espécie que apresenta esta característica dentro do grupo interno. Nas outras espécies de Ericrocidini a carena é levemente afastada da borda do labro sendo facilmente identificável. Esta espécie foi codificada [1].

31) Labro: forma (Nº13 Gaglianone 2001, modificado).

0 quadrangular, com a borda apical côncava

1 quadrangular, com a borda apical convexa (Figs. 35, 38 e 40)

2 sub-retangular, com a borda apical convexa (Figs. 25 e 27)

3 sub-retangular, com a borda apical côncava (Fig. 41)

4 semicircular

5 triangular (Fig. 36)

Rhathymus friesei tem a borda apical reta, mas sua borda lateral é levemente arredondada, sendo codificada [1].

32) Labro, ápice: tufo de pêlos longos e grossos

0 ausente

1 presente (Figs. 25, 27, 36 e 40)

Anthophora paranensis tem a pilosidade da borda do labro de tamanho relativamente uniforme, não identificando-se tufo, sendo codificada [0].

33) Labro, ápice, número de tufo:

0 um, localizado no meio (Fig. 36)

1 dois, um de cada lado (Figs. 25, 27 e 40)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior. *Eulaema nigrita* tem pilosidade curta em toda a borda do labro, mas podem-se identificar claramente dois tufo nos extremos laterais do labro. As espécies codificadas [1] têm os tufo localizados no terço central da borda e não aos lados como em *Eulaema nigrita*, mas considerando o número deles, esta espécie foi codificada [1].

- 34) Labro, borda apical (N°14 Gaglianone 2001).**
 0 coberta por pilosidade (não permite ver o integumento)
 1 não coberta pela pilosidade (permite ver o integumento)

Eulaema nigrata tem pilosidade em toda a borda, embora seja possível ver o integumento. Esta espécie foi codificada [0].

- 35) Labro, metade basal: áreas translúcidas:**
 0 ausentes
 1 presentes (Fig. 40)

- 36) Clípeo, vista ventral: direção dos extremos laterais**
 0 paralelos
 1 convergentes ventralmente (Fig. 27)
 2 divergentes ventralmente

Epicharis maculata, *E. xanthogastra*, *Mesonychium asteria*, *M. garleppi* e *Aglaomelissa duckei* têm a área lateral do clípeo convergente para abaixo, seguindo a direção da projeção laminar látero-apical do clípeo, pelo que todas elas foram codificadas [1]. Em *Eurytis funereus* a convergência dos lados do clípeo é menos forte que em outras espécies codificadas [1].

- 37) Clípeo, margem inferior: posição em relação à tangente orbital inferior (vista frontal)**
 0 mais para abaixo (Fig. 36)
 1 mais para acima (Figs. 35, 37, 38 e 40)

- 38) Clípeo, superfície: carenas (N°13 Ayala 1998)**
 0 ausentes (figs. 27, 36, 37, 39, 40 e 41)
 1 presentes (Figs. 35, 38 e 45)

- 39) Clípeo, superfície: forma das carenas (N°5 Gaglianone 2001, modificado)**
 0 muito convergentes dorsalmente (Figs. 35 e 45)
 1 levemente convergentes dorsalmente

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

- 40) Clípeo, borda apical: pêlos rígidos dirigidos para abaixo**
 0 ausentes (Figs. 36, 38, 40 e 45)
 1 presentes (Figs. 25, 27, 37, 39 e 41)

- 41) Clípeo, área basal: posição da sutura epistomal na porção média (vista frontal)**
 0 convexa (Figs. 36, 40 e 45)
 1 reta
 2 côncava (angulada ou curvada no centro) (Figs. 27 e 37)

- 42) Carena supra-clipeal (N°3 Gaglianone 2001, modificado; N°7 Vivallo 2004).**
 0 ausente (Fig. 38)
 1 presente (Figs. 35 e 45)

O estado deste caráter não foi determinado em *Epicharis dejeanii*, sendo codificada [?].

43) Carena supra-clipeal disposição:

0 com a distância entre as carenas basais muito maior do que a distância mínima superior das carenas do clipeo (Fig. 45)

1 com a distância entre as carenas basais relativamente igual à distância mínima entre as carenas do clipeo (Fig. 35)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior. Em *Epicharis zonata* nem as carenas supra-clipeais nem as do clipeo são muito evidentes, mas se os seus extremos são projetados, observa-se que a distância entre os extremos inferiores da carena supra-clipeal é maior que a distância entre os extremos superiores das carenas do clipeo [0]. Em *Epicharis maculata*, a carena supra-clipeal é quase ausente, mas o brilho do integumento permite ver a direção e a distância entre seus extremos laterais, sendo codificada [0]. *Epicharis dejeanii* foi codificada [?] considerando a justificativa do caráter anterior.

44) Área frontal: cavidade ou sulco longitudinal (N°19 Ayala, modificado)

0 presente

1 ausente

Mesoplia friesei e *M. rufipes* têm o sulco curto, porém evidente, sendo ambas codificadas [0].

45) Escapo: comprimento em relação a F1 (N°2 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°17 Ayala 1998; N°9 Zanella 2002, modificado; N°6 Vivallo 2004).

0 mais curto (Figs. 36 e 38)

1 mais longo ou igual (Figs. 24, 26, 37, 40 e 41)

46) Escapo, superfície lateral externa: pilosidade branca, comprida e relativamente densa, claramente diferenciada do restante da pilosidade do flagelômero (se houver)

0 ausente (Figs. 26, 35, 36, 37, 38 e 40)

1 presente (Figs. 24 e 41)

47) F1 pedunculado (mencionado por Silveira *et al.* 2002)

0 ausente

1 presente

48) Ocelos: disposição

0 aproximadamente em linha reta (Figs. 24 e 37)

1 triangular (Figs. 28, 35, 36 e 38)

49) Sutura posterior ao ocelo médio:

0 ausente

1 presente

50) Área ocelo ocular: superfície próxima ao ocelo: protuberância

0 ausente

1 presente (Fig. 28)

51) Órbitas oculares: (N°3 Snelling & Brooks 1985; N°63 Ayala 1998).
 0 relativamente paralelas (Figs. 35, 36, 38, 39 e 40)
 1 claramente divergentes dorsalmente (Fig. 37)

52) Área occipital: pêlos flageliformes (N°22 Ayala 1998, modificado; N°6 Gaglianone 2001, modificado; N°12 Vivallo 2004).
 0 ausentes
 1 presentes (Figs. 33 e 34)

53) Área occipital, pêlos flageliformes: tamanho e disposição (N°22 Ayala 1998, modificado; N°6 Gaglianone 2001, modificado).
 0 longas, atingindo as tégulas (Fig. 34)
 1 curtas, não atingindo as tégulas e agrupadas em um tufo a cada lado (Fig. 33)
 2 curtas e dispersas

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior

54) Região pré-occipital: carena transversal (N°7 Gaglianone 2001, modificado).
 0 ausente
 1 presente

Mesosoma

Asas

55) Asas: coloração (N°32 Ayala 1998; N°52 Vivallo 2004, modificado).
 0 uniformemente translúcidas (com leve tom méleo) (Figs. 42, 43, 44, 48, 49 e 50)
 1 translúcidas, com manchas escuras apicais
 2 muito escurecidas, quase pretas (Fig. 47)

56) Asa anterior: papilas (N°28 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°28 Ayala 1998, modificado; N°10 Gaglianone 2001, modificado).
 0 ausentes
 1 presentes (Figs. 48, 49 e 50)

Thygater analis, *Eulaema nigrita*, *Rhathymus bicolor* e *R. friesei* têm pêlos curtos alargados no ápice, os quais pela forma parecem não corresponder a papilas. Todas estas espécies foram codificadas [0].

57) Asa anterior, distribuição das papilas:
 0 apenas na porção distal da asa (Fig. 48)
 1 na porção distal da asa e na primeira célula medial (Fig. 49)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior

58) Asa anterior: pilosidade (N°27 Snelling & Brooks 1985).
 0 abundante, ou pelo menos em grandes áreas
 1 ausente ou em pequenas áreas

- 59) Primeira célula submarginal: veia suplementar**
 0 ausente
 1 presente (Fig. 48)

Esta veia é originada na borda costal da asa e seu extremo posterior encontra-se livre dentro da primeira célula submarginal. *Rhathymus friesei* tem a veia suplementar muito reduzida, embora em *Aglaomelissa duckei*, *Epiclopus gayi*, *E. lendlianum* e *E. wagenknechti* a veia encontra-se reduzida e quase fusionada com a borda costal da asa. Todas estas espécies foram codificadas [1].

- 60) Terceira célula submarginal: extremo superior acuminado (mencionado por Silveira et al. 2002).**
 0 ausente ou levemente acuminado
 1 evidentemente acuminado (Figs. 48 e 49)

Em *Eurytis funereus*, *Centris tarsata* e *C. analis* a célula é menos acuminada que em outros terminais, mas todas estas espécies foram codificadas [1].

- 61) Célula marginal, em relação à distância desde sua margem posterior até o ápice da asa (N°31 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°31 Ayala 1998, modificado; N°11 Gaglianone, modificado; mencionado por Silveira et al. 2002).**
 0 mais longa
 1 mais curta (Figs. 48 e 49)

- 62) Asa anterior: primeira veia recorrente: posição em relação à base da segunda célula submarginal (N°29 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°30 Ayala 1998, modificado).**
 0 localizada no 1/3 posterior (Fig. 49)
 1 localizada nos 2/3 anteriores (Fig. 48)

- 63) Asa anterior: comprimento da veia 1^ar-m em relação à veia Rs no setor da segunda célula submarginal**
 0 igual
 1 mais longa (Fig. 49)
 2 mais curta (Fig. 48)

Em *Aglaomelissa duckei* o comprimento da veia 1^ar-m é levemente menor, sendo codificada [2].

- 64) Asa posterior, margem anterior distal: elevação (depois dos hámulos).**
 0 ausente (margem anterior praticamente reta)
 1 presente (Figs. 48 e 49)

- 65) Asa posterior, lobo jugal: tamanho em relação ao lobo vanal (N°21 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°105 Roig Alsina & Michener 1993, modificado; N°22 Zanella 2002, modificado).**
 0 2/3
 1 1/3
 2 menos de 1/4
 3 aproximadamente 1/2

66) Asa posterior, segunda abcissa de M+Cu:
 0 presente (pode ser muito reduzida) (Fig. 48)
 1 ausente

67) Asa posterior: tamanho da segunda abcissa de M+Cu em relação à veia M (N°23 Snelling & Brooks 1985, modificado).
 0 igual
 1 maior
 2 menor (Fig. 48)

Este caráter é aplicável apenas aos terminais codificados [0] no caráter anterior.

68) Asa posterior, veia M: tufo de pêlos simples, escuros e grossos
 0 ausente
 1 presente (Fig. 50)

Em *Centris flavilabris*, *C. obsoleta* e *C. scopipes* a pilosidade está presente, mas encontra-se mais dispersa, não estando organizada em um tufo. Todas estas espécies foram codificadas [?].

69) Tégula: região anterior externa (N°15 Gaglianone 2001, modificado).
 0 fortemente rebaixada
 1 completamente convexa
 2 convexa, com borda plana

Rhathymus bicolor tem uma pequena área rebaixada, sendo codificada [1].

70) Tégula, borda interna posterior: (N°16 Gaglianone 2001, modificado)
 0 arredondada
 1 com um área côncava

Acanthopus excellens tem na borda interna uma pequena cavidade, mas é menos evidente que em os terminais codificados [1], como *Epicharis umbraculata* ou *E. flava*, pelo que essa espécie foi codificada [0]. Este caráter não foi observado em *Centris danunciae*, sendo codificada [?].

71) Tégula, pilosidade: (N°27 Ayala 1998, modificado).
 0 periférica ao disco da tégula
 1 presente em toda a superfície

Tórax e propódeo

72) Lobo pronotal com carena ou lamela na superfície anterior (mencionado por Silveira *et al.* 2002).
 0 ausente
 1 presente (Fig. 41)

73) Área dorsal do mesossoma: pêlos longos e grossos (muito destacados) misturados com o resto da pilosidade:

0 ausentes

1 presentes

74) Área dorsal do mesossoma: pêlos longos e grossos: distribuição

0 apenas no escutelo (simples)

1 no mesoscuto e no escutelo (simples)

2 apenas na borda posterior do escutelo (ramificados, pelo menos basalmente)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

75) Mesoscuto: pilosidade (N°23 Ayala 1998).

0 abundante mas não densa, permitindo ver o integumento (Figs. 46 e 47)

1 plumosa, abundante ou muito densa, ocultando o integumento (Figs. 42, 43 e 44)

Algumas espécies de *Centris* (*Ptilotopus*) têm áreas glabras bem definidas no mesoscuto e/ou no escutelo. *Centris scopipes* foi codificada [1], considerando que a pilosidade do mesoscuto é densa e não permite ver o integumento, excetuando obviamente nas áreas glabras.

76) Escutelo, superfície anterior: carena

0 presente

1 ausente

Em geral esta carena está localizada apenas na metade anterior do escutelo.

77) Escutelo, superfície: cavidade longitudinal

0 ausente

1 presente

Em alguns terminais a cavidade longitudinal é facilmente identificável, mas em outros, como, por exemplo, *Centris flavifrons* e *C. similis* é menos evidente. Estas duas espécies foram codificadas [1]. *Centris ruthannae* tem uma pequena área anterior rebaixada, mas o resto do escutelo é convexo, sendo codificada [0].

78) Escutelo, borda posterior: par de carenas semicirculares (N°18 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausentes

1 presentes (Fig. 47)

79) Escutelo, borda posterior: par de carenas semicirculares, definição

0 bem definidas

1 pouco definidas, quase vestigiais

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

80) Metanoto, vista lateral: (N°18 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°19 Gaglianone 2001, modificado).

0 convexo (considerando os extremos superior e inferior)

1 reto

2 em ângulo de 90°

3 em ângulo de aproximadamente 30° ou menor

Epicharis dejeanii, *E. morio*, *Centris tarsata* e *C. trigonoides* têm o metanoto predominantemente reto, com a borda superior convexa. Estas espécies foram codificadas [1] (metanoto plano) por que o estado convexo é considerado quando ambos os extremos (superior e inferior) são curvados. Este caráter não foi observado em *Mesoplia rufipes*, sendo codificada [?].

81) Triângulo propodeal: pilosidade (N°19 Snelling & Brooks 1985).

0 presente, abundante e uniforme

1 ausente (Fig. 46)

82) Axila: fossa

0 presente

1 ausente

Este caráter não pode ser observado em *Centris danunciae*, sendo codificada [?],

83) Mesepisterno, vista lateral: região omaular

0 arredondada

1 angulada (Fig. 41)

84) Mesepisterno, vista lateral: região omaular: carena (N°40 Snelling & Brooks 1985).

0 ausente

1 presente (Fig. 41)

Esta carena está presente em alguns terminais que possuem a região omaular angulada, por tanto este caráter é apenas aplicável para os terminais codificados [1] no caráter anterior.

85) Mesepisterno, área pósterolateral superior: tubérculo (N°26 Ayala 1998, modificado; N°16 Vivallo 2004).

0 ausente

1 presente

86) Mesepisterno, região pósterolateral superior: área de elevação do tubérculo

0 apenas na metade inferior

1 completamente elevada

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

87) Carena esternopleural: (N°41 Snelling & Brooks 1985; mencionado por Silveira *et al.* 2002).

0 ausente

1 presente

88) Mesossoma, vista ventral: pilosidade simples e grossa, claramente diferenciada do resto da pilosidade do mesossoma

0 ausente

1 presente

Perna anterior

89) Tíbia anterior, borda distal externa: espinho longo e evidente

0 ausente

1 presente (Fig. 53)

90) Tíbia anterior: superfície glabra na região apical externa (Nº21 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausente

1 presente (Fig. 52)

91) Extremo distal anterior externo dos basitarsos e mediotarsos anteriores: pêlos modificados em forma de garras

0 ausentes

1 presentes (Figs. 57 e 58)

Centris similis e *C. rhodoprocta* têm este tipo de pilosidade, porém mais reta e não tão curta como em outras espécies codificadas [1].

92) Estrigilo: pente secundário entre o dente e o ápice

0 ausente

1 presente (Fig. 51)

93) Estrigilo, superfície anterior: malo

0 ausente

1 presente (Fig. 51)

94) Estrigilo, malo estrigilar: forma

0 de dente

1 laminar (Fig. 51)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

95) Basitarso anterior, elaiospata (Nº36 Ayala 1998, modificado; Nº10 Zanella 2002, modificado; Nº22 Vivallo 2004).

0 ausente

1 presente (Fig. 55)

Centris anomala não possui elaiospatas, porém apresenta pilosidade modificada que realiza a mesma função (coleta de óleo). Esta pilosidade deve corresponder a uma derivação da presença de elaiospatas, considerando que todas as fêmeas do gênero *Centris* têm. Esta espécie foi codificada [1].

96) Elaiospata anterior: início do pente anterior primário (N°24 Vivallo 2004).
 0 desde a cavidade estrigilar
 1 desde a metade do basitarso (Fig. 55)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior. Considerando a característica descrita no caráter anterior para *Centris anomala*, esta espécie foi codificada [?].

97) Elaiospata anterior: pente anterior secundário (N°25 Vivallo 2004)
 0 ausente
 1 presente, com pêlos bem desenvolvidos ou vestigiais (Fig. 55)

Este caráter apenas é aplicável aos terminais codificados [1] no caráter N°95. Considerando a característica descrita para *Centris anomala*, no caráter N°95 esta espécie foi codificada [?]. *Centris pallida* tem o elaiospata anterior muito reduzido, o que dificulta observar a sua morfologia. Embora esta espécie tenha uma redução total do pente anterior secundário, foi codificada [1], por que claramente é uma condição posterior à presença do pente secundário.

98) Tarso anterior, superfícies lateral externa, lateral interna e posterior: pilosidade curta, ramificada e muito densa de aparência esponjosa
 0 ausente
 1 presente (Fig. 54)

Os tarsos anteriores de *Centris chilensis* e *C. brethesi* têm este tipo de pilosidade que utilizam como complemento do elaiospata durante a coleta de óleo.

Perna média

99) Tíbia média: extremo apical do esporão, (incluindo a ponta no caso dos esporões bífidos) (N°22 Gaglianone 2001).
 0 curvo (Figs. 59 e 66)
 1 reto

100) Tíbia média, esporão: extremo apical
 0 agudo (Fig. 66)
 1 bifurcado (Fig. 59)

101) Tíbia média: largura basal e subapical do esporão (sem considerar o ápice bifurcado, se houver):
 0 basal maior que a apical
 1 apical maior que a basal

102) Basitarso médio, margem posterior carenada (pode terminar em um dente) (N°32 Snelling & Brooks 1985, modificado).
 0 ausente
 1 presente (Fig. 59)

103) Basitarso médio, área externa posterior: superfície

0 lisa

1 dentada

104) Elaiospata médio: pêlos internos em forma de gancho imediatamente posteriores ao pente anterior primário: (N°23 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausentes

1 presentes

Esta característica é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter N°95, devido a que os elaiospatas estão sempre presentes de forma simultânea nas pernas anteriores e médias. *Centris anomala* e *C. pallida* foram codificadas [?] pela justificativa apresentada no caráter N°97. Este caráter não foi observado em *Centris danunciae*, sendo codificada [?].

105) Elaiospata médio: pêlos internos em forma de gancho imediatamente posteriores ao pente anterior primário, curvatura:

0 levemente curvados

1 fortemente curvados apicalmente

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior. *Centris anomala* e *C. pallida* foram codificadas [?] pela justificativa apresentada no caráter N°97. Este caráter no foi observado em *Centris danunciae*, sendo codificada [?].

106) Garras tarsais: dente interno laminar (N°37 Snelling & Brooks 1985).

0 ausente

1 presente (Fig. 56)

107) Garras tarsais: dente interno laminar: localização

0 em todas as pernas

1 apenas nas pernas médias e posteriores

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

Perna posterior**108) Tíbia posterior: tamanho em relação com o basitarso posterior**

0 mais longa ou igual

1 mais curta

109) Tíbia posterior, esporão interno (N°40 Ayala 1998, modificado).

0 com dentes curtos e uniformes

1 pectinação curta e uniforme

2 pectinação longa (mais longa que a largura do esporão)

3 pectinação longa e uniforme, mas com o ápice da raque liso

Em *Eulaema nigrata* a forma do esporão é totalmente diferente dos observados nos terminais do grupo interno e embora a pectinação seja curta (e irregular) esta espécie foi codificada [?]. *Centris pallida* tem a pectinação mais curta do que em outras espécies codificadas [2] (pectinação longa), mas é mais longa que nas espécies codificadas [0].

Esta redução parece não estar relacionada com a perda de coleta de óleo, porque outras espécies que também perderam essa capacidade, como *Centris (Wagenknechtia) moldenkei* o *C. (Penthemisia) mixta* têm o esporão normalmente desenvolvido e com pectinação longa. *C. scopipes* foi codificada [?] por não ter sido possível determinar o estado do caráter.

110) Tíbia posterior: tamanho dos esporões externo e interno (N°41 Ayala 1998).

0 externo semelhante ao interno

1 externo maior que o interno

2 interno maior que o externo

Anthophora paranensis tem o esporão interno levemente mais longo que o externo, mas a diferença entre ambos é mínima, levando em conta a considerada no estado [1]. Esta espécie foi codificada [0].

111) Placa basitibial primária (N°46 Snelling & Brooks 1985, modificado):

0 presente (Figs. 61 e 62)

1 ausente

112) Placa basitibial primária, entalhe na borda apical:

0 ausente (Fig. 62)

1 presente (Fig. 61)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter anterior.

113) Placa basitibial secundária: (N°45 Ayala 1998, modificado; N°26 Gaglianone 2001, modificado; N°29 Vivallo 2004, modificado).

0 ausente

1 presente (bem definida ou vestigial) (Figs. 61 e 62)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter N°111. *Centris trigonoides*, *C. tarsata* e *C. muralis* têm uma área elevada na base da placa basitibial primária, o que corresponde a uma placa secundária vestigial. Estas espécies foram codificadas [1].

114) Placa basitibial secundária, forma: (N°11 e N°12 Zanella 2002, modificado; N°32 Vivallo 2004).

0 rombóide

1 circular

2 descrevendo uma curva descendente em forma de “S”

3 com borda apical côncava (Fig. 62)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior. *Centris pallida* tem uma curva descendente no sentido oposto às espécies codificadas [2], sendo codificada [?]. Como foi mencionado no caráter anterior, *Centris trigonoides*, *C. tarsata* e *C. muralis* têm uma placa basitibial secundária vestigial e pelo fato de não ser possível determinar sua forma, estas espécies foram codificadas [?].

115) Placa basitibial secundária: depressão próxima à borda posterior (N°15 Zanella 2002).

0 ausente

1 presente

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter N°113.

116) Basitarso posterior, borda distal: pêlos ramificados curvados para adentro

0 ausentes

1 presentes (Fig. 70)

117) Basitarso posterior, superfície externa: filera pré-apical de pêlos grossos, achatados e curvados, com a largura muito maior do que os apicais (N°29 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausentes (Fig. 70)

1 presentes (Fig. 69)

118) Basitarso posterior, extremo distal posterior: penicilo (N°45 Snelling & Brooks 1985).

0 presente

1 ausente

119) Meso e/ou meta distitarso, pêlos longos e grossos, claramente diferenciados do resto da pilosidade presente na estrutura: (N°33 Snelling & Brooks 1985; mencionado por Silveira *et al.* 2002).

0 ausentes

1 presentes (Fig. 60)

120) Distitarso posterior em relação ao primeiro mediotarsômero: tamanho

0 menor

1 maior

121) Distitarso posterior, vista dorsal, extremo distal:

0 côncavo

1 reto

2 convexo

Rhathymus friesei tem o ápice com uma pequena concavidade, mas é menos profunda que a considerada no estado [0]. Esta espécie foi codificada [?].

122) Distitarso posterior: superfície dorsal glabra:

0 ausente

1 presente

123) Garra posterior: dente interno (N°30 Gaglianone 2001; N°21 Vivallo 2004, modificado).

0 presente, normal ou reduzido

1 ausente

124) Arólio (N°35 Snelling & Brooks 1985; N°19 Vivallo 2004).

0 presente

1 ausente

Metassoma

125) Superfície dorsal do T1, vista lateral: (N°48 Snelling & Brooks 1985; mencionado por Silveira *et al.* 2002).

0 arredondado

1 angulado

126) T1, área anterior, vista dorsal posterior (que permite ver o contorno do tergo):

0 uniformemente convexo

1 bicôncavo (Fig. 72)

127) T5, área pré-apical: área brilhante, quase glabra (mencionado por Moure, 1945a e Silveira *et al.* 2002).

0 ausente

1 presente (Fig. 74)

Em *Epicharis iheringi* esta área é menor que em outras espécies de *E. (Epicharitides)*.

128) T6, pilosidade apical: pêlos curtos de ápice curvado lateralmente (N°42 Vivallo 2004).

0 ausentes

1 presentes (Figs. 75, 77 e 78)

129) Placa pigidial primária:

0 presente (Figs. 73, 75, 76 e 82)

1 ausente

130) Placa pigidial primária: definição

0 bem definida (Figs. 73, 75 e 76)

1 definida apenas apicalmente (Fig. 82)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter anterior.

131) Placa pigidial primária: extremo distal bifurcado (N°54 Ayala 1998, modificado; N°38 Vivallo 2004).

0 ausente (Figs. 73, 76 e 82)

1 presente (Fig. 75)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter N°129. *Centris xanthocnemis* apresenta uma leve bifurcação apical na placa pigidial primária, embora seja muito menos evidente que em *C. flavilabris*. Ambos os terminais foram codificados [1].

132) Placa pigidial secundária (N°31 Gaglianone 2001, modificado; N°29 Vivallo 2004).

0 ausente (Figs. 73 e 82)

1 presente (Figs. 75 e 76)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter N°129.

133) Placa pigidial secundária, tipo:

0 completamente desenvolvida (Figs. 75 e 76)

1 vestigial (evidenciada por um par de sulcos dispostos ao longo da placa primária).

Este caráter é aplicável apenas aos terminais codificados [1] no caráter anterior. A superfície dorsal da placa pigidial primária de *Centris pallida* e *C. scopipes* é convexa, embora não tenham as bordas carenadas como nas espécies consideradas com placa pigidial secundária vestigial. Esta superfície poderia corresponder a um estado muito avançado de redução da placa secundária, mas ambas as espécies foram codificadas [?].

134) S1, borda apical, área média

0 reta ou levemente côncava

1 evidentemente côncava (Fig. 80)

2 convexa

3 bicôncava

Mesocheira bicolor tem um pequeno entalhe no meio, mas o resto da borda é convexa, sendo codificada [2]. Embora a borda do S1 de *Centris pallida* seja levemente irregular, a forma geral é côncava, sendo codificada [1].

135) S6, área central: carena longitudinal (N°57 Snelling & Brooks 1985; N°35 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausente

1 presente

A carena pode se apresentar apenas apicalmente o ao longo do esterno. *Centris muralis* tem a carena quase ausente, mas pode ser evidenciada por uma pequena elevação longitudinal no ápice do esterno.

136) S6, área triangular central elevada, marcada lateralmente por carenas vestigiais, pouco divergentes anteriormente: (N°36 Gaglianone 2001).

0 ausente

1 presente (Fig. 79)

137) T6: borda distal

0 reta

1 convexa no meio

2 convexa e projetada no meio para atrás

138) Forma corporal geral:

0 arredondada

1 alongada

139) Escamas metálicas sobre o corpo
 0 ausentes
 1 presentes (Figs. 72, 81, 82, 85 e 86)

140) S6, ápice: tufo de pêlos longos e relativamente grossos dirigidos para atrás
 0 ausentes
 1 presentes (Figs. 81 e 82)

Nas duas espécies de *Rhathymus* estudadas o S6 está coberto por abundante pilosidade, não se diferenciando o tipo de pilosidade apical da borda do esterno. Ambas as espécies foram codificadas [0].

141) S6: projeção apical laminar semicircular
 0 ausente
 1 presente (Fig. 78)

Ferrão

O ferrão de *Mesoplia friesei* e *Centris danunciae* não foram estudados.

142) T7: processo lateral (inferior)
 0 dirigido para abaixo (Fig. 87 e 88)
 1 dirigido para a frente (Fig. 89)

Thygater analis tem uma porção do processo lateral mais esclerotizada que faz pensar que a disposição é para adiante, embora a direção é certamente para abaixo [0]. Este caráter não foi observado em *Centris anomala*, sendo codificada [?].

143) T7: borda anterior
 0 completa
 1 incompleta

Em *Thygater analis* a borda é aparentemente incompleta, embora seu extremo anterior seja rígido, pelo que foi codificada [0]. Este caráter não foi observado em *Centris anomala*, sendo codificada [?].

144) T7: lâmina espicularis: membrana ântero-superior
 0 ausente (Figs. 87 e 88)
 1 presente (Fig. 89)

Este caráter não foi observado em *Centris flavifrons*, *C. nigerrima*, *C. ruthannae*, *C. anomala* nem *C. pallida*, sendo todos estes terminais codificados [?].

145) T7, lâmina espicularis: borda posterior
 0 convexa (Figs. 87 e 89)
 1 sigmóide (Fig. 88)

Os terminais que apresentam a membrana anterosuperior (estado [1] do caráter anterior) são aqui considerados com a borda posterior convexa [0], devido a que este depende diretamente da presença da membrana. Este caráter no foi observado em *Centris*

flavifrons, *C. nigerrima*, *C. ruthannae*, *C. anomala* nem *C. pallida*, sendo todos estes terminais codificados [?].

146) Gonóstilo: forma do ápice

0 arredondado, não aguçado anteriormente (Fig. 90)

1 alargado apicalmente

2 agudo

Centris chilensis tem o gonóstilo alargado desde a base, não apicalmente [0].

147) 2ª válvula:

0 reta

1 curvada para abaixo (Fig. 90)

148) 2ª válvula: bulbo

0 não diferenciado

1 diferenciado (Fig. 90)

149) 2ª válvula, superfície dorsal da base:

0 lisa

1 irregular

150) 2ª válvula, superfície lateral da base:

0 glabra

1 com pilosidade

Machos

Cabeça

151) Labro: pilosidade do disco

0 simples

1 ramificada (podem ter pêlos simples misturados, mas a pilosidade ramificada é dominante).

Mesosoma

152) Coxa anterior: prolongamento laminar na união com o trocânter (Nº46 Gaglianone 2001).

0 ausente

1 presente

153) Esporão da tibia média: alargamento central (com estreitamento basal e apical)

0 ausente

1 presente

Este tipo de esporão encontra-se em ambos os sexos.

154) Trocânter posterior: prolongação em forma de espinho

0 ausente

1 presente (Fig. 63)

155) Fêmur posterior, área posterior basal: prolongação em forma de dente curto
 0 ausente
 1 presente (Fig. 64)

156) Fêmur e tíbia posteriores inchados (N°65 Ayala 1998, modificado; mencionado por Silveira *et al.* 2002; N°55 Vivallo 2004, modificado).
 0 ausentes
 1 presentes

157) Tíbia posterior, borda anterior basal: projeção em forma de espinho (N°53 Gaglianone 2001, mencionado por Silveira *et al.* 2002).
 0 ausente
 1 presente (Fig. 65)

158) Basitarso posterior, margem posterior, superfície interna: projeção em forma de espinho (N°66 Ayala 1998; N°50 Vivallo 2004).
 0 ausente
 1 presente (Fig. 68)

Esta projeção está presente em todas as espécies dos subgêneros *C. (Trachina)*, *C. (Heterocentris)* e *C. (Hemisiella)*, sendo uma das sinapomorfias que suportam o “grupo *Trachina*” reconhecido por Ayala (1998).

159) Basitarso posterior, margem anterior: prolongação em forma de dente (N°67 Ayala 1998).
 0 ausente
 1 presente (Fig. 67)

160) Basitarso posterior, área externa: concavidade longitudinal
 0 ausente (basitarso cilíndrico ou plano)
 1 presente

Centris chlorura parece ter uma pequena área côncava no extremo apical do basitarso, ao mesmo tempo que a metade basal é relativamente plana, sendo por tanto codificada [0].

161) Basitarso e tíbia posteriores, pilosidade longa e abundante a modo de escopa
 0 ausente
 1 presente (Fig. 67)

162) Garra posterior: tufo de pilosidade ramificada (claramente diferente do resto):
 0 ausente ou muito curta
 1 presente e bem evidente (Fig. 71)

Epicharis dejeanii, *E. zonata* e *Centris flavifrons* têm um tufo de pêlos ramificados muito curto, quase ausente, sendo todas estas espécies codificadas [0]. *Centris similis* tem um tufo de pêlos ramificados apenas na base da garra interna, sendo codificada [1].

163) Distitarso posterior, pêlos na superfície ventral (N°64 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausentes ou não diferenciados do resto da pilosidade do distitarso

1 presentes, formando um pente bem definido (Fig. 71)

Em *Centris danunciae* e *C. scopipes* esta pilosidade é mais curta e menos abundante que em outras espécies, mas ambas apresentam a pilosidade formando um pente.

164) Pêlos sobre a base da garra posterior

0 muito curtos ou ausentes

1 longos

Metassoma

165) T1: pilosidade branca, longa e plumosa estendida por toda a superfície (e também sobre o dorso do mesossoma)

0 ausente

1 presente

166) S4: posição (N°54 Snelling & Brooks 1985).

0 exposto, como os outros esternos

1 oculto (Fig. 85)

167) S4, região apical: pêlos curvados orientados em direção à região média do esterno, estando os menores dispostos nesta região e aumentando o seu comprimento em direção às laterais (N°52 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°70 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausente

1 presente (Fig. 84)

168) S5: posição

0 exposto como os demais tergos

1 oculto (Fig. 86)

169) S5 e as vezes S4, metade basal do disco (N°53 Snelling & Brooks 1985).

0 sem área de pilosidade densa

1 com área de pilosidade densa

170) T7 placa pigidial (N°118 Roig Alsina & Michener 1993, modificado; N°68 Ayala 1998, modificado; N°47 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°66 Gaglianone 2001; N°23 Zanella 2002; N°54 Vivallo 2004;).

0 presente (definida por carenas laterais) (Fig. 83)

1 ausente

Anthophora paranensis, *Epicharis flava*, *Centris flavifrons* e *C. xanthomelaena* têm uma área glabra triangular distal com uma carena longitudinal estreita, embora não se observem carenas laterais que delimitem a placa pigidial. Todas estas espécies foram codificadas [1]. *Centris plumipes* apresenta as carenas laterais vestigiais, mas presentes. Este caráter não foi observado em *Centris rhodoprocta*, sendo codificada [?].

171) Placa pigidial larga, recobrando quase toda a superfície de T7 (mencionado por Silveira *et al.* 2002)

0 ausente

1 presente

Este caráter é só aplicável aos terminais codificados [0] no caráter anterior.

172) Margem apical do T7 (N°25 Zanella 2002, modificado)

0 bidentada (Figs. 85 e 86)

1 uniformemente convexa

2 bilobulada

Em *Epicharis zonata* e *E. analis* a placa pigidial é projetada por sobre a borda distal do T7 e ambos encontram-se fusionadas apicalmente, pelo que não é possível diferenciar a forma da borda distal do tergo. Ambas as espécies foram codificadas [?].

Genitália

173) Gonobase: carena longitudinal

0 presente

1 ausente

Epicharis flava e *Centris tarsata* têm um área mais escura na porção central da gonobase, embora a carena não esteja presente.

174) Gonobase: carena longitudinal

0 incompleta

1 completa

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter anterior.

Gonocoxito

175) Gonocoxito, área ventral, extremo distal interno: pilosidade gigante (N°71 Ayala 1998, modificado; N°36 Zanella 2002)

0 ausente

1 presente (Figs. 96, 97, 99, 100 e 101)

176) Gonocoxito, área ventral, extremo distal interno: número de pêlos gigantes (N°49 Zanella, modificado)

0 mais de 9 (Figs. 96, 97, 99 e 100)

1 menos de 9 (Fig. 101)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

177) Gonocoxito, área interna ventral: pilosidade simples, longa e densa (N°72 Ayala 1998; N°37 Zanella 2002)

0 ausente

1 presente (Figs. 96, 97, 99, 100 e 101)

178) Gonocoxito: projeção média dorsal (N°41 Zanella 2002, modificado).
 0 ausente (Fig. 96)
 1 presente (Figs. 98, 99 e 101)

Centris bicolor e *C. analis* têm a projeção curta, porém evidente.

179) Gonocoxito, projeção média dorsal: direção (vista lateral) (N°41 Zanella 2002, modificado).
 0 paralela à superfície dorsal
 1 elevada apicalmente

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior. Em *Centris pallida* a projeção média dorsal é muito curta, mas elevada apicalmente.

180) Gonocoxito: carena média horizontal que origina a porção basal e apical (N°78 Ayala 1998, modificado; N°79 Gaglianone 2001)
 0 ausente
 1 presente (ao nível do ângulo dorsal interno do gonocoxito (pode estar levemente abaixo deste nível) (Figs. 94 e 95)

181) Gonocoxito, vista ventral, área apical próxima à base do gonóstilo: pilosidade (N°80 Ayala 1998; N°88 Gaglianone 2001).
 0 ausente
 1 presente

182) Gonocoxito, vista ventral: processo apical (na base do gonóstilo) (N°82 Ayala, modificado)
 0 ausente
 1 presente

183) Gonocoxito, vista dorsal: ponte dorsal (N°79 Ayala 1998)
 0 presente
 1 ausente

184) Gonocoxito: ponte dorsal, forma
 0 reta
 1 angulada

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter anterior.

185) Gonocoxito, vista ventral: metade apical, área papilar na borda apical (N°84 Ayala, modificado; N°47 Zanella 2002; N°60 Vivallo 2004).
 0 ausente
 1 presente (Figs. 98, 102 e 103)

186) Gonocoxito, metade apical, área papilar na borda apical: disposição das papilas
 0 apenas ventralmente
 1 ventral e dorsalmente

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior. *Centris dorsata* tem a área papilar muito reduzida, praticamente ausente, embora seja possível ver pequenas papilas, tanto na superfície dorsal como na ventral, sendo codificada [1].

187) Gonocoxito, lobos parapenianos (N°84 Ayala, modificado; N°85 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausentes (Figs. 96, 98, 99, 101, 102 e 104)

1 presentes (Figs. 94 e 95)

188) Gonocoxito: projeção interna pré-apical na superfície dorsal (N°62 Vivallo 2004).

0 ausente

1 presente (Fig. 98)

Centris dorsata tem uma pequena projeção pré-apical, mas pela sua forma e posição parece não ser homóloga com a projeção das espécies codificadas [1]. Esta espécie foi codificada [?].

189) Gonocoxito, vista dorsal: projeção central em forma de espinho

0 ausente

1 presente

190) Gonocoxito, vista dorsal: espata (N°61 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°76 Ayala 1998, modificado; N°93 Gaglianone 2001, modificado).

0 presente, mais estreito que a largura das valvas

1 presente, mais amplo que a largura das valvas

2 muito reduzido, quase ausente

191) Gonocoxito, região dorso-distal, projeção translúcida (N°43 Zanella, 2002).

0 ausente

1 presente

192) Gonocoxito, região dorso-distal, projeção translúcida, forma (N°44 Zanella, 2002, modificado).

0 laminar, afastada do gonocoxito

1 laminar, fusionada ao gonocoxito

2 arredondada

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

Gonóstilo

193) Gonóstilo: (N°75 Ayala 1998, modificado).

0 presente, bem desenvolvido (Figs. 96, 98, 99, 101 e 102)

1 muito reduzido quase ausente (Fig. 103)

194) Gonóstilo: forma (N°65 Snelling & Brooks 1985, modificado; N°56 Vivallo 2004, modificado).

0 lobular

1 aproximadamente elipsóide

2 filiforme (pode ser curto)

3 curto e relativamente arredondado

195) Gonóstilo: tamanho comparado com o gonocoxito (N°42 Zanella 2002, modificado)

0 maior

1 menor

Valvas

196) Apódema das valvas:

0 reto (Figs. 94 e 95)

1 angulado (Figs. 96, 98, 99, 101, 102, 103 e 104)

197) Apódema das valvas, vista ventral:

0 ultrapassa a margem basal do gonocoxito (sendo visível no forâmen genital) (Fig. 95)

1 não ultrapassa a margem basal do gonocoxito (Figs. 97, 100 e 103)

198) Valvas, apódema: forma do ápice:

0 arredondado

1 bifurcado (ou pelo menos observa-se uma projeção relativamente estreita para a borda externa da valva)

2 triangular e muito desenvolvido

S7

199) S7: forma geral (N°69 Ayala 1998, modificado).

0 forma de X

1 forma de Y invertido (Figs. 91 e 92)

Embora em *Ericrocidini* a forma do S7 seja relativamente uniforme, todas as espécies desta tribo apresentam uma redução da projeção apical, fazendo que o esterno tenha uma forma geral mais arredondada. Todos os terminais deste grupo foram codificados [1].

200) S7, vista ventral: larga emarginção na borda basal (N°26 Zanella, 2002).

0 ausente

1 presente (Figs. 91 e 92)

Este caráter foi codificado [?] em *Thygater analis* devido à forma do S7 totalmente diferente da observada no grupo interno, sendo difícil estabelecer a homologia correspondente.

201) S7: borda apical

0 convexo

1 côncavo ou bicôncavo

Thygater analis foi codificada [?] pela justificativa mencionada no caráter anterior.

202) S7, projeção apical: pilosidade (N°73 Gaglianone 2001, modificado; N°63 Vivallo 2004).

0 ausente

1 presente (Figs. 91 e 92)

203) S7 apódema lateral (N°27 Zanella 2002).

0 mais estreito próximo ao ápice do que à base

1 mais largo próximo ao ápice do que à base

Epicharis umbraculata, *E. obscura*, *E. maculata*, *Centris rhodopus*, *C. pallida*, e *C. scopipes* têm o apódema lateral sinuoso, pelo que todas estas espécies foram codificadas [?]. *Centris cineraria* tem uma membrana lateral longa fusionada com os braços laterais de S7. Considerando a área mais esclerotizada dos braços, esta espécie foi codificada [1].

204) S7, vista ventral: pilosidade do disco (N°71 Gaglianone 2001, modificado).

0 presente

1 ausente

Em algumas espécies como *Centris nigerrima* e *C. anomala* a pilosidade está localizada principalmente para os lados do esterno. Ambas as espécies foram codificadas [0]. *Mesoplia rufipes* tem uma grande quantidade de pêlos no área apical do esterno, mas o disco é glabro, pelo que foi codificada [?]. *Thygater analis* também foi codificada [?] pela mesma justificação do caráter N°198.

S8

205) S8: forma geral (não incluída a membrana apical presente nas espécies de *Epicharis*, apenas a área esclerotizada) (N°63 Snelling & Brooks 1985, modificado).

0 aproximadamente tão longa quanto larga

1 mais longa do que larga (Fig. 93)

2 mais larga do que longa

206) S8: protuberância ventral apical (vista lateral) (N°31 Zanella 2002, modificado).

0 presente

1 ausente

Epicharis morio tem uma projeção a cada lado da projeção apical, embora tenham uma disposição mais basal.

207) S8: protuberância ventral apical (vista lateral): disposição (N°33 Zanella 2002, modificado).

0 central

1 uma a cada lado

2 central e lateral

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [0] no caráter anterior. *Epicharis morio* foi codificada [1] seguindo o argumento exposto no caráter anterior.

208) S8, projeção apical laminar (N°78 Gaglianone, 2001, modificado)

0 ausente

1 presente (Fig.93)

209) S8, projeção apical laminar: dimensões (N°69 Ayala, 1998 modificado; N°78 Gaglianone, 2001, modificado)

0 reduzida

1 muito desenvolvida (Fig. 93)

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

210) S8, projeção pré-apical: expansão lateral em forma de lâmina semicircular (N°66 Vivallo 2004, modificado).

0 ausente

1 presente

211) S8, projeção apical, expansão lateral em forma de lâmina semicircular: tamanho

0 curta

1 longa

Este caráter é apenas aplicável aos terminais codificados [1] no caráter anterior.

212) S8, vista ventral: ângulo junto à base da projeção apical (N°35 Zanella 2002).

0 ausente

1 presente

213) S8: escudo ventral (N°74 Gaglianone 2001, modificado).

0 ausente

1 presente (Fig. 93)

214) S8, vista lateral: posição do disco em relação à projeção apical (área dorsal, não considerando a protuberância apical, se tiver)

0 reta

1 perpendicular

215) S8, apódema látero-basal

0 horizontal (Fig. 93)

1 divergente basalmente

2 divergente apicalmente



Figs. 21 a 32. (21) Pós-flabelo de *Acanthopus excellens* (fêmea). (22) flabelo com projeção apical de *Centris xanthomelaena* (fêmea). (23) palpo maxilar de *Centris xanthocnemis* (fêmea). (24) pilosidade lateral do escapo de *Mesocheira bicolor* (fêmea). (25) *Acanthopus excellens* (fêmea): a seta da esquerda indica a carena pré-apical do labro, enquanto a direita indica um dos tufos de pêlos simples. (26) direção da mandíbula de *Hopliphora velutina* (fêmea). (27) direção do extremo lateral do clipeo de *Mesonychium* sp. (fêmea). (28). protuberância na superfície ocelo ocular de *Centris (Hemisiella) tarsata* (fêmea). (29). Estreitamento basal da mandíbula de *Mesonychium* sp. (fêmea). (30) Mandíbula de *Centris (Melacentris) xanthocnemis*. (31) ângulo trimal de *C. (M.) xanthocnemis*. (32) projeção laminar interna do segundo dente pré-apical de *Centris (M.) plumipes* (macho).



Figs. 33 a 44. (33) Pêlos flageliformes de *Epicharis* (*Cyphepicharis*) *morio* (fêmea). (34) pêlos flageliformes de *Epicharis* (*Epicharana*) *flava* (macho). (35) *Epicharis* (*Epicharitides*) *obscura* (fêmea) vista frontal. (36) *Centris* (*Ptilocentris*) *chlorura* (fêmea) vista frontal. (37) *Mesonychium* sp. (fêmea) vista frontal. (38) *Epicharis* (*Hoplepicharis*) *fasciata* (fêmea) vista frontal. (39) projeção mandibular interna de *Hoplihora velutina* (fêmea). (40) *Rhathymus friesei* (fêmea) vista frontal. (41) projeção laminar do lobo pronotal de *Mesocheira bicolor* (fêmea). (42) vista lateral de *Epiclopus gayi* (fêmea). (43) vista lateral de *Epiclopus lendlianum* (fêmea). (44) vista lateral de *Epiclopus wagenknechti* (fêmea).



Figs. 45 a 56. (45) Carenas supra-clipeais de *Epicharis* (*Cyphepicharis*) *morio* (fêmea). (46) triângulo propodeal de *Mesocheira bicolor* (fêmea). (47) escutelo de *Epicharis* (*Hoplepicharis*) *fasciata* (fêmea). (48) asas de *Centris* (*Wagenknechtia*) *cineraria* (fêmea). (49) asas de *Epiclopus gayi* (fêmea). (50) tufo de pêlos simples da asa posterior de *C. (W.) cineraria* (fêmea). (51) estrigilo de *Centris* (*Ptilocentris*) *chlorura* (fêmea). (52) superfície glabra da tíbia anterior de *Centris* (*Melacentris*) *xanthocnemis* (fêmea). (53) projeção em forma de espinho na superfície lateral externa da tíbia anterior de *Rhathymus bicolor* (fêmea). (54) pilosidade modificada das pernas anteriores de *Centris* (*Paracentris*) *brethesi* (fêmea). (55) elaiospata de *C. (W.) cineraria* (fêmea). (56) garra posterior de *Hopliphora velutina* (fêmea).



Figs. 57 a 68. (57) Pêlos em forma de garras da perna anterior de *Acanthopus excellens* (fêmea). (58) pêlos em forma de garras da perna anterior de *Centris (Melacentris) xanthocnemis* (fêmea). (59) esporão da tíbia média de *Hopliphora velutina* (fêmea). (60) distitarso posterior de *Mesonychium garleppi* (fêmea). (61) placa basitibial de *Centris (Hemisiella) tarsata* (fêmea). (62) placa basitibial de *Centris (Wagenknechtia) cineraria* (fêmea). (63) projeção do trocâter posterior de *Centris (Hemisiella) trigonoides* (macho). (64) projeção no fêmur posterior de *Centris (Trachina) longimana* (macho). (65) projeção da tíbia posterior de *Centris (Trachina) similis* (macho). (66) basitarso posterior de *Epicharis (Epicharitides) iheringi* (fêmea). (67) projeção no basitarso posterior de *Epicharis (Anepicharis) dejeanii* (macho). (68) projeção no basitarso posterior de *Centris (Heterocentris) analis* (macho).



Figs. 69 a 80. (69) Pêlos modificados do basitarso posterior de *Epicharis (Epicharana) flava* (fêmea). (70) pêlos curvos do basitarso posterior de *Centris (Trachina) longimana* (fêmea). (71) distitarso posterior de *Centris (Melacentris) xanthocnemis* (macho). (72) superfícies côncavas de T1 de *Aglamelissa duckei* (fêmea). (73) T6 de *Epicharis (Cyphepicharis) morio* (fêmea). (74) T6 de *Epicharis (Epicharitides) iheringi* (fêmea). (75) placa pigdial de *Centris (Melacentris) flavilabris* (fêmea). (76) placa pigdial de *Centris (Melacentris) agiloides* (fêmea). (77) pêlos de ápice curvado de *C. (M.) flavilabris* (fêmea). (78) projeção semicircular do S5 de *C. (M.) flavilabris* (fêmea). (79) S6 de *Epicharis (Epicharis) umbraculata* (fêmea). (80) S1 de *E. (E.) flava* (fêmea).



Figs. 81 a 92. (81) Pêlos simples e grossos do ápice de S6 de *Mesoplia rufipes* (fêmea). (82) placa pigidial de *M. rufipes* (fêmea). (83) placa pigidial de *Centris (Melacentris) xanthocnemis* (macho). (84) esternos apicais de *Epicharis (Epicharis) umbraculata* (macho). (85) metassoma de *Mesonychium* sp. (macho). (86) metassoma de *Mesoplia friesei* (macho). (87) T7 de *Rhathymus friesei* (fêmea). (88) T7 de *Centris (Wagenknechtia) muralis* (fêmea). (89) T7 de *Centris (Ptilocentris) chlorura* (fêmea). (90) ferrão de *C. (P.) chlorura* (fêmea). (91) S7 de *Centris (Wagenknechtia) cineraria* (macho). (92) S8 de *Centris (Paracentris) chilensis* (macho).



Figs. 93 a 104 (cápsula genital dos machos, exceto fig. 93). (93) S8 de *Epicharis* (*Epicharitides*) *maculata*. (94) *E. (E.) maculata* (dorsal). (95) *Epicharis* (*Epicharana*) *flava* (ventral). (96) *Centris* (*Centris*) *flavifrons* (dorsal). (97) *C. (C.) flavifrons* (ventral). (98) *Centris* (*Wagenknechtia*) *cineraria* (dorsal). (99) *Centris* (*Paracentris*)

nigerrima (dorsal). (100) *C. (P.) nigerrima* (ventral). (101) *Centris (Paracentris chilensis)* (dorsal, sem a gonobase). (102) *Centris (Hemisiella) trigonoides* (dorsal). (103) *Centris (Trachina) longimana* (ventral). (104) *Mesoplia rufipes* (dorsal).

Nas figuras 1-4 se apresenta o cladograma de consenso das oito árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres com pesos iguais (tabela 6). As diferenças topológicas entre elas estão focadas no clado formado pelos gêneros *Ctenioschelus*, *Aglaomelissa* e *Mesocheira* (Fig. 2) aparecem formando uma politomia, assim como também *C. (Heterocentris) analis*, *C. (Hemisiella)* e o resto das linhagens internas de *Centris* (Fig. 4). Outra posição ambígua observa-se entre algumas das linhagens internas do “grupo *Centris*”, onde *C. (Paracentris) nigerrima* e *C. (Paracentris) rhodopus* formam uma politomia junto com o clado composto por (*C. (Penthemisia)* (*C. (Xanthemisia)* (*C. (Paracentris) anomala* + *C. (Paracentris) ruthannae*))) (Fig. 4). Um ponto interessante é a posição de *Eulaema nigrita* como grupo-irmão do clado correspondente a Rhathymini e de *Anthophora paranensis* como grupo-irmão do resto do grupo interno (Fig. 1).

Na análise com pesagem implícita foram obtidas duas árvores, as quais apresentaram índices de consistência e de retenção com valores iguais, mas com diferente número de passos (tabela 6). A diferença do observado na árvore de consenso utilizando pesos iguais (Figs. 1-4), na análise com pesagem implícita o cladograma de consenso (Figs. 5-8) mostra uma topologia totalmente resolvida, exceto no clado formado pelas espécies do gênero *Epiclopus* (Fig. 6), onde *E. gayi* aparece como irmã do clado formado por *E. wagenknechti* e *E. lendlianum* ou como irmã de *E. wagenknechti*. A posição ambígua dos gêneros *Aglaomelissa*, *Ctenioschelus* e *Mesocheira* aparece totalmente resolvida, onde este último posiciona-se como grupo-irmão do clado formado pelos outros dois (Fig. 6). Em *Centris*, *C. (Heterocentris) analis* aparece como grupo-irmão do clado correspondente a *C. (Hemisiella)* e *C. (Paracentris) nigerrima* aparece como grupo-irmão do clado formado por *C. (Paracentris) pallida* e *C. (Paracentris) rhodopus* (Fig. 8). Com a pesagem implícita observa-se que Rhathymini aparece entre as linhagens do grupo externo, aparecendo *Eulaema nigrita* com grupo-irmão do clado formado por *Anthophora paranensis* e as restantes linhagens do grupo interno (Fig. 5).

Embora a posição de *Centris (Xanthemisia) bicolor* e *C. (Penthemisia)* como linhagens internas de *C. (Paracentris)* corresponda a um resultado inesperado (Figs. 4 e 8), dado que nas análises anteriores realizadas por Ayala (1998) e Zanella (2002) *C. (Xanthemisia)* sempre teve uma posição basal no clado correspondente ao “grupo *Centris*”, ao mesmo tempo que nos resultados obtidos por Zanella observa-se o subgênero *C. (Penthemisia)* como grupo-irmão do clado formado por *Centris (Centris)* e *C. (Paracentris)*. A relação próxima entre *C. (Xanthemisia)* e *C. (Paracentris)* já tinha sido sugerida por Michener (2000, 2007), que mencionou *C. (Xanthemisia)* como uma linhagem provavelmente originada a partir de *C. (Paracentris)*.

Dada a dificuldade intrínseca de realizar uma análise filogenética considerando espécies coletoras de pólen e espécies cleptoparasitas de maneira simultânea, foi realizada uma nova análise removendo alguns caracteres relacionados especificamente com a presença de estruturas associadas com o comportamento de coleta de pólen, como a presença e características específicas da placa basitibial (caracteres N°111, 112, 113, 114 e 115) e da placa pigidial secundária (N°132 e 133, as fêmeas de Centridini, Rhathymini e Ericrocidini apresentam placa pigidial primária), porque as fêmeas das espécies coletoras de pólen usam estas placas para construir os seus ninhos (Michener 2007). Outro caráter removido, refere-se à presença de pêlos longos, densos e plumosos semelhantes à escopa das fêmeas, presentes nas pernas posteriores dos machos de algumas das espécies estudadas (N°161). A nova matriz obtida foi analisada considerando os caracteres com pesos iguais (análise 3) e com pesagem implícita (análise 4).

Na análise dos caracteres com pesos iguais foram obtidas 32 árvores igualmente parcimoniosas (tabela 6). Nas figuras 9-12 se apresenta a árvore de consenso das 32 topologias, onde se observam as mesmas relações filogenéticas obtidas na análise dos 216 caracteres com pesos iguais (análise 1, figs. 1-4), exceto por uma politomia formada por *Centris hyptidis* e as linhagens do “grupo *Melacentris*” junto com o clado formado por (*C. (Wagenknechtia) (Centris (Centris) + C. (Paracentris))*) (Fig. 12). No clado correspondente ao “grupo *Melacentris*” observa-se uma reorganização das linhagens internas aparecendo *C. (Melacentris)* parafilético em relação a *C. (Ptilotopus)*, *C. (Ptilocentris)* e *C. (Aphemisia)*.

Na análise com pesagem implícita (análise 4) foram obtidas seis árvores (tabela 6). O cladograma de consenso (Figs. 13-16) mostra em termos gerais a mesma topologia da árvore de consenso utilizando os 216 caracteres com pesagem implícita (análise 2,

figs. 5-8), exceto pela posição de *Centris hyptidis* como grupo-irmão do clado composto pelos grupos (“*Trachina*” (“*Melacentris*” + “*Wagenknechtia*”)) e pela politomia formada por *C. xanthomelaena*, *C. (Penthemisia)*, *C. (Xanthemisia)* e as linhagens internas de *C. (Paracentris)* (Fig. 16). Embora as diferenças observadas nas árvores obtidas com e sem os caracteres relacionados com comportamento de coleta (análises 3 e 4), os resultados indicam que estes caracteres não estão interferindo de maneira importante nos resultados obtidos.

Considerando o grande número de homoplasias obtidas na análise dos 216 caracteres com pesos iguais (análise 1), os resultados da pesagem implícita dos caracteres apresentam-se como uma melhor alternativa para interpretar as relações filogenéticas das tribos Centridini, Ericroidini e Rhathymini. O cladograma apresentado na figuras 17-20 corresponde a uma das duas topologias obtidas na análise com pesagem implícita dos 216 caracteres utilizados (análise 2), o que será utilizado para discutir as relações filogenéticas entre os táxons estudados, bem como propor alterações na classificação de alguns grupos, não só porque essa hipótese se apresenta como a mais parcimoniosa (menor número de passos) entre os resultados obtidos com a pesagem implícita de todos os caracteres (tabela 6), além de considerar as vantagens da pesagem implícita contra outras alternativas da busca das árvores mais parcimoniosas..

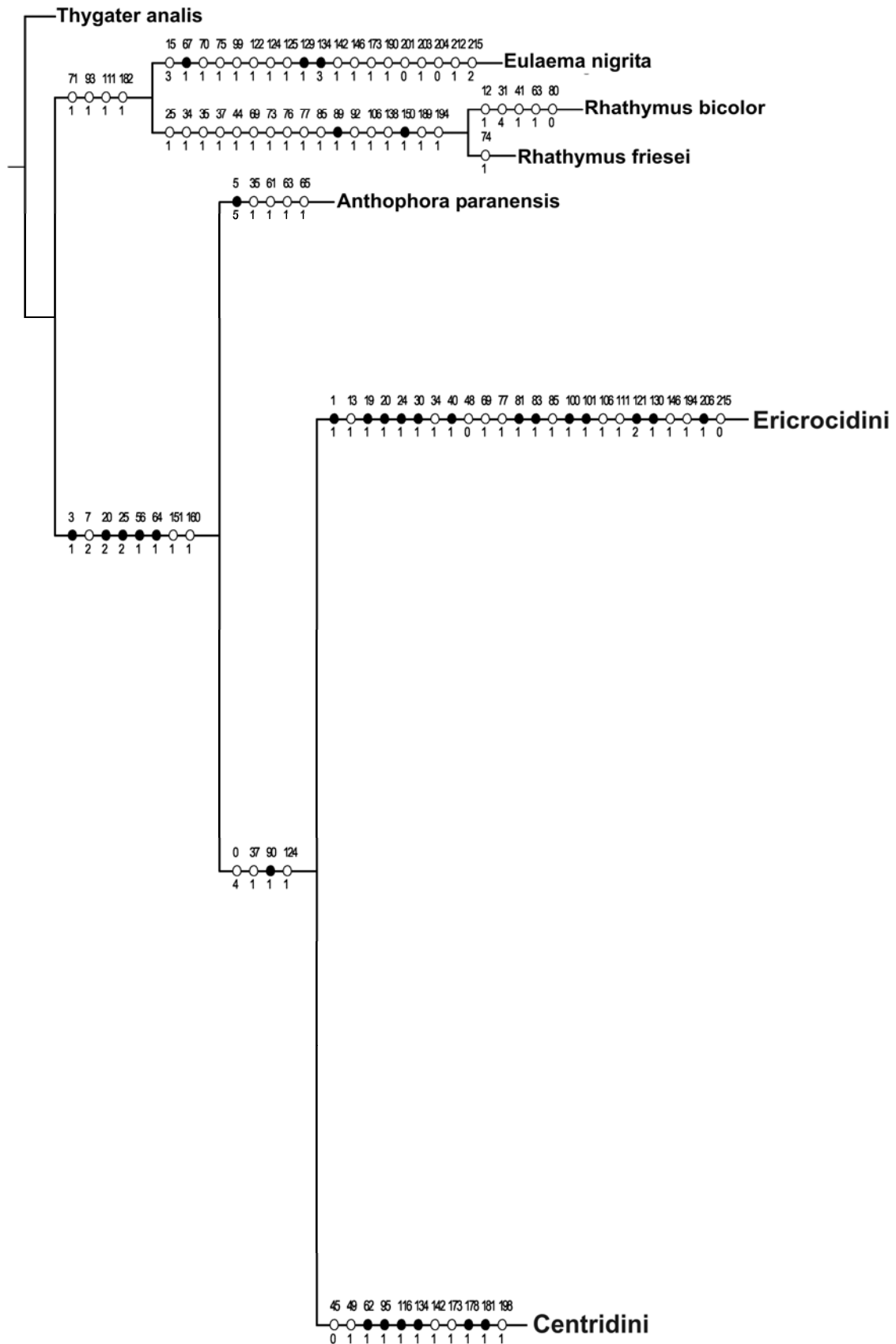


Figura 1. Parte do cladograma de consenso das oito árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesos iguais. L: 803, Ci: 33, Ri: 77. Os clados correspondentes a Ericrocidini e Centridini são apresentados nas figuras 2, 3 e 4.

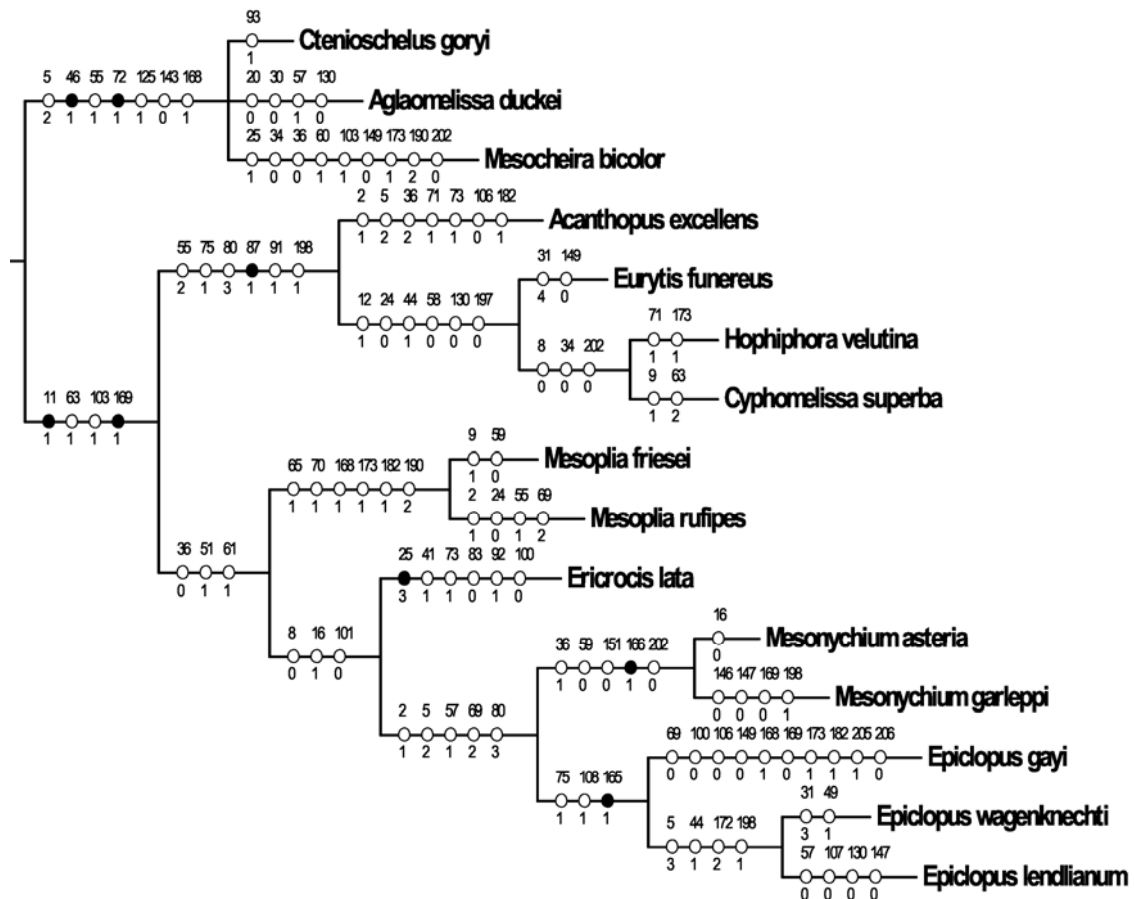


Figura 2. Parte do cladograma de consenso das oito árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesos iguais (Fig. 1) mostrando as relações filogenéticas da tribo Ericrocidini. L: 803, Ci: 33, Ri: 77.

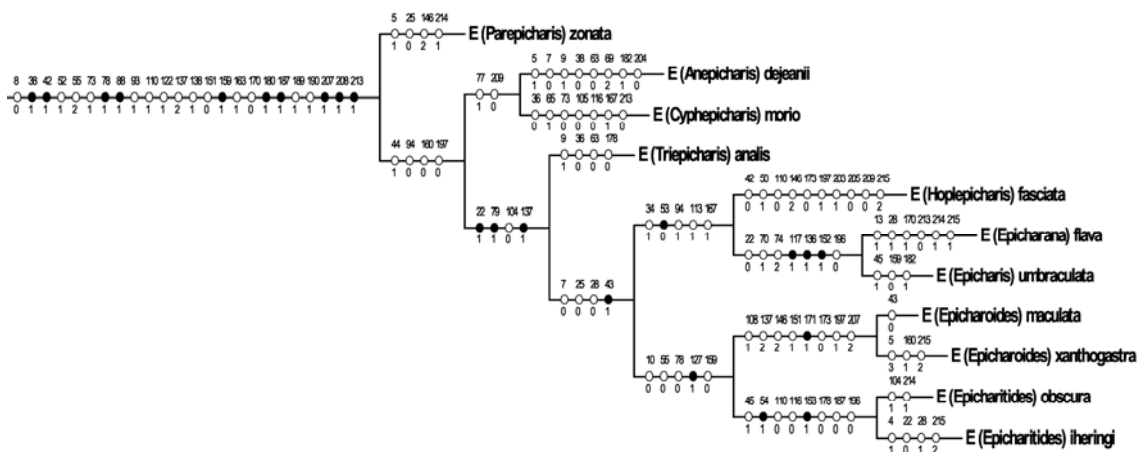


Figura 3. Parte do cladograma de consenso das oito árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesos iguais (Fig. 1) mostrando as relações filogenéticas de *Epicharis* (Centridini). L: 803, Ci: 33, Ri: 77.

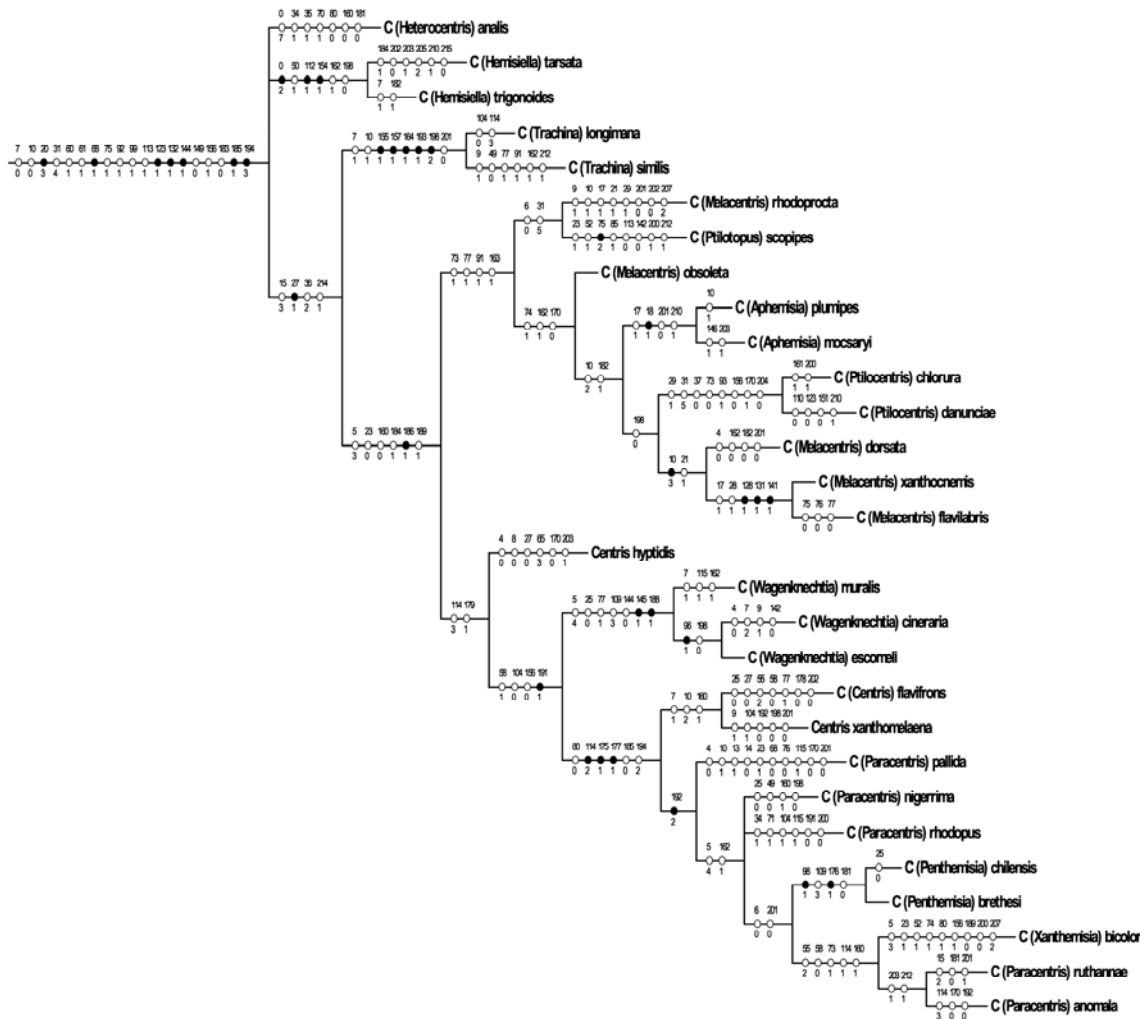


Figura 4. Parte do cladograma de consenso das oito árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesos iguais (Fig. 1) mostrando as relações filogenéticas de *Centris* (Centridini). L: 803, Ci: 33, Ri: 77.

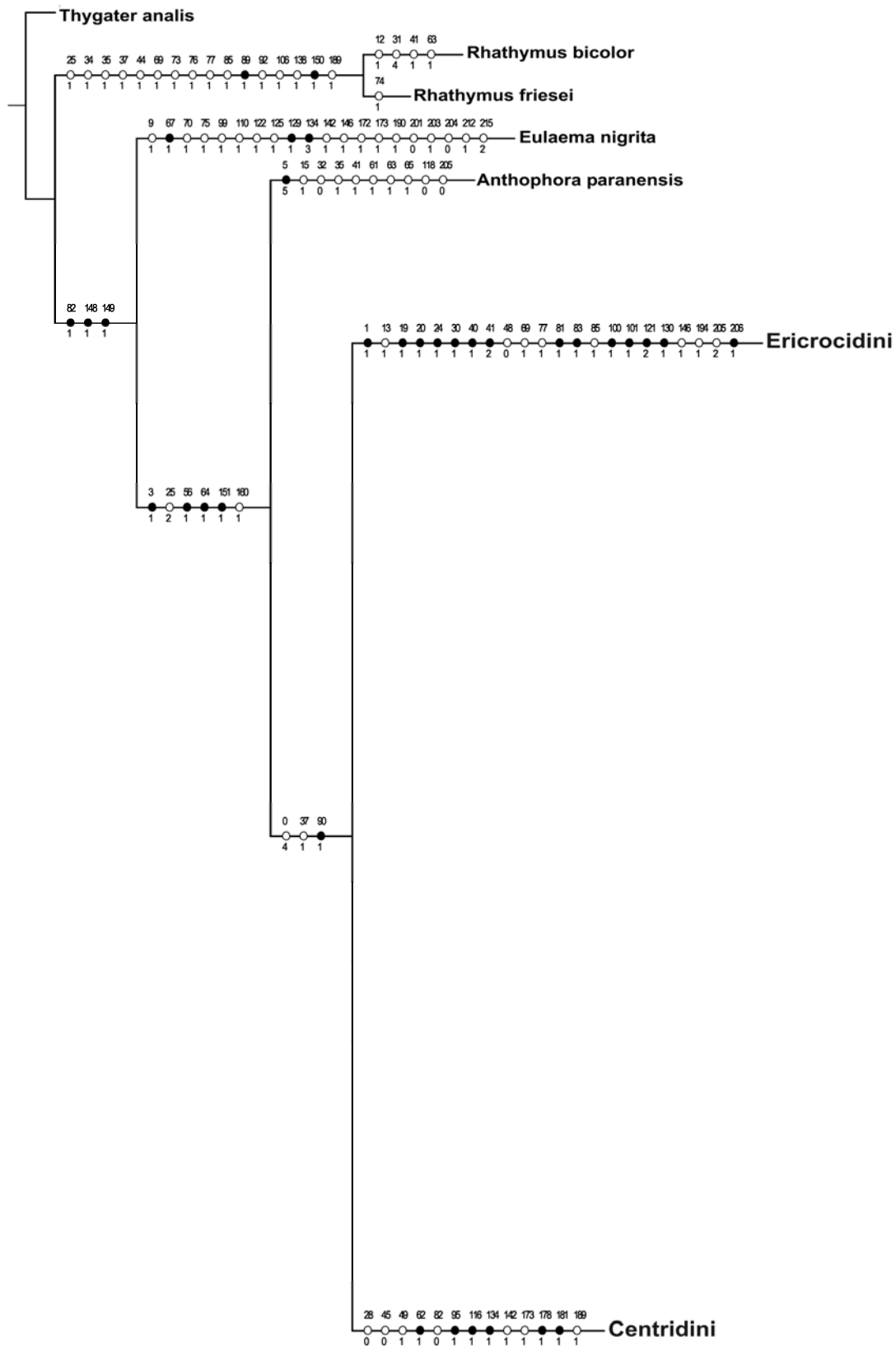


Figura 5. Parte do cladograma de consenso das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita. L: 819, Ci: 33, Ri: 77. Os clados correspondentes a Ericrocidini e Centridini são apresentados nas figuras 6, 7 e 8.

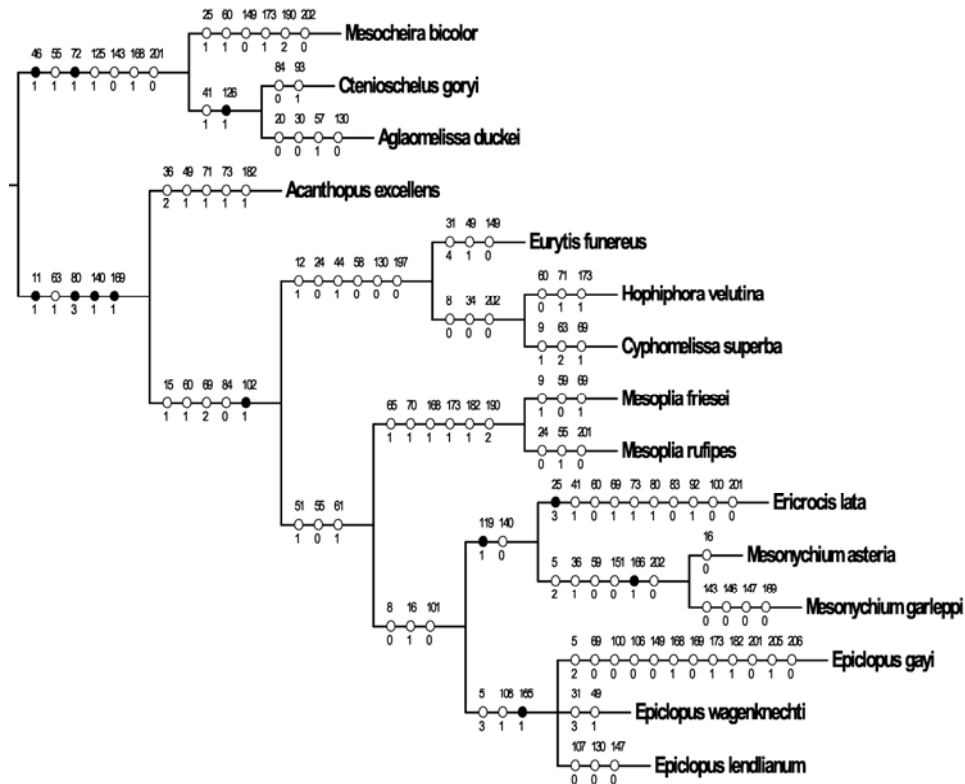


Figura 6. Parte do cladograma de consenso das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita (Fig. 5) mostrando as relações filogenéticas da tribo Ericrocidini. L: 819, Ci: 33, Ri: 77.

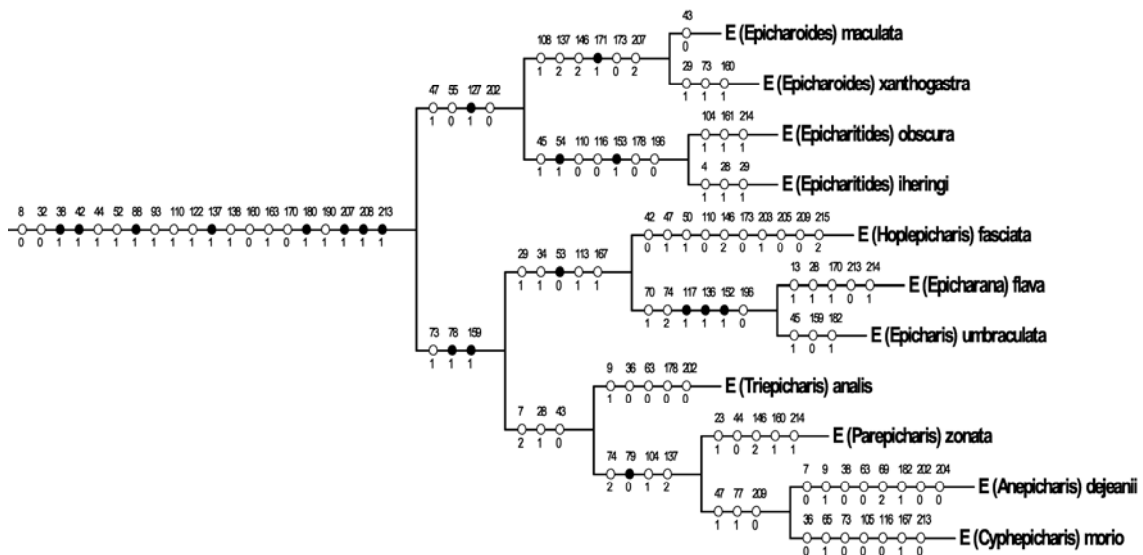


Figura 7. Parte do cladograma de consenso das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita (Fig. 5) mostrando as relações filogenéticas de *Epicharis* (Centridini). L: 819, Ci: 33, Ri: 77.

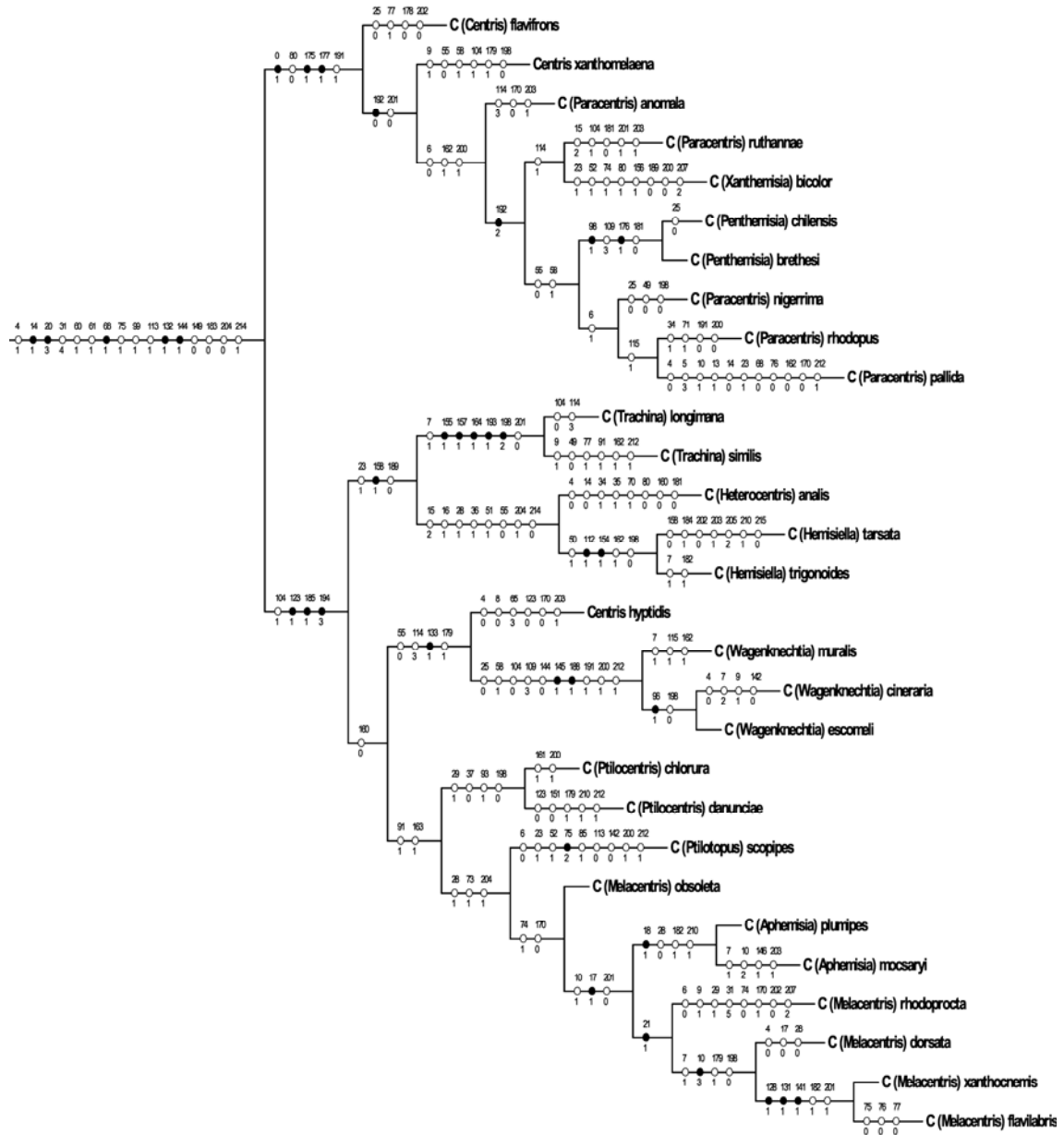


Figura 8. Parte do cladograma de consenso das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita (Fig. 5) mostrando as relações filogenéticas de *Centris* (Centridini). L: 819, Ci: 33, Ri: 77.

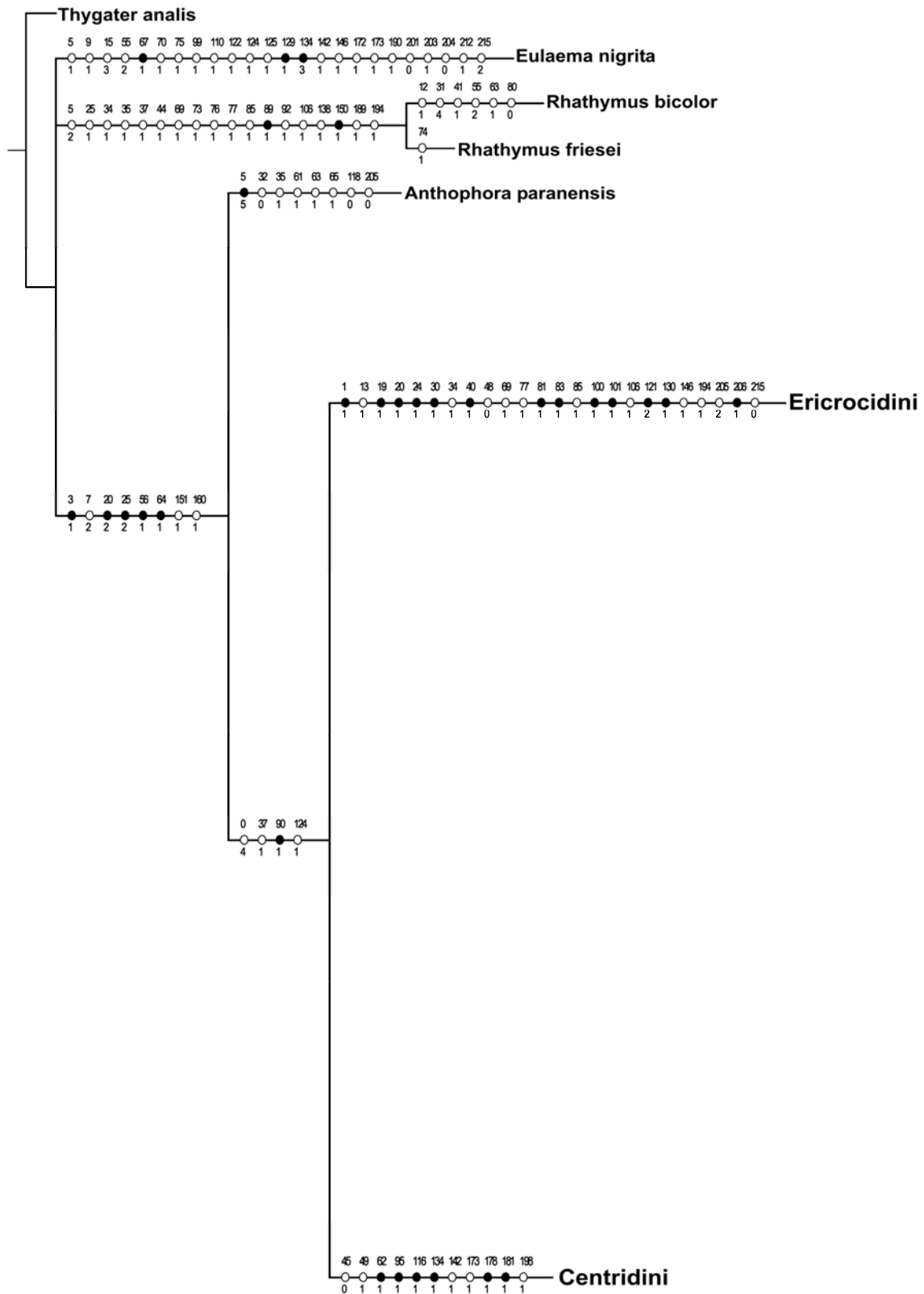


Figura 9. Parte do cladograma de consenso das 32 árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesos iguais. L: 784, Ci: 33, Ri: 77. Os clados correspondentes a Ericrocidini e Centridini são apresentados nas figuras 10, 11 e 12.

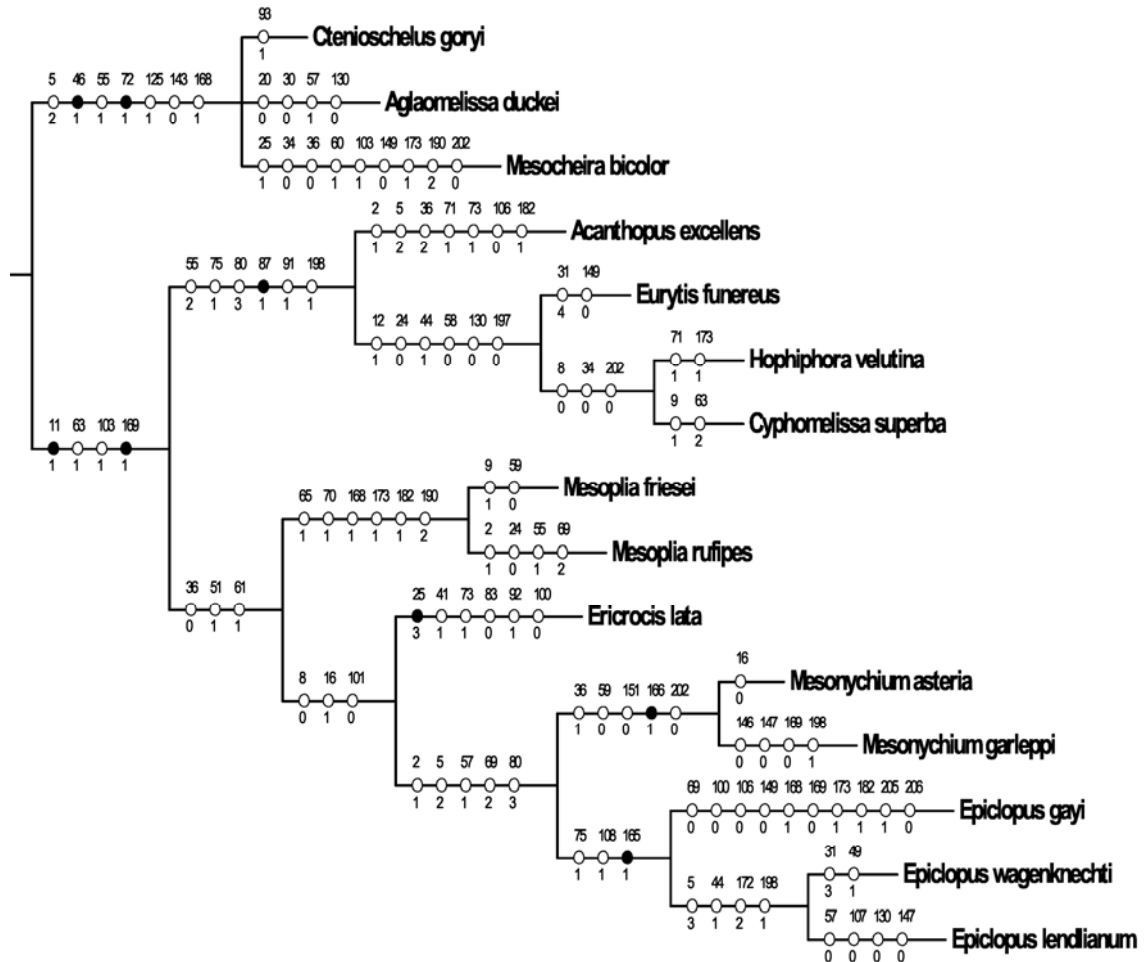


Figura 10. Parte do cladograma de consenso das 32 árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesos iguais (Fig. 9) mostrando as relações filogenéticas de Ericrocidini. L: 784, Ci: 33, Ri: 77.

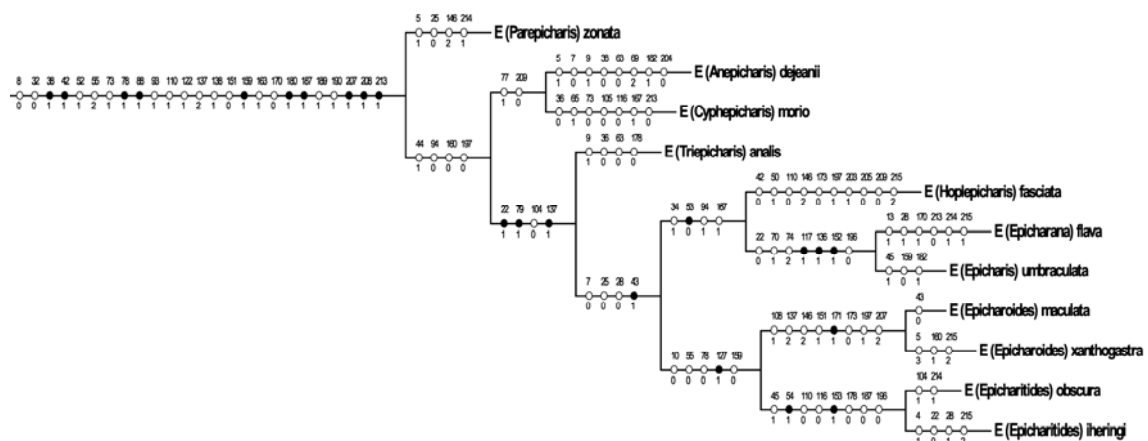


Figura 11. Parte do cladograma de consenso das 32 árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesos iguais (Fig. 9) mostrando as relações filogenéticas de *Epicharis* (Centridini). L: 784, Ci: 33, Ri: 77.

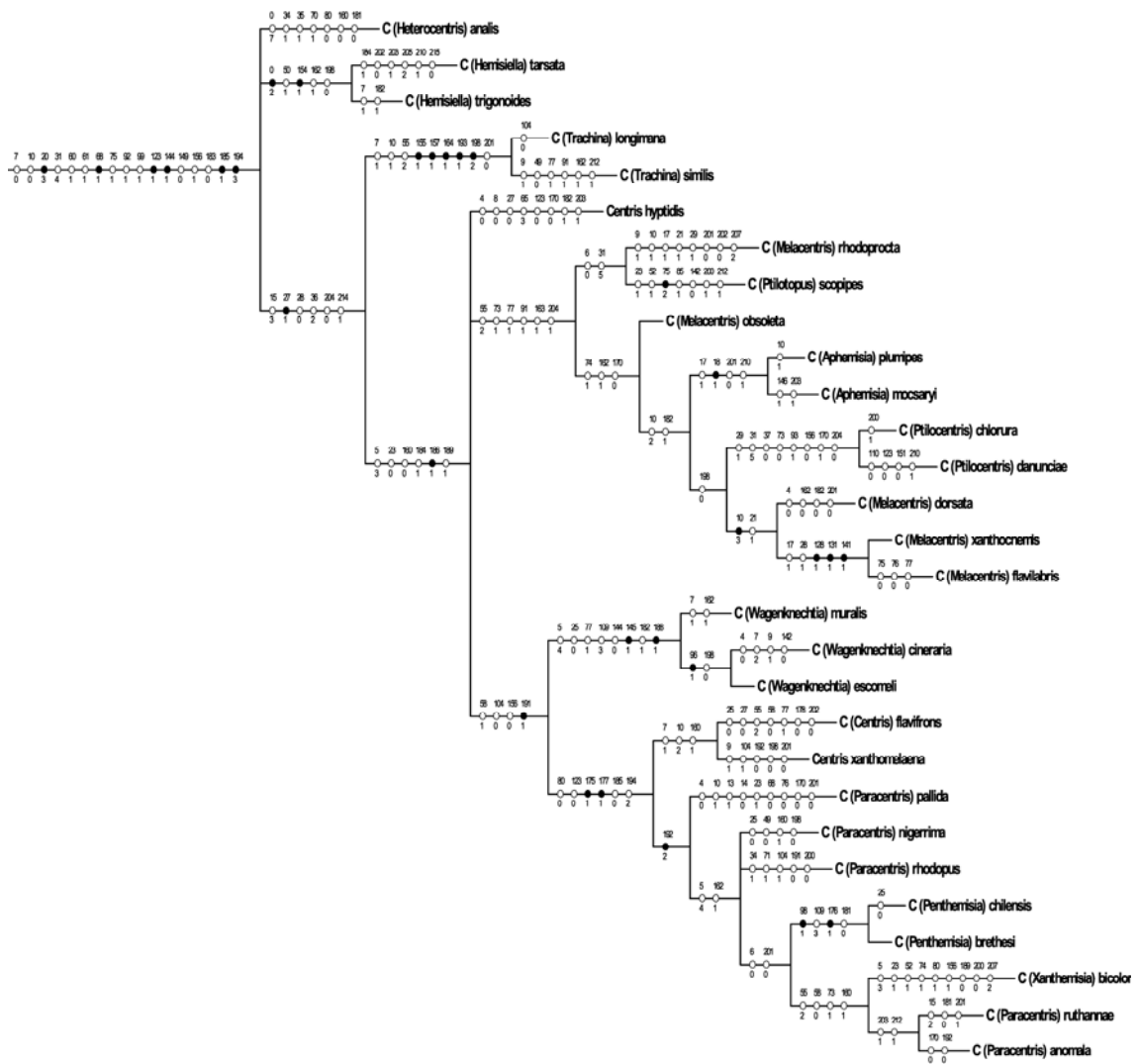


Figura 12. Parte do cladograma de consenso das 32 árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesos iguais (Fig. 9) mostrando as relações filogenéticas de *Centris* (Centridini). L: 784, Ci: 33, Ri: 77.

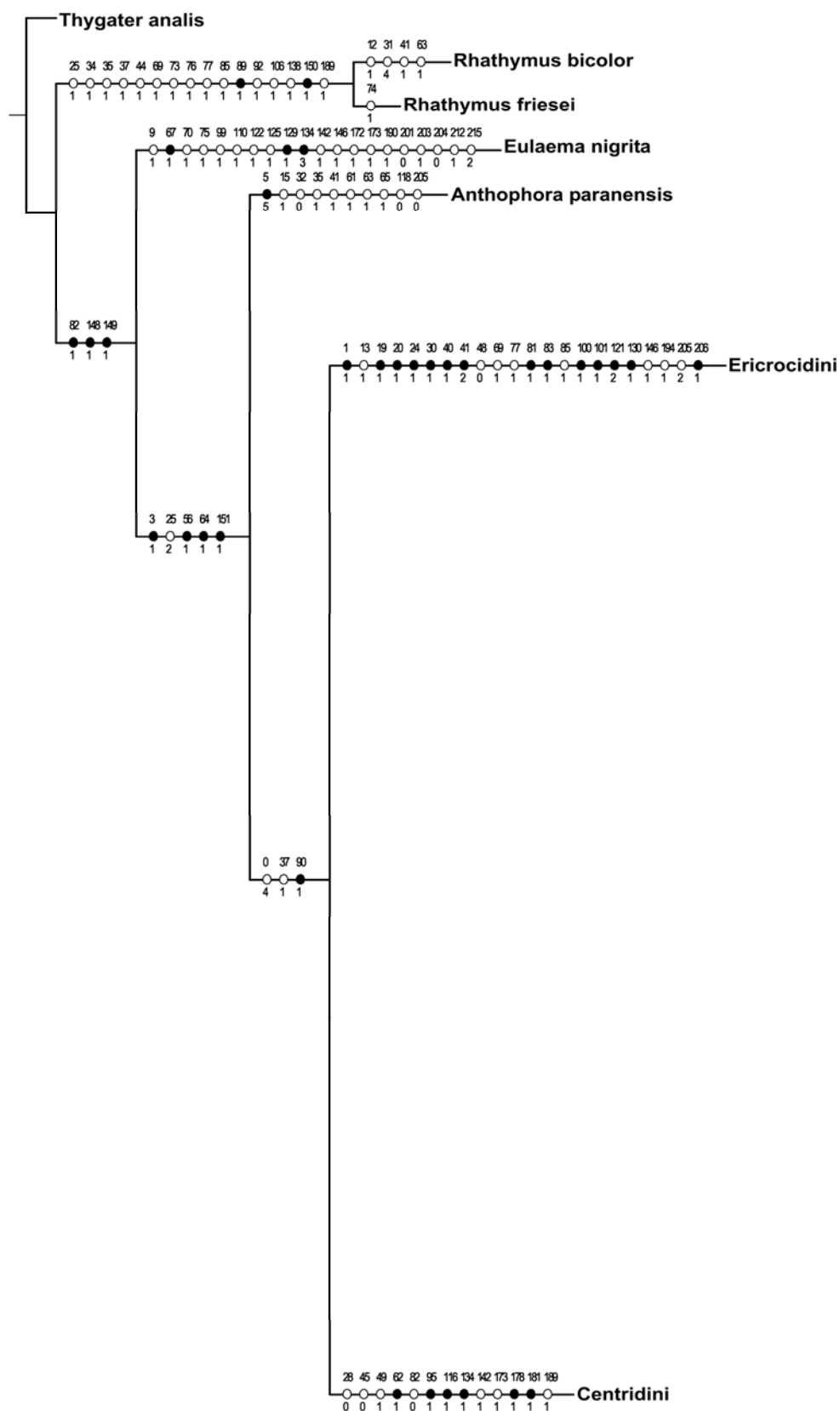


Figura 13. Parte do cladograma de consenso das seis árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesagem implícita. L: 807, Ci: 32, Ri: 76. Os clados correspondentes a Ericrocidini e Centridini são apresentados nas figuras 14, 15 e 16.

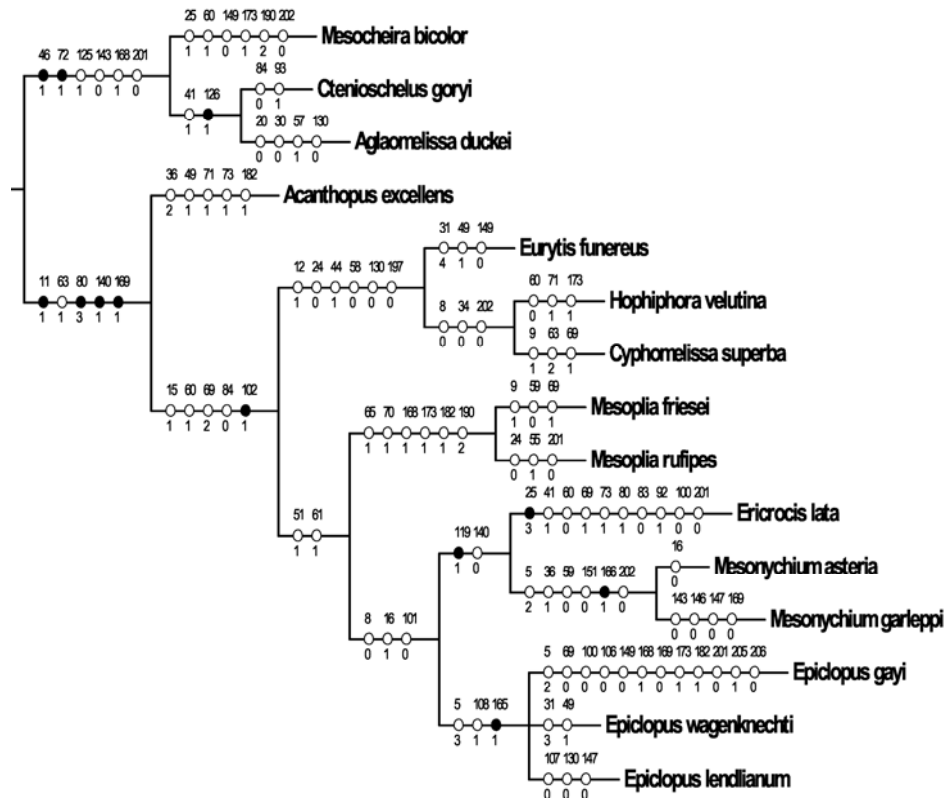


Figura 14. Parte do cladograma de consenso das seis árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesagem implícita (Fig. 13) mostrando as relações filogenéticas de Ericrocidini. L: 807, Ci: 32, Ri: 76.



Figura 15. Parte do cladograma de consenso das seis árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesagem implícita (Fig. 13) mostrando as relações filogenéticas de *Epicharis* (Centridini). L: 807, Ci: 32, Ri: 76.



Figura 16. Parte do cladograma de consenso das seis árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise sem os caracteres relacionados com coleta de pólen utilizando pesagem implícita (Fig. 13) mostrando as relações filogenéticas de *Centris* (Centridini). L: 807, Ci: 32, Ri: 76.

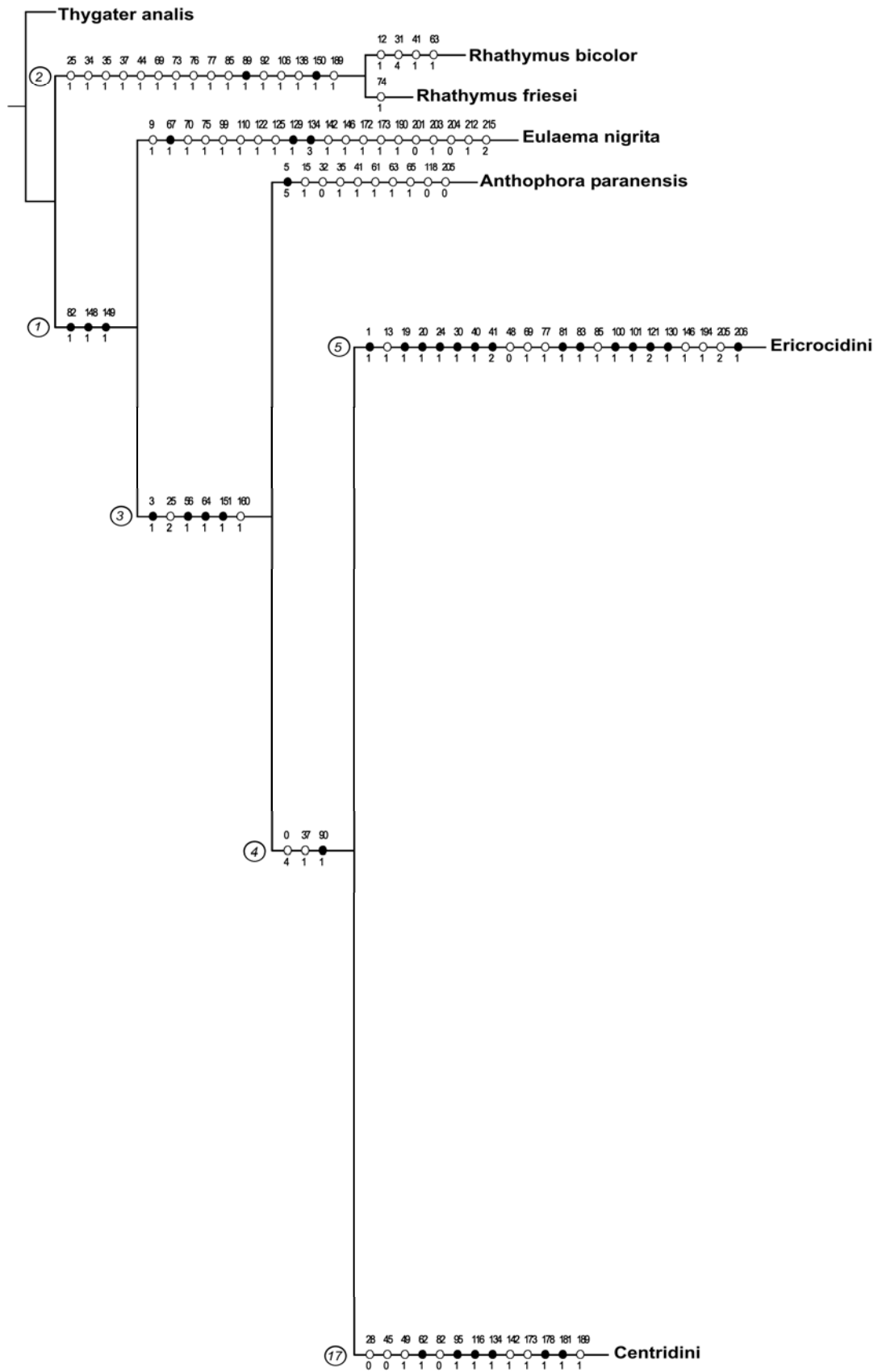


Figura 17. Parte de uma das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita. L: 816, Ci: 33, Ri: 77. Os clados correspondentes a Ericrocidini e Centridini são apresentados nas figuras 18, 19 e 20.

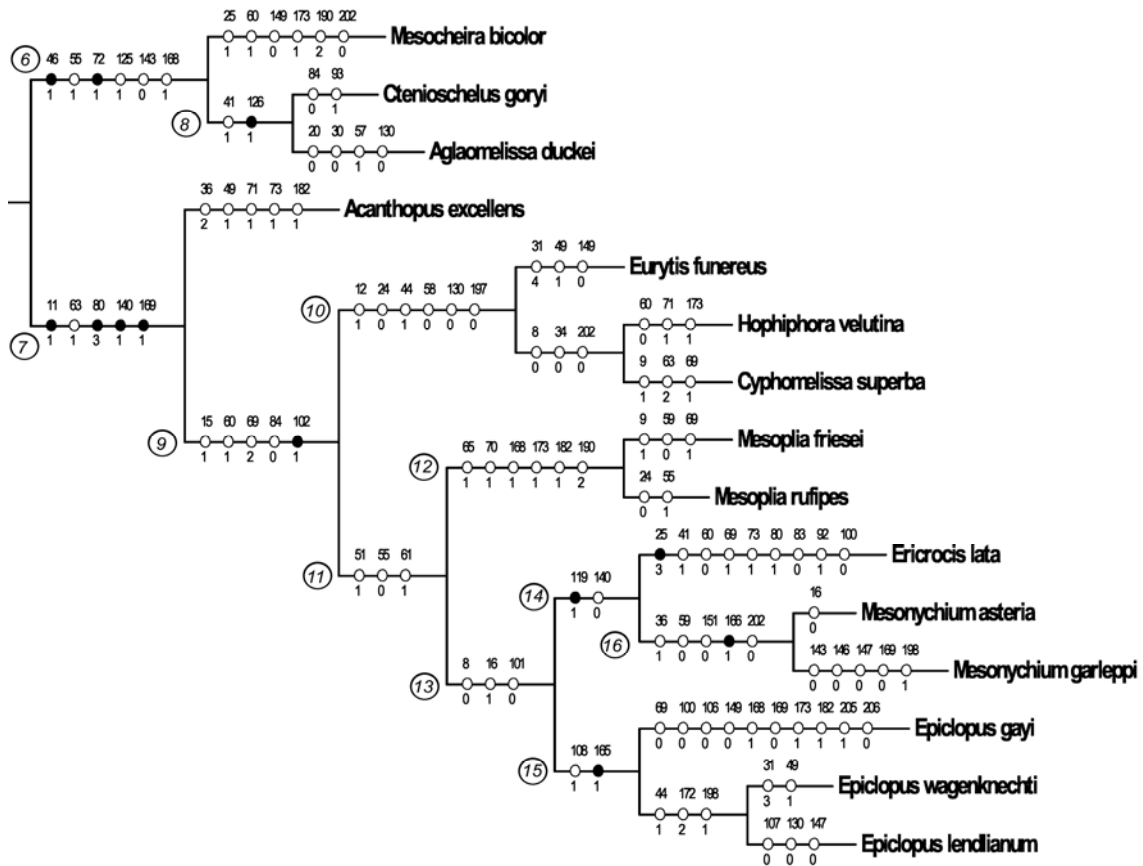


Figura 18. Parte de uma das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita (Fig. 17) mostrando as relações filogenéticas de Ericrocidini. L: 816, Ci: 33, Ri: 77.

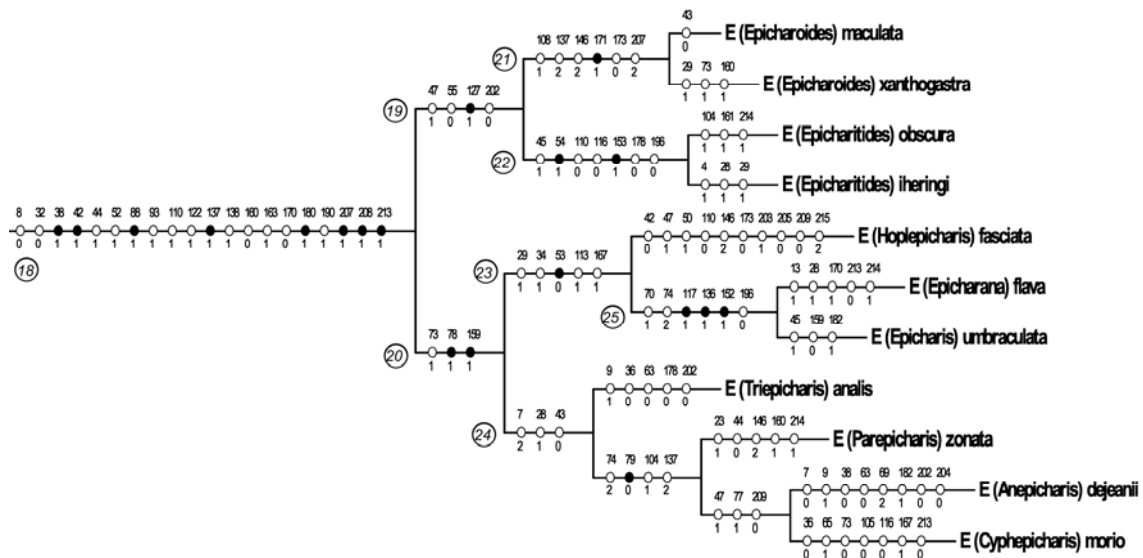


Figura 19. Parte de uma das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita (Fig. 17) mostrando as relações filogenéticas de *Epicharis* (Centridini). L: 816, Ci: 33, Ri: 77.



Figura 20. Parte de uma das duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise dos 216 caracteres utilizando pesagem implícita (Fig. 17) mostrando as relações filogenéticas de *Centris* (Centridini). L: 816, Ci: 33, Ri: 77.

Tabela 6: Valores de ajuste (fitness), número de passos, e índices de consistência e de retenção obtidos nas diferentes análises realizadas.

Análise	Cladograma	Passos	Ci	Ri	Ajuste
N°1: 216 caracteres Nona	obtidos: 8	798	33	77	X
	consenso (Figs. 1-4)	803	33	77	
N°2: 216 caracteres Pee-Wee	1 de 2 (Figs. 17-20)	816	33	77	1382,7
	2 de 2	818	33	77	
	consenso (Figs. 5-8)	819	33	77	
N°3: sem caracteres específicos das coletoras de pólen Nona	obtidos: 32	775	33	77	X
	consenso (Figs. 9-12)	784	33	77	
N°4: sem caracteres específicos das coletoras de pólen Pee-Wee	obtidos: 6	792*	32	77	1326,4
	consenso (Figs. 13-16)	807	32	76	

* menor número de passos

Monofilia das tribos e suas relações com o grupo externo

Os resultados obtidos (Fig. 17) mostram que as tribos Rhathymini (clado N°2), Ericrocidini (clado N°5) e Centridini (clado N°17) são grupos monofiléticos suportados por numerosas sinapomorfias, embora a relação esperada, que as tribos cleptoparasitas correspondessem a linhagens internas de Centridini não foi confirmada.

A tribo Rhathymini (clado N°2) está filogeneticamente afastada do seu grupo hospedeiro (*Epicharis*), aparecendo como o grupo irmão do clado N°1, composto por (*Eulaema nigrita* (*Anthophora paranensis* (Ericrocidini + Centridini))) (Fig. 17), o que corresponde (excluindo Ericrocidini) à linha “Apine” mencionada por Silveira (1993). Esta posição é consistente com os resultados obtidos por Roig-Alsina & Michener (1993, seu cladograma 1b, e a figura 123 de Engel 2001), onde Rhathymini aparece como grupo irmão do clado ((Ericrocidini + Melectini) (Apini (Anthophorini + Centridini))).

O clado N°1, formado pelos grupos (*Eulaema nigrita* (*Anthophora paranensis* (Ericrocidini + Centridini))) (Fig. 17) é suportado por três sinapomorfias (82-1: fossa axilar ausente, exceto em Centridini; 148-1: bulbo da 2ª válvula do ferrão diferenciado (Fig. 90); 149-1: superfície dorsal da base da 2ª válvula do ferrão irregular, exceto em Centridini, *Mesocheira bicolor*, *Eurytis funereus* e *Epiclopus gayi*). Duas das três sinapomorfias que suportam as relações filogenéticas entre estas linhagens estão associadas à morfologia do ferrão, sendo esta uma estrutura que só nos últimos anos tem

sido considerada para estudos filogenéticos em abelhas (Cardinal & Packer 2007; Packer 2008), mas que até agora não tinha sido utilizada em nenhuma das três tribos estudadas.

Como mencionado anteriormente, este clado corresponde à linha “Apine” (Silveira 1993; Silveira *et al.* 2002; Staka & Bogusch 2007), exceto pela inclusão de Ericrocidini como grupo irmão de Centridini. Este grupo monofilético é composto de duas linhagens internas, correspondendo uma delas à tribo Apini, representada pela espécie *Eulaema nigrita*, enquanto a outra (clado N°3, Fig. 17) contém as tribos Anthophorini, representada pela espécie *Anthophora paranensis*, Centridini e Ericrocidini. As relações filogenéticas entre estas três tribos são suportadas por quatro sinapomorfias (3-1: ápice do segundo palpômero do palpo labial com pêlos longos; 56-1: asas com papilas (Figs. 48, 49 e 50); 64-1: margem anterior apical da asa posterior elevada (Figs. 48 e 49); 151-1: labro nos machos coberto por pêlos ramificados, exceto em *Mesonychium*, *Centris danunciae* e em algumas linhagens internas do gênero *Epicharis*) e duas homoplasias (25-2: área malar estreitando-se anteriormente (exceto em algumas espécies de *Epicharis*, *Centris (Centris) flavifrons*, *C. (Paracentris) nigerrima*, *C. (Penthemisia) chilensis*, *C. (Ptilocentris)* e *C. (Wagenknechtia)*) (Figs. 30 e 31); 160-1: basitarso do macho com concavidade longitudinal, exceto em algumas espécies de *Epicharis*, *Centris (Paracentris)*, *C. (Penthemisia)*, *C. analis* e nos grupos “*Wagenknechtia*” e “*Melacentris*” (sensu stricto).

O clado (N°4, Fig. 17) formado pelas tribos Ericrocidini (clado N°5) e Centridini (clado N°17) é suportado por uma sinapomorfia (90-1: superfície apical externa da tibia anterior glabra (Fig. 52)) e duas homoplasias (0-4: flabelo de forma elipsóide sem projeção apical, exceto nos subgêneros *C. (Hemisiella)*, *C. (Heterocentris)* e em algumas linhagens de *C. (Paracentris)*, *C. (Penthemisia)* e *C. (Wagenknechtia)*; 37-1: margem inferior do clipeo posicionada sobre a tangente interorbital inferior (exceto em *C. (Ptilocentris)*) (Figs. 35, 37 e 38). A relação de grupos irmãos entre estas tribos é inconsistente com os resultados obtidos por Roig-Alsina & Michener (1993), onde Ericrocidini forma um grupo natural junto com Melectini suportado por uma sinapomorfia (caráter N°106-2 em Roig-Alsina & Michener, 1993: veia cu-a longa e oblíqua, mais de duas vezes mais longa do que a segunda abscissa da veia M, equivalendo ao caráter N°66 do presente estudo, porém modificado) e cinco homoplasias, enquanto Centridini aparece como grupo irmão de Anthophorini suportado por três homoplasias e cinco reversões (Roig-Alsina & Michener 1993).

A estrita relação filogenética entre as tribos Ericrocidini e Centridini, onde a primeira é cleptoparasita exclusiva da segunda, demonstra que pelo menos neste nível, se cumpre a lei de Emery, pelo fato de ambos os grupos terem um ancestral comum.

Relações filogenéticas de Rhathymini

Apesar de ter sido utilizado apenas duas espécies de Rhathymini a tribo é sem dúvida monofilética (Fig. 17, clado N°2), considerando a relativa uniformidade morfológica de suas espécies. Rhathymini é suportada por duas sinapomorfias (89-1: ápice da tíbia anterior com uma projeção em forma de espinho (Fig. 53); 150-1: superfície da 2ª válvula do ferrão com pilosidade) e 14 homoplasias, as que em conjunto confirmam sua monofilia.

Como mencionado acima, por um longo tempo nesta tribo foi reconhecido apenas o gênero *Rhathymus*, sendo posteriormente proposto *Nanorhathymus* para abrigar duas espécies que não possuem algumas das características consideradas diagnósticas da tribo (Engel *et al.* 2004a). Quando Engel *et al.* (2004a) propuseram o novo gênero mencionaram algumas características que podem corresponder a potenciais sinapomorfias, tais como o tamanho dos tubérculos do escutelo (maiores em *Rhathymus*), a forma do processo da 2ª válvula formando um gancho fino sobre a base do gonóstilo do ferrão (mais robusto e não como gancho em *Rhathymus*) e a esclerotização lateral da espata, arqueada e projetada (não arqueada nem projetada em *Rhathymus*). Como o macho de *R. bertonii* Schrottky não foi estudado (sendo a outra espécie citada por Engel *et al.* 2004 no gênero *Nanorhathymus*), é possível que algumas destas características correspondam a autapomorfias, pelo que o reconhecimento de *Nanorhathymus* como gênero válido só será possível através de uma análise filogenética posterior, que inclua *R. friesei*, *R. bertonii*, *R. acutiventris* e representantes das linhagens internas de *Rhathymus* que permitam esclarecer se o reconhecimento de *Nanorhathymus* faz *Rhathymus* parafilético ou vice-versa.

Relações filogenéticas de Ericrocidini

Os resultados indicam que Ericrocidini (clado N°5, Fig. 17) é um grupo monofilético suportado por um grande número de sinapomorfias (1-1: a presença de pós-flabelo (Fig. 21); 19-1: mandíbula com uma projeção laminar interna (Figs. 37 e 39); 20-1: mandíbula com um tufo de pêlos simples no ápice (Figs. 29 e 39) (exceto em *Aglaomelissa duckei*); 24-1: tamanho da mandíbula aproximadamente menor que $\frac{3}{4}$ do comprimento dos olhos (exceto em *Mesoplia rufipes*, *Hopliphora*, *Cyphomelissa* e *Eurytis*) (Figs. 37 e 41); 30-1: labro com carena pré-apical (exceto em *Aglaomelissa duckei*) (Fig. 25); 40-1: superfície do clípeo com pilosidade relativamente rígida e dirigida para baixo (Figs. 25, 27, 37 e 39); 41-2: sutura epistomal côncava na área média (exceto em *Ericrocis lata* e no clado formado por *Ctenioschelus goryi* e *Aglaomelissa duckei*) (Figs. 27 e 37); 81-1: triângulo propodeal glabro (Fig. 46); 83-1: região omaular angulada (exceto em *Ericrocis lata*) (Fig. 41); 100-1: esporão da tíbia média bifurcado (exceto em *Ericrocis lata* e *Epiclopus gayi*) (Fig. 59); 101-1: esporão da tíbia média mais largo na região pre-apical que na base (exceto no clado que inclui os gêneros *Ericrocis*, *Mesonychium* e *Epiclopus*) (Fig. 59); 121-2: ápice do distitarso posterior côncavo; 130-1: placa pigidial primária definida apenas apicalmente (exceto em *Aglaomelissa duckei*, *Epiclopus lendlianum*, *Hopliphora*, *Cyphomelissa* e *Eurytis*) (Fig. 82); 206-1: S8 sem protuberância apical (exceto em *Epiclopus gayi*) e oito homoplasias.

Em Ericrocidini são reconhecidas duas grandes linhagens internas (Fig. 18). A primeira (clado N°6) é formada pelos gêneros *Mesocheira*, *Ctenioschelus* e *Aglaomelissa*, enquanto o segundo (clado N°7) contém o restante dos gêneros da tribo. O clado N°6 é suportado por duas sinapomorfias (46-1: escapo com pilosidade lateral longa e bem definida (Figs. 24 e 41); 72-1: lobo pronotal projetado em lâmina (Fig. 41)) e quatro homoplasias (55-1: asas translúcidas com manchas apicais; 125-1: superfície dorsal de T1 angulada; 143-0: T7 com a borda anterior completa; 168-1: S5 do macho oculo (Fig. 86)), sendo um grupo bem característico dentro de Ericrocidini. Esta linhagem foi previamente identificada por Snelling & Brooks (1985) como “grupo *Ctenioschelus*”, embora sua relação com o restante da tribo neste estudo seja diferente daquela apresentada por estes autores. Neste estudo, o “grupo *Ctenioschelus*” aparece como grupo-irmão de outro grande clado interno da tribo, enquanto que no cladograma apresentado por Snelling & Brooks (1985) o grupo aparece como a linhagem mais

derivada dentro da tribo e como grupo-irmão do clado (*Mesonychium* sensu lato + *Abromelissa* (= *Epiclopus*)). O grupo formado pelos gêneros *Ctenioschelus* e *Aglaomelissa* (clado N°8) é suportado por uma sinapomorfia (126-1: região anterior de T1 bicôncava) e uma homoplasia (41-1: sutura epistomal reta no meio) que o sustentam como um grupo monofilético. Atualmente, o “grupo *Ctenioschelus*” é formado por três gêneros e quatro espécies, cujas linhagens apresentam características morfológicas que as tornam diferentes entre si, o que permite a fácil identificação tanto das espécies como dos gêneros que o conformam.

A linhagem irmã do “grupo *Ctenioschelus*”, correspondente ao clado N°7 (Fig. 18), contém o restante das linhagens internas da tribo. A monofilia deste clado é sustentada por quatro sinapomorfias (11-1: mandíbula com estreitamento basal inferior (Fig. 29); 80-3: metanoto em ângulo de 30° ou menos (exceto em *Ericrocis lata* e *Mesoplia friesei*); 140-1: ápice do S6 com um tufo de pêlos grossos e lisos dirigidos para trás (exceto nos gêneros *Ericrocis* e *Mesonychium*) (Figs. 81 e 82); 169-1: S4 e S5 com áreas de pilosidade densa (exceto em *Mesonychium garleppi* e *Epiclopus gayi*) e uma homoplasia (63-1: veia 1^ar-m mais longa que Rs no setor da segunda célula submarginal, exceto em *Cyphomelissa superba* (Fig. 49)).

O clado N°9 (Fig. 18), que juntamente com a linhagem representada por *Acanthopus excellens* origina-se a partir do clado N°7, é suportado por uma sinapomorfia (102-1: basitarso posterior com carena longitudinal que pode terminar em uma projeção em forma de dente) (Fig. 59) e quatro homoplasias (15-1: mandíbula com apenas um dente pré-apical (Figs. 29, 37 e 39); 60-1: terceira célula submarginal acuminada apicalmente (Figs. 48 e 49); 69-2: tégula convexa e com borda reta; 84-0: região omaular sem carena), pelo que pode ser considerado um suporte relativamente fraco que reúne um grande número de linhagens. Se assim for, as relações filogenéticas internas do clado N°9 podem eventualmente mudar em futuras análises cladísticas da tribo. Esta linhagem contém um grupo heterogêneo em diversidade morfológica, tamanho e número de espécies. Este clado inclui dois grandes grupos internos, contendo o primeiro deles as linhagens dos gêneros *Hopliphora*, *Cyphomelissa* e *Eurytis* (clado N°10), enquanto o outro (clado N°11) os gêneros *Mesoplia* (clado N°12), *Mesonychium* (clado N°16), *Epiclopus* (clado N°15) e *Ericrocis*.

Embora os gêneros *Hopliphora*, *Cyphomelissa* e *Eurytis* formem um grupo muito característico e sendo suas espécies morfológicamente semelhantes entre si, nesta análise não foi possível identificar nenhuma característica sinapomórfica para eles. Este

clado (N°10, fig. 18) é suportado apenas por caracteres homoplásicos (12-1: articulação mandibular relativamente equidistante entre o côndilo e o acetábulo (Fig. 25); 24-0: tamanho da mandíbula mais de $\frac{3}{4}$ da largura do olho (Fig. 39); 44-1: área frontal sem sulco longitudinal; 58-0: asa anterior com abundante pilosidade; 130-0: placa pigidial bem definida; 197-0: apódema das valvas da cápsula genital ultrapassando a margem basal do gonocoxito).

O clado N°11 (Fig. 18) é suportado por três homoplasias (51-1: órbitas oculares divergentes dorsalmente (Fig. 37); 55-0: asas translúcidas com leve tom méleo (exceto *Mesoplia rufipes*) (Figs. 42, 43, 44, 48 e 49); 61-1: diâmetro da célula marginal menor que a distância entre a sua extremidade distal e o ápice da asa (Figs. 48 e 49)), agrupando os gêneros *Mesoplia*, (clado N°12), *Ericrocis*, *Mesonychium* (clado N°16) e *Epiclopus* (clado N°15) e por sua vez, contendo dois dos gêneros com a maior riqueza de espécies de Ericrocidini.

O clado correspondente ao gênero *Mesoplia* (N°12) é suportado por seis homoplasias (65-1: lobo jugal aproximadamente $\frac{1}{3}$ do vanal; 70-1: tégula com uma área côncava na borda interna posterior; 168-1: S5 do macho oculto (Fig. 86); 173-1: gonobase sem carena longitudinal; 182-1: gonocoxito com um processo apical; 190-2: espata muito reduzida, quase ausente (Fig. 104)), reconhecendo-se como um grupo monofilético. Embora Snelling & Brooks (1985) tenham proposto os subgêneros *Mesoplia* (*Mesoplia*) e *M.* (*Eumelissa*), atualmente não são reconhecidos (Moure & Melo 2007a) devido à existência de formas intermediárias entre eles (Melo, comunicação pessoal). Uma vez que neste estudo não foram analisadas as relações interespecíficas do gênero, não foi possível confirmar ou rejeitar a sinonímia proposta pelos autores citados acima.

O clado composto pelos gêneros *Ericrocis* e *Mesonychium* (N°14) é suportado por uma sinapomorfia (119-1: distitarsos médios e posteriores com pêlos laterais grossos e simples, fig. 60) e uma homoplasia (140-0: ápice do S6 sem pêlos simples e grossos dirigidos para trás). A relação de grupos-irmão entre esses gêneros não é consistente com os resultados obtidos por Snelling & Brooks (1985), uma vez que no cladograma por eles apresentado *Ericrocis* aparece na base da filogenia da tribo, enquanto *Mesonychium* (sensu lato) aparece como grupo-irmão do gênero *Abromelissa* (= *Epiclopus*) no ápice da árvore. Ambos os gêneros *Ericrocis* e *Mesonychium* são grupos monofiléticos, embora no primeiro deles tenha sido incluída apenas uma espécie na análise. As duas espécies de *Ericrocis* são muito semelhantes entre si, de modo que

sem dúvida, o gênero é um grupo natural. No caso de *Mesonychium* (clado N°16), a monofilia é suportada por uma sinapomorfia (166-1: S4 do macho oculto (Fig. 85)) e quatro homoplasias (36-1: área lateral do clipeo convergente para baixo (Fig. 27); 59-0: veia suplementar ausente; 151-0: labro do macho com pêlos simples; 202-0: ápice de S7 sem pilosidade).

A linhagem irmã do clado formado por *Ericrocis* e *Mesonychium* corresponde ao gênero *Epiclopus* (clado N°15), que está suportado por uma sinapomorfia (165-1: superfície de T1 coberta por abundante pilosidade longa e ramificada (Figs. 42, 43 e 44)) e uma homoplasia (108-1: perna posterior com a tibia mais curta que o basitarso). Este gênero contém apenas três espécies muito diferentes e, com base nessa diversidade morfológica, Snelling & Brooks (1985) transferiram *Epiclopus gayi* (Fig. 42) e *E. wagenknechti* (Fig. 44) para o gênero *Mesonychium*, e criaram o gênero *Abromelissa* para a espécie *E. lendlianum* (Fig. 43). Esta classificação fez de *Mesonychium* um grupo bastante heterogêneo, parafilético e de difícil diagnose. Os resultados obtidos na presente análise indicam que a classificação inicialmente proposta por Michener (2000, 2007) e seguida posteriormente por Moure & Melo (2007a) representa a melhor opção, ao reconhecer *Epiclopus* como gênero válido e *Abromelissa* como seu sinônimo júnior, evitando-se assim a sua parafilia.

A relativa proximidade filogenética entre *Ericrocis* e *Epiclopus* foi também evidenciada por Rozen (2003), que afirmou que *Epiclopus gayi* e *Ericrocis lata* têm a mesma fórmula ovarial 5:5 (número de ovócitos maduros por ovário, versus número de ovários) sendo esta uma característica derivada, enquanto que a condição plesiomórfica de Apinae é 4:4 (exceto para Nomadini e tribos afins) (Alexander & Rozen 1987; Rozen 2003). Outra característica comum entre estes dois táxons é a microescultura do córion dos ovócitos de *Epiclopus gayi* e *Ericrocis lata*, que não é encontrado em outras espécies de Ericrocidini, como por exemplo, *Mesoplia rufipes* (Rozen 2003). Se estas duas características comuns entre *Epiclopus* e *Ericrocis* fossem também encontradas em *Mesonychium*, a linhagem identificada nesta análise formada por estes três gêneros seria reforçada.

As grandes diferenças entre as relações filogenéticas obtidas neste trabalho comparadas com as de Snelling & Brooks (1985) baseiam-se não só no maior número de espécies e caracteres incluídos nesta análise, mas também pelo fato desses autores terem codificado seus terminais por gênero e não pelas espécies utilizadas. Outra diferença importante é que eles consideraram seus caracteres como ordenados, o que

pode ter comprometido os seus resultados. Também é possível ressaltar outro ponto importante, o fato de não terem indicado as espécies que foram utilizadas na sua análise, a possibilidade de um erro de codificação (ou da identificação dos terminais) não pode ser descartada. Por último, eles reconheceram com antecedência os gêneros *Aglaomelissa* e *Abromelissa* (= *Epiclopus*) e não como resultado da análise filogenética por eles realizada.

Relações filogenéticas de Centridini

Nos cladogramas obtidos por Roig-Alsina & Michener (1993) na análise filogenética das abelhas de língua longa conduziram a resultados distintos sobre a monofilia da tribo, dependendo do tipo de caracteres utilizados na análise. Estes autores reconhecem Centridini como um grupo monofilético (cladograma 1A Roig-Alsina & Michener 1993) utilizando caracteres da morfologia externa dos adultos, ou parafilético em relação à Anthophorini se a análise é feita usando caracteres de morfologia externa dos imaturos (cladograma 4 de Roig-Alsina & Michener 1993) ou combinando ambas as fontes de informação (cladograma 5 de Roig-Alsina & Michener 1993). Apesar da ambigüidade desses resultados, a tribo Centridini tem sido considerada um grupo monofilético (ver resultados da classificação de Roig-Alsina & Michener 1993; Michener 2000, 2007), o que tem sido posteriormente confirmado nas análises cladísticas focadas nas relações internas da tribo (Ayala 1998; Zanella 2002; Vivallo 2004) e através de observações mais detalhadas da morfologia externa dos estágios imaturos (Rozen 1965).

As análises cladísticas realizadas com exemplares imaturos de Apidae em geral tendem a ter resultados inconsistentes com aqueles obtidos utilizando caracteres de adultos (Roig-Alsina & Michener 1993; Straka & Bogusch 2007). Um exemplo disto encontra-se nos resultados obtidos por Straka & Bogusch (2007), que analisaram as relações filogenéticas da subfamília Apinae (como família) utilizando caracteres morfológicos de larvas, obtiveram como resultado que a tribo Tetrapediini, formada por *Tetrapedia* e *Coelioxoides* está associada filogeneticamente com Xylocopini, Ceratinini e Allodapini, considerada a antiga subfamília Xylocopinae, formando um grupo parafilético com relação a Nomadini, considerada a antiga subfamília Nomadinae, enfatizando que a inclusão de *Coelioxoides* entre os grupos relacionados

filogeneticamente com Xylocopini seria o primeiro registro de cleptoparasitismo nesta linhagem. Outros resultados obtidos por estes autores mostram que Centridini seria um grupo parafilético em relação a Anthophorini, enquanto que a tribo Ericrocidini seria o grupo-irmão de Isepeolini, e Melectini seria parafilético em relação a Rhathymini (ou polifilético, dependendo se Nomadini for considerada como tribo ou subfamília, já que nos seus resultados *Zacosmia* aparece como grupo-irmão do clado (Ericrocidini + Isepeolini), ver cladograma 2 em Straka & Bogusch 2007). Estes autores também indicaram que a linha (= linhagem) “Eucerinae” reconhecido por Silveira (1993) é parafilética, enquanto todas as tribos cleptoparasitas da antiga subfamília Apinae, exceto *Coelioxoides*, teriam uma única origem, portanto, qualquer característica comum entre os hospedeiros e as cleptoparasitas seria originada por convergência e co-evolução entre os dois grupos e não por proximidade filogenética.

Precisamente, pela falta de coerência nos resultados das análises filogenéticas em abelhas utilizando exemplares imaturos é que as hipóteses oriundas da morfologia externa dos adultos têm sido mais aceitas, e embora nos últimos tempos tenham sido feitas muitas análises filogenéticas utilizando caracteres moleculares (ver, por exemplo, Cameron, 1991 1993; Mardulyn & Cameron 1999; Ascher *et al.* 2001; Cameron & Mardulyn 2001; Costa *et al.* 2003; Kawakita *et al.* 2004; Danforth *et al.* 2006), as análises morfológicas ainda têm ampla aceitação.

Os resultados obtidos nesta análise revelam que Centridini é um grupo monofilético (clado N°17, Fig. 17) consistentemente suportado por seis sinapomorfias (62-1: primeira veia recorrente localizada nos 2/3 anteriores da segunda célula submarginal (Fig. 48); 95-1: elaiospatas presentes (Fig. 55); 116-1: extremidade distal do basitarso posterior com pêlos ramificados curvados para dentro (convergentes entre as duas pernas) (exceto em *Epicharis morio* e *E. (Epicharitides)*); 134-1: borda distal de S1 côncava; 178-1: gonocoxito com uma projeção mediana dorsal (exceto em *Epicharis analis*, *E. (Epicharitides)* e *Centris flavifrons*) (Figs. 98, 99, 101 e 102); 181-1: área pré-apical do gonocoxito pilosa (exceto em *Centris ruthannae*, *C. analis* e *C. (Penthemisia)*)) e sete homoplasias. Esta linhagem divide-se dicotomicamente originando os clados correspondentes aos gêneros *Epicharis* (clado N°18, Fig. 19) e *Centris* (clado N°26, Fig. 20).

Relações filogenéticas de *Epicharis*

O clado correspondente ao gênero *Epicharis* (clado N°18, Fig. 19) é suportado por oito sinapomorfias (38-1: clipeo com carenas longitudinais (exceto em *E. dejeanii*) (Figs. 35, 38 e 45); 42-1: carena supra-clipeal presente (exceto em *E. fasciata*) (Figs. 35 e 45); 88-1: superfície ventral do mesossoma com pêlos grossos; 137-1: borda distal do T6 da fêmea convexo, com ou sem projeção central (projetado em *Epicharis dejeanii*, *E. morio* e *E. zonata*, *E. (Epicharoides)*); 180-1: gonocoxito com carena transversal que origina as regiões basal e apical (Figs. 94 e 95); 207-1: S8 com protuberância apical em posição lateral ou central e lateral (em *E. (Epicharoides)*); 208-1: ápice de S8 com uma projeção laminar (Fig. 93); 213-1: S8 com um escudo ventral (exceto em *E. flava*) (Fig. 93)) e doze homoplasias.

Em *Epicharis* são possíveis de identificar duas grandes linhagens internas, correspondendo aos clados N°19 e N°20 da figura 19. O clado N°19, que inclui os subgêneros *E. (Epicharoides)* (clado N°21) e *E. (Epicharitides)* (N°22), é suportado por uma sinapomorfia (127-1: área pré-apical de T5 quase completamente glabra e brilhante) (Fig. 74) e três homoplasias (47-1: F1 pedunculado; 55-0: asas hialinas com leve tom méleo (Figs. 42, 43, 44, 48, 49 e 50); 202-0: ápice do S7 glabro). Nesta linhagem encontram-se as espécies de menor tamanho de *Epicharis*, bem como os subgêneros com a maior riqueza de espécies, depois de *E. (Epicharana)*. O clado correspondente ao subgênero *E. (Epicharoides)* (clado N°21) é suportado por uma sinapomorfia (171-1: placa pigidial do macho larga, recobrindo quase totalmente o T7) e cinco homoplasias (108-1: perna posterior com a tíbia mais curta do que o basitarso; 137-2: borda distal de T6 convexo e com projeção central posterior; 146-2: gonóstilo da fêmea de ápice agudo; 173-0: gonobase sem carena longitudinal; 207-2: ápice do S8 com protuberância central e lateral), enquanto *E. (Epicharitides)* (clado N°22) é suportado por duas sinapomorfias (54-1: região pré-occipital com carena transversal; 153-1: esporão da tíbia média do macho alargada na região mediana) e cinco homoplasias (45-1: escapo mais curto do que F1 (Figs. 36 e 38); 110-0: tíbia posterior com o esporão interno mais longo do que o externo; 116-0: extremo distal do basitarso posterior sem pêlos ramificados curvados para dentro; 178-0: gonocoxito sem projeção mediana dorsal; 196-0: apódema das valvas reto (Figs. 94 e 95)). O caráter que suporta o clado formado por *E. (Epicharitides)* e *E. (Epicharoides)* não tinha sido utilizado em análises filogenéticas de Centridini, sendo mencionado originalmente por Moure

(1945a) e posteriormente na chave para os subgêneros de *Epicharis* publicada por Silveira *et al.* (2002).

A linhagem irmã de *Epicharitides-Epicharoides* corresponde ao clado N°20, é suportado por duas sinapomorfias (78-1: escutelo com um par de carenas semicirculares (Fig. 47); 159-1: basitarso posterior do macho com uma projeção em forma de dente na região anterior (Fig. 67)) e uma homoplasia (73-1: região dorsal do mesossoma com pêlos longos e grossos misturados com o resto da pilosidade ramificada) contendo, por um lado os subgêneros *E. (Hoplepicharis)*, *E. (Epicharis)* e *E. (Epicharana)* (clado N°23) e pelo outro (clado N°24), as linhagens correspondentes aos subgêneros *E. (Triepicharis)*, *E. (Parepicharis)*, *E. (Anepicharis)* e *E. (Cyphepicharis)*.

Os subgêneros *E. (Hoplepicharis)*, *E. (Epicharana)* e *E. (Epicharis)* formam um grupo monofilético, bem caracterizado dentro do gênero chamado “grupo *Epicharis*” por Ayala (1998), reconhecido anteriormente por Moure (1945a) e posteriormente por Gaglianone (2001). O clado que inclui estes três subgêneros é suportado por uma sinapomorfia (53-0: pêlos flageliformes longos, quase atingindo as tégulas (Fig. 34)) e quatro homoplasias (29-1: labro tão ou mais longo do que largo (Figs. 36 e 38); 34-1: margem distal do labro não coberto por pilosidade; 113-1: placa basitibial com placa secundária (Figs. 61 e 62); 167-1: S4 do macho com pêlos organizados em um pente semicircular (Fig. 84)). Os resultados aqui obtidos concordam com aqueles apresentados por Ayala (1998) e Gaglianone (2001) ao identificar os subgêneros *E. (Epicharis)* e *E. (Epicharana)* como grupos-irmãos (clado N°25), embora ao contrário da opinião de Ayala (1998), ambos são distintos e claramente identificáveis, concordando com a posição de Gaglianone (2001), que reconheceu ambos os subgêneros como válidos e estreitamente relacionados filogeneticamente.

A linhagem irmã do “grupo *Epicharis*” correspondente ao clado N°24, agrupa os subgêneros *E. (Triepicharis)*, *E. (Parepicharis)*, *E. (Anepicharis)* e *E. (Cyphepicharis)*, estando sustentado por três homoplasias (7-2: segundo palpômero do palpo maxilar cilíndrico; 28-1: distância mínima entre o olho e o clipeo menor que a largura basal de F1; 43-0: carenas supra-clipeais com a distância entre os braços laterais maior que a distância entre os extremos superiores das carenas do clipeo (Fig. 45)). Embora estas quatro linhagens formem um grupo monofilético, as relações internas não são bem conhecidas e o suporte do clado que as agrupa é relativamente fraco impedindo, por exemplo, propor a sinonímia destes quatro subgêneros, considerando que três deles são monotípicos. Futuras análises filogenéticas focadas neste grupo que formeçam melhores

suportes aos cladogramas poderiam determinar se estas linhagens podem ser mantidas como subgêneros independentes ou agrupar todas elas em um único grupo contendo todas as espécies desta linhagem.

Como mencionado acima, os resultados obtidos na presente análise para *Epicharis* estão de acordo com aqueles obtidos por Gaglianone (2001), exceto pela posição de *E. (Anepicharis)* que aparece relacionado com *E. (Epicharitides)*, enquanto na presente análise como pertencendo a uma linhagem distinta, como discutido no parágrafo anterior. Esta diferença nos resultados está relacionada com o fato de que na análise de Gaglianone (2001) não estavam todas as linhagens correspondentes a todos os subgêneros, já que o foco do estudo está nas relações filogenéticas entre espécies dos subgêneros *E. (Epicharis)*, *E. (Epicharana)* e *E. (Hoplepicharis)*, sendo *E. (Triepicharis) analis* Lepeletier (como *E. schrottkyi* Friese) e *E. (Epicharitides) iheringi* parte do grupo externo.

O grupo formado por *E. (Triepicharis)*, *E. (Parepicharis)*, *E. (Anepicharis)* e *E. (Cyphepicharis)* (clado N°24) foi corroborado, mas as relações filogenéticas internas são totalmente distintas das obtidas por Ayala (1998), onde *E. (Cyphepicharis)* aparece como grupo-irmão do clado (*Parepicharis (Triepicharis + Anepicharis)*), enquanto que na presente análise *E. (Cyphepicharis)* aparece como grupo-irmão de *E. (Anepicharis)*, sendo *E. (Parepicharis)* e *E. (Triepicharis)*, os grupos mais basais desta linhagem.

Os resultados de Ayala (1998) para o gênero *Epicharis* estão em desacordo com os obtidos na presente análise. Embora a linhagem chamada “grupo *Epicharis*” também tenha sido reconhecida, incluindo a posição basal de *E. (Hoplepicharis)* dentro dele, o restante dos subgêneros apresentam relações filogenéticas distintas. A linhagem irmã do “grupo *Epicharis*” foi chamada por Ayala (1998) como “grupo *Epicharoides*”, que contém os subgêneros *E. (Epicharoides)*, *E. (Epicharitides)*, *E. (Anepicharis)*, *E. (Triepicharis)*, *E. (Parepicharis)* e *E. (Cyphepicharis)*. Na presente análise, o “grupo *Epicharoides*” aparece como um grupo parafilético, porque o “grupo *Epicharis*” corresponde a uma das suas linhagens internas. O estudo aqui realizado permite reconhecer três grandes linhagens internas, estando a primeira delas composta pelos subgêneros *E. (Epicharitides) + E. (Epicharoides)* (clado N°19), a segunda por (*E. (Hoplepicharis) (E. (Epicharana) + E. (Epicharis))*) (= “grupo *Epicharis*”, clado N°23) e a última pelos subgêneros (*E. (Triepicharis) (E. (Parepicharis) (E. (Anepicharis) + E. (Cyphepicharis))*)) (clado N°24).

As diferenças entre os resultados obtidos por Ayala (1998) e neste estudo são originadas pela diferente metodologia para a análise filogenética utilizada por ele, o que certamente comprometeu os resultados. Ayala (1998) codificou seus terminais por subgênero e não por espécie, pelo que não foi possível avaliar a monofilia de qualquer um dos subgêneros. Além do problema de codificação, outro conflito origina-se desde a construção dos próprios caracteres, pelo fato de vários deles serem dependentes uns dos outros (por exemplo, os caracteres N°36 “basitarso anterior: elaiospata presente” e N°37 “basitarso medio: elaiospata presente” em Ayala, 1998) e pela imprecisão nos limites entre um e outro estado (ver, por exemplo, os caracteres N°16 “clípeo, cor do integumento: [0] preto, sem desenhos amarelos, [1] variável, entre preto, avermelhado e amarelo (como em *Paracentris* algumas espécies têm manchas pretas na margem superior), [2] com uma linha amarela transversal, interrompida ou não na parte média (como em *Heterocentris* e *Hemisiella*), [3] com um desenho em forma de T invertido, [4] com um par de manchas escuras supra-laterais (*Trachina* e *Epicharitides*), [5] com uma linha média longitudinal amarela, [6] com uma mancha preta central, longitudinal que converge da margem superior à inferior, como um triângulo, [7] amarelo, superfícies dos extremos laterais pretos (em *Deltoptila*)” e N°25 “Axilas, superfície: [0] não elevadas ou ao mesmo nível do escutelo (podem estar um pouco elevadas), [1] elevadas sobre o nível do escutelo” em Ayala, 1998), sendo frequentemente difícil e muitas vezes arbitrário codificar de uma ou de outra maneira um táxon determinado. Embora a hipótese proposta neste estudo para o gênero *Epicharis* apresente alguns relacionamentos internos com suportes fracos (clado N°24), as diferenças na metodologia (em comparação com a de Ayala) sugerem que os resultados aqui obtidos apresentam-se como uma alternativa mais forte em relação à hipótese de Ayala (1998) para as relações filogenéticas internas de *Epicharis*.

Relações filogenéticas do gênero *Centris*

O clado N°26 (Fig. 20) correspondente ao gênero *Centris* é suportado por cinco sinapomorfias (14-1: mandíbula com ângulo trimal (Figs. 31 e 32) (exceto em *C. pallida* e *C. analis*); 20-3: sulco acetabular com um tufo de pêlos longos basal e apical (Fig. 30 e 32); 68-1: tufo de pêlos curtos e simples sobre a veia M da asa posterior (exceto em *C. pallida*) (Fig. 50); 132-1: placa pigidial com placa secundária (Figs. 75 e 76); 144-1:

lâmina espicularis do T7 com uma membrana pré-apical (exceto nas espécies do subgênero *C. (Wagenknechtia)*) (Fig. 89) e onze homoplasias que o confirmam como um grupo monofilético bem suportado.

Em *Centris* se identificam dois grandes clados, contendo quatro grandes linhagens internas referidas como “grupo *Centris*” (Ayala 1998) (clado N°27), “grupo *Trachina*” (Michener 1951, Ayala 1998) (clado N°33), “grupo *Wagenknechtia*” (Vivallo 2004) (clado N°38) e “grupo *Melacentris*” (sensu stricto, incluindo apenas os subgêneros *C. (Ptilocentris)*, *C. (Ptilotopus)*, *C. (Melacentris)* e *C. (Aphemisia)*) (clado N°40). O “grupo *Centris*” (clado N°27), inicialmente reconhecido por Ayala (1998) e posteriormente por Zanella (2002), é suportado por três sinapomorfias (0-1: flabelo arredondado e apicalmente projetado (apenas em *C. xanthomelaena* e *C. flavifrons* (Fig. 22)); 175-1: área interna ventral do gonocoxito com pilosidade gigante (Figs. 96, 97, 99, 100 e 101); 177-1: área ventral interna do gonocoxito com abundante pilosidade simples, longa e grossa (Figs. 96, 97, 99, 100 e 101)) e duas homoplasias (80-0: metanoto convexo em vista lateral (exceto em *C. bicolor*); 191-1: região dorso-distal do gonocoxito com uma projeção translúcida (exceto em *C. rhodopus*). Como mencionado acima, esta linhagem já tinha sido identificada por Ayala (1998) e Zanella (2002), embora as relações filogenéticas internas do grupo obtidas nesta análise não estejam de acordo com as obtidas nas análises realizada pelos dois autores citados acima. A principal diferença observada nos resultados aqui obtidos está na posição correspondente à linhagem *C. (Xanthemisia)*, a qual nas análises realizadas por Ayala (1998) e Zanella (2002) aparece na base do “grupo *Centris*”, enquanto que neste estudo aparece como grupo-irmão de *C. (Paracentris) ruthannae* (clado N°31), formando parte das linhagens internas de *C. (Paracentris)*. A relação de grupos-irmãos de *C. ruthannae* e *C. (Xanthemisia)* é suportada por uma homoplasia (114-1: plaba basitibial secundária de forma circular), o que pode ser considerado um suporte relativamente fraco. Por outro lado, o subgênero *C. (Paracentris)* (clado N°30) aparece na presente análise como um grupo parafilético também com relação a *C. (Penthemisia)* (clado N°32), ao contrário dos resultados de Zanella (2002), onde ambos os subgêneros aparecem como monofiléticos e não estreitamente relacionados filogeneticamente. A sinapomorfia mencionada por Zanella (2002) para *C. (Paracentris)* corresponde ao caráter N°200 aqui utilizado: “S7 com emarginado largo na borda basal”, o que está ausente em *C. (Paracentris) rhodopus* (assim como também em outras espécies filogeneticamente próximas dela) e presente (ao contrário do afirmado por Zanella) nas duas espécies do

subgênero *C. (Penthemisia)* incluídas nesta análise (bem como em outras linhagens, por exemplo, em algumas espécies de *C. (Wagenknechtia)*, *C. (Ptilocentris) chlorura* e *C. (Ptilotopus) scopipes*), tornando-se um dos caracteres que suportam o clado *C. (Paracentris) + C. (Penthemisia)* (clado N°30). Dada a diferente codificação atribuída aos terminais que representam *C. (Penthemisia)* e a ausência de borda basal emarginada de S8 em *C. (Paracentris) rhodopus*, o subgênero *C. (Paracentris)* é aqui considerado em um sentido mais amplo, sendo ainda mais amplo que o proposto por Zanella (2002), por que além de incluir *C. (Xanthemisia)* e as linhagens da América do Norte (equivalente aos antigos subgêneros *C. (Acritocentris)*, *C. (Exallocentris)* e *C. (Xerocentris)*), também se incluem nele novamente as espécies pertencentes ao subgênero *C. (Penthemisia)* (clado N°32) as que, por sua vez, formam um grupo monofilético suportado por duas sinapomorfias (98-1: tarsos anteriores com pilosidade densa, curta e ramificada de aparência esponjosa (Fig. 54); 176-1: área ventral do gonocoxito com menos de nove pêlos gigantes (Fig. 101)) e duas homoplasias (109-3: esporão interno da tíbia média com pectinação longa e com o ápice da raque liso; 181-0: área pré-apical do gonocoxito sem pilosidade).

A alternativa oposta à proposta na presente análise seria reconhecer *C. (Penthemisia)* e *C. (Xanthemisia)* como subgêneros válidos, considerar *C. (Paracentris)* em sentido estrito (incluindo unicamente as espécies sul-americanas), revalidar *C. (Acritocentris)*, *C. (Exallocentris)* e *C. (Xerocentris)* e propor um novo subgênero para as espécies relacionadas com *C. rhodopus*. Esta alternativa é impraticável, pois envolve mudanças drásticas em diversos grupos taxonômicos filogeneticamente muito próximos e com relações filogenéticas pouco conhecidas. É por isto que considerar *C. (Paracentris)* em um sentido mais amplo do até agora utilizado se apresenta como a melhor opção, enquanto são realizadas novas análises filogenéticas centradas no “grupo *Centris*” que incluam mais espécies de cada uma das linhagens internas de *C. (Paracentris)* que permitam acabar com a instabilidade taxonômica relacionada com os distintos resultados obtidos nas diferentes análises filogenéticas realizadas neste subgênero.

A espécie *Centris xanthomelaena* representa uma linhagem filogeneticamente relacionada com *C. (Paracentris)* (clado N°29), embora apresente características morfológicas que a distinguem entre as espécies desse subgênero. Segundo Zanella (2002) esta espécie está filogeneticamente relacionada com *C. (Centris)* por apresentar um emarginado amplo no ápice de T7 dos machos. Esta característica corresponde ao

caráter N°172(-2) (modificado) do presente análise e nos resultados obtidos ele aparece em diversas linhagens, como em todas as espécies de *Centris*, em *Epicharis* (*Hoplepicharis*) *fasciata*, em *Rhathymini* e em *Anthophora paranensis* no grupo externo. *Centris xanthomelaena* compartilha com *C. (Paracentris)* a forma laminar e afastada da projeção translúcida do gonoxocito (caráter N°192-0), sendo esta uma das sinapomorfias que suportam o clado *C. (Paracentris)* (*sensu lato*) e pela forma convexa da borda apical do S7 (caráter N°201-0). Neste trabalho se opta por incluir *C. xanthomelaena* no subgênero *C. (Paracentris)* considerando as semelhanças observadas entre esta espécie e as deste subgênero e não relacioná-la com as do subgênero *C. (Centris)* como foi proposto por Zanella (2002) pela falta de evidência filogenética que justifique tal associação.

O clado N°28 (Fig. 20) é suportado por três sinapomorfias (123-1: garra posterior sem dente interno (exceto em *C. hyptidis* e *C. danunciae*); 185-1: metade apical do gonocoxito com papilas; 194-3: gonóstilo curto e relativamente arredondado), reúne as linhagens correspondentes aos grupos “*Trachina*” (clado N°33), “*Wagenknechtia*” (clado N°38) e “*Melacentris*” (*sensu stricto*) (clado N°40), os quais correspondem a grupos monofiléticos bem característicos dentro do gênero.

O “grupo *Trachina*” (clado N°33) é suportado por uma sinapomorfia (158-1: basitarso posterior do macho com uma projeção em forma de espinho (Fig. 68)) e duas homoplasias (23-1: mandíbula com dentes irregulares; 189-0: gonocoxito sem projeção central em forma de espinho (Figs. 102 e 103)). Esta linhagem, originalmente reconhecida por Snelling (1984) e mais tarde por Ayala (1998), contém os subgêneros *C. (Trachina)* (clado N°34), *C. (Hemisiella)* (clado N°36) e *C. (Heterocentris)* os quais em conjunto formam um grupo bem reconhecido dentro do gênero.

O clado correspondente ao subgênero *C. (Trachina)* (clado N°34) é suportado por cinco sinapomorfias, estando todas elas associadas à morfologia dos machos (155-1: fêmur posterior com projeção em forma de dente curto (Fig. 64); 157-1: tíbia posterior com projeção na borda anterior (Fig. 65); 164-1: base da garra posterior com pilosidade longa; 193-1: gonóstilo muito reduzido, quase ausente (Fig. 103); 198-2: apódema das valvas triangular e bem desenvolvido) e duas homoplasias (7-1: segundo palpômero do palpo maxilar côncavo; 201-0: ápice de S7 convexo), confirmando-o como um grupo monofilético bem definido. Esta linhagem corresponde ao grupo irmão do clado (N°35) composto pelos subgêneros *C. (Heterocentris)* e *C. (Hemisiella)*, que é suportado apenas por caracteres homoplásicos (15-2: mandíbula com dois dentes pré-apicais; 16-1:

mandíbula com o primeiro dente subapical reduzido e quase fundido com o dente apical; 28-1: distância mínima entre o clipeo e o olho menor que a largura basal de F1; 36-1: extremidades laterais do clipeo convergentes ventralmente (Fig. 27); 51-1: olhos claramente divergentes dorsalmente (Fig. 37); 55-0: asas translúcidas com leve tom méleo (Figs. 42, 43, 44, 48, 49 e 50); 204-1: disco de S7 glabro; 214-0: projeção apical de S7 reta em relação ao disco). Tanto *C. (Heterocentris)* como *C. (Hemisiella)* são grupos monofiléticos suportados por vários caracteres que permitem reconhecê-los como táxons independentes. Segundo Ayala (1998), *C. (Hemisiella)* é um subgênero que não possui sinapomorfias, pelo que não é possível reconhecê-lo como uma linhagem distinta de *C. (Heterocentris)*, sendo considerados por ele como sinônimos. Por outro lado, Michener (2000) argumenta que possivelmente *C. (Hemisiella)* é parafilético com relação a *C. (Heterocentris)*, o que não foi comprovado nesta análise. Os resultados obtidos mostram que *C. (Hemisiella)* (clado N°36) é um grupo monofilético suportado por duas sinapomorfias (112-1: placa basitibial com um entalhe na borda apical (Fig. 61); 154-1: trocâter posterior do macho com uma projeção em forma de espinho (Fig. 63)) e três homoplasias (50-1: superfície próxima do ocelo lateral com uma protuberância (Fig. 28); 162-1: garra posterior do macho com um tufo de pêlos ramificados (Fig. 71); 198-0: apódema das valvas arredondado), que permitem reconhecê-lo como um subgênero válido, independente e filogeneticamente próximo de *C. (Heterocentris)*.

Apesar de apenas ter sido utilizada uma espécie para representar o subgênero *C. (Heterocentris)*, este é um grupo com várias sinapomorfias que permitem reconhecê-lo como um grupo monofilético. Algumas destas características são: margem lateral posterior de T1 do macho projetada para trás, lateralmente, formando lobos, os quais estão cobertos por pêlos plumosos escuros de ápices dobrados paralelamente à superfície do tergo; superfície ventral do mesossoma das fêmeas com pêlos de ápice curvo, em forma de gancho; coxas médias e, principalmente, posteriores com cerdas longas, achatadas e de pontas arredondadas; carena superior interna da mandíbula elevada basalmente e labro modificado, com ápice recortado.

A linhagem irmã do “grupo *Trachina*” corresponde ao clado N°37, composto pelos grupos “*Wagenknechtia*” (clado N°38) e “*Melacentris*” (sensu stricto) (clado N°40), que é suportado apenas por um caráter homoplásico (160-0: basitarso posterior do macho sem concavidade longitudinal posterior), sendo este suporte um dos mais fracos da filogenia de Centridini. O “grupo *Wagenknechtia*” (clado N°38) é suportado

por uma sinapomorfia (133-1: placa pigidial vestigial) e três homoplasias (55-0: asas translúcidas com leve tom méleo (Figs. 42, 43, 44, 48, 49 e 50); 114-3: placa basitibial secundária com a margem apical côncava (Fig. 62); 179-1: projeção média dorsal do gonocoxito elevada apicalmente), agrupando as linhagens correspondentes ao subgênero *C. (Wagenknechtia)* e às espécies do “grupo *hyptidis*” (Vivallo 2004; Vivallo & Melo 2009). O clado correspondente ao subgênero *C. (Wagenknechtia)* (clado N°39), é suportado por duas sinapomorfias (145-1: T7 com a borda posterior da lâmina espicularis sigmóide (Fig. 88); 188-1: gonocoxito com uma projeção interna pré-apical (Fig. 98)) e oito homoplasias (25-0: área malar ampla e sub-retangular; 58-1: asa anterior sem pilosidade ou agrupada em áreas pequenas; 104-0: elaiospata anterior sem pêlos curvos internos; 109-3: esporão interno da tíbia posterior com pectinação longa e uniforme, mas com o ápice da raque liso; 144-0: T7 sem membrana apical na lâmina espicularis; 191-1: gonocoxito com uma projeção translúcida apical; 200-1: margem posterior de S7 com um emarginado amplo (Figs. 91 e 92); 212-1: base da projeção apical de S8 angulada). *Centris hyptidis* pertence a uma linhagem que inclui também as espécies *C. hyptidoides* e *C. thelyopsis* Vivallo & Melo, 2009 (Vivallo & Melo 2009), as quais compartilham características morfológicas únicas dentro do gênero *Centris*, tais como a forma quadrangular do trocânter anterior e médio em ambos os sexos e a condição vestigial do pente anterior secundário do elaiospata anterior nas fêmeas. Essas características correspondem a sinapomorfias que permitem reconhecer a linhagem composta por este grupo de espécies como um subgênero novo filogeneticamente próximo de *C. (Wagenknechtia)*. As espécies deste novo subgênero estão distribuídas em ambientes relativamente secos desde o nordeste do Brasil (Caatinga e Cerrado) até o centro do Paraguai e no norte da Argentina (Chaco) (Vivallo & Melo 2009), estando estreitamente relacionadas com algumas espécies de plantas secretoras de óleo, principalmente do gênero *Angelonia* (Plantaginaceae) (para uma lista completa das plantas visitadas pelas espécies deste grupo, incluindo registros de distribuição ver Vivallo & Melo 2009).

A quarta e última grande linhagem interna de *Centris* corresponde ao “grupo *Melacentris*” (clado N°40), que compreende as linhagens correspondentes aos subgêneros *C. (Ptilocentris)*, *C. (Ptilotopus)*, *C. (Aphemisia)* e *C. (Melacentris)* (incluindo *C. (Schisthemisia)*) e contendo as espécies de maior tamanho do gênero. Este grupo corresponde a um grupo monofilético que é suportado por apenas dois caracteres homoplásicos (91-1: perna anterior com pêlos modificados em forma de garras (Figs. 57

e 58); 163-1: superfície ventral do distitarso do macho com pêlos longos formando um pente (Fig. 71)). O clado correspondente ao subgênero *C. (Ptilocentris)* (clado N°41) é suportado por quatro homoplasias (29-1: labro tão ou mais longo do que largo (Fig. 36); 37-0: margem inferior do clípeo ultrapassando a tangente interorbital inferior (Fig. 36); 93-1: estrigilo com malo (Fig. 51); 198-0: apódema das valvas arredondado), correspondendo ao grupo-irmão do clado que inclui os subgêneros *C. (Ptilotopus)*, *C. (Melacentris)* e *C. (Aphemisia)* (clado N°42).

Apesar de apenas ter sido utilizada a espécie *Centris scopipes* para representar a linhagem correspondente ao subgênero *C. (Ptilotopus)*, este é um grupo monofilético com espécies morfológicamente bastante homogêneas e com os maiores exemplares do gênero. Algumas características (sinapomórficas) que permitem reconhecer o subgênero *C. (Ptilotopus)* são: labro com uma angulação longitudinal; área póstero-lateral superior do mesepisterno com um tubérculo forte na porção anterior inferior (normalmente, escondido sob a pilosidade); região lateral do vértice, atrás dos olhos, com feixe de cerdas flageliformes longas, mais longas que a pilosidade plumosa em torno; mesoscuto e escutelo com áreas glabras (em algumas espécies somente no escutelo); vértice, em vista frontal, distintamente projetado acima dos olhos (distância entre a margem do olho e a borda do vértice igual ou maior que o diâmetro de um ocelo); fêmea com placa basitibial simples e ápice do ferrão dentado.

O grupo irmão de *Centris (Ptilotopus)* corresponde à linhagem (clado N°43) composta pelos subgêneros *C. (Aphemisia)* (clado N°44) e *C. (Melacentris)*. *Centris (Aphemisia)* é suportado por uma sinapomorfia (18-1: terceiro dente pré-apical com uma projeção laminar em direção ao ângulo trimal (Fig. 32)) e três homoplasias (28-0: distância mínima entre o clípeo e o olho maior que a largura basal de F1; 182-1: gonocoxito com um processo apical na base do gonóstilo; 210-1: projeção pré-apical de S8 com expansão lateral em forma de lâmina). As espécies deste subgênero são relativamente uniformes na morfologia, apesar de apresentar uma vasta gama de coloração do integumento, principalmente no clípeo e no labro, bem como da pilosidade em ambos os sexos (Vivallo 2004). Por outro lado, *C. (Melacentris)* é um dos subgêneros com a maior riqueza de espécies, estando distribuídas em praticamente toda a região Neotropical, exceto no Chile (Moure *et al.* 2007a). Na presente análise, as quatro linhagens citadas por Vivallo (2004) foram reconhecidas, além da que representa a espécie *C. rhodoprocta* (ver comentários adicionais na seção “seleção dos terminais”), as que em conjunto formam um grupo parafilético com relação a *C. (Aphemisia)*. Os

resultados também corroboram a posição do subgênero *C. (Schisthemisia)*, representada pela espécie-tipo *Centris flavilabris*, como uma das linhagens internas mais derivadas de *C. (Melacentris)*. Embora este último subgênero (clado N°43) esteja suportado apenas por duas homoplasias (74-1: mesoscuto e escutelo com pêlos longos e grossos misturados com o resto da pilosidade ramificada; 170-0: macho com placa pigidial bem definida (Fig. 83)), neste trabalho se opta por reconhecer este subgênero em um sentido mais amplo, incluindo as linhagens correspondentes a *C. (Aphemisia)* e *C. (Schisthemisia)* como ramos internos, eliminando assim a parafilia de *C. (Melacentris)* como foi interpretado por Silveira *et al.* (2002). A opção oposta seria reconhecer *C. (Aphemisia)* e *C. (Schisthemisia)* como subgêneros válidos, este último em um sentido mais amplo para incluir a espécie *C. xanthocnemis*; considerar *C. (Melacentris)* em um sentido estrito (apenas contendo as espécies filogeneticamente próximas a *C. dorsata* (por exemplo, *C. discolor* Smith) e criar dois novos subgêneros para as linhagens representadas pelas espécies *C. rhodoprocta* e *C. obsoleta*. Esta classificação alternativa envolve mudanças taxonômicas significativas em um grande grupo de espécies com relações filogenéticas em parte desconhecidas (ao nível interespecífico), pelo que neste trabalho se escolhe a primeira opção, ou seja, considerar simplesmente *C. (Melacentris)* em um sentido mais amplo e reconhecendo *C. (Aphemisia)* e *C. (Schisthemisia)* como parte de suas linhagens internas.

Propostas à classificação de Centridini e Ericrocidini

Considerando os resultados obtidos na análise filogenética, propõem-se as seguintes alterações à taxonomia das tribos Centridini e Ericrocidini (tabela 7).

Tabela N°7: Modificações propostas à taxonomia das tribos Centridini e Ericrocidini com base nos resultados obtidos na análise filogenética.

Moure & Melo (2007) e Moure <i>et al.</i> (2007a)		Presente estudo	
Táxon	Subgênero	Subgênero	N° espécies*
<i>Centris</i>	<i>Centris</i>	<i>Centris</i>	34
	<i>Hemisiella</i>	<i>Hemisiella</i>	18
	<i>Heterocentris</i>	<i>Heterocentris</i>	8
	<i>Melacentris</i>	<i>Melacentris</i>	52
	<i>Aphemisia</i>	<i>Melacentris</i>	-
	<i>Paracentris</i>	<i>Paracentris</i>	59**
	<i>Penthemisia</i>	<i>Paracentris</i>	-
	<i>Ptilocentris</i>	<i>Ptilocentris</i>	9
	<i>Ptilotopus</i>	<i>Ptilotopus</i>	22
	<i>Trachina</i>	<i>Trachina</i>	17
	<i>Wagenknechtia</i>	<i>Wagenknechtia</i>	7
	<i>Xanthemisia</i>	<i>Paracentris</i>	-
	“grupo <i>hyptidis</i> ”	novo subgênero	3***
	<i>C. xanthomelaena</i>	<i>Paracentris</i>	<i>Paracentris</i>
<i>Epicharis</i>	<i>Parepicharis</i>	<i>Parepicharis</i>	3
	<i>Anepicharis</i>	<i>Anepicharis</i>	1
	<i>Cyphepicharis</i>	<i>Cyphepicharis</i>	1
	<i>Triepicharis</i>	<i>Triepicharis</i>	1
	<i>Epicharis</i>	<i>Epicharis</i>	4
	<i>Epicharana</i>	<i>Epicharana</i>	8
	<i>Hoplepicharis</i>	<i>Hoplepicharis</i>	4
	<i>Epicharitides</i>	<i>Epicharitides</i>	7
	<i>Epicharoides</i>	<i>Epicharoides</i>	6
	Ericrocidini	Gênero	
<i>Acanthopus</i>		<i>Acanthopus</i>	2
<i>Aglaomelissa</i>		<i>Aglaomelissa</i>	1
<i>Ctenioschelus</i>		<i>Ctenioschelus</i>	2
<i>Hopliphora</i>		<i>Hopliphora</i>	1
<i>Cyphomelissa</i>		<i>Cyphomelissa</i>	4
<i>Eurytis</i>		<i>Eurytis</i>	1
<i>Epiclopus</i>		<i>Epiclopus</i>	3
<i>Ericrocis</i>		<i>Ericrocis</i>	2
<i>Mesocheira</i>		<i>Mesocheira</i>	1
<i>Mesonychium</i>		<i>Mesonychium</i>	9
<i>Mesoplia</i>		<i>Mesoplia</i>	16

* Segundo Moure *et al.* (2007) para Centridini e Moure & Melo (2007a) para Ericrocidini.

** Incluindo *Centris ancashsumaq* Zanella & Vivallo, 2009.

*** Segundo Vivallo & Melo (2009).

Chaves para os táxons supra-específicos de Centridini

Chave para os subgêneros de *Centris*

1. Fêmeas 2
- Machos 16

2. Labro triangular 3
- Labro semicircular ou elipsóide 5

3. Labro geralmente com carena longitudinal; pêlos flageliformes presentes na área occipital; mesoscuto e/ou escutelo com áreas glabras bem definidas; placa basitibial primária coberta por abundante pilosidade, sem placa secundária *C. (Ptilotopus)*
- Labro sem carena longitudinal; pêlos flageliformes ausentes na área occipital; mesoscuto e escutelo com pilosidade uniforme, sem áreas glabras; placa basitibial primária glabra ou com pilosidade curta e esparsa, placa secundária presente 4

4. 3° dente pré-apical da mandíbula de ápice reto ou côncavo; mandíbula fortemente curvada apicalmente *C. (Melacentris) (em parte)*
- 3° dente pré-apical da mandíbula de ápice agudo; mandíbula levemente curvada apicalmente *C. (Ptilocentris)*

5. Área entre o ocelo lateral e o olho com uma protuberância; placa basitibial primária com entalhe na borda látero-basal posterior *C. (Hemisiella)*
- Área entre o ocelo lateral e o olho sem protuberância; placa basitibial primária sem entalhe na borda látero-basal posterior 6

6. Disco do clipeo geralmente com uma ou duas projeções em forma de chifre; labro com borda distal recortada; pilosidade ventral do mesossoma longa e de ápice curvo *C. (Heterocentris)*

- Disco do clipeo reto ou convexo, sem projeções; labro sem borda distal recortada; pilosidade ventral do mesossoma semelhante à presente na superfície dorsal e lateral, sem pêlos longos de ápice curvo 7
- 7. Palpo maxilar com 5 palpômeros 8
- Palpo maxilar com 3 ou 4 palpômeros 9
- 8. Placa basitibial secundária com borda distal côncava; T7 com borda distal sigmóide *C. (Wagenknechtia)*
- Placa basitibial secundária com borda distal convexa (se borda distal côncava, então sem elaiospatas nas pernas anteriores e médias); T7 sem borda distal sigmóide *C. (Paracentris) (em parte)*
- 9. Labro elipsóide; elaiospatas vestigiais ou ausentes .. *C. (Paracentris) (em parte)*
- Labro relativamente semicircular; elaiospatas presentes, bem desenvolvidos ou com o pente anterior secundário vestigial..... 10
- 10. Elaiospata anterior com pente anterior secundário vestigial, praticamente ausente; trocânter anterior com uma projeção laminar na borda superior novo subgênero (“grupo *hyptidis*”)
- Elaiospata anterior com pente anterior secundário bem desenvolvido; trocânter sem projeção laminar na borda superior 11
- 11. Palpo maxilar com 3 palpômeros *C. (Trachina) (em parte)*
- Palpo maxilar com 4 palpômeros 12
- 12. Mandíbula fortemente curvada no ápice *C. (Melacentris) (em parte)*
- Mandíbula levemente curvada no ápice 13
- 13. Flabelo arredondado com ápice projetado 14
- Flabelo elipsóide e sem projeção apical *C. (Trachina) (em parte)*

14. Mandíbula com os dentes dispostos irregularmente (segundo a concavidade interna do dente apical, em vista interna); placa pigidial com estreitamento pré-apical; pêlos flageliformes na área occipital **C. (*Paracentris*) (em parte)**
- Mandíbula com os dentes dispostos regularmente em semicírculo (vista interna); placa pigidial não estreitada pré-apicalmente; sem pêlos flageliformes na área occipital 15
15. Clípeo e labro pretos **C. (*Paracentris*) (em parte)**
- Clípeo com mancha amarela em forma de “Y” invertida; labro completamente amarelo ou com mancha amarela basal **C. (*Centris*)**
16. Fêmur e tíbia posterior muito desenvolvidos, nunca cilíndricos 17
- Fêmur e tíbia posterior normalmente desenvolvidos, geralmente cilíndricos ... 23
17. Fêmur posterior com projeção em forma de dente na superfície posterior; tíbia posterior com uma projeção em forma de dente na borda anterior
..... **C. (*Trachina*)**
- Fêmur e tíbia posteriores sem projeções 18
18. Mesoscuto e/ou escutelo com áreas glabras bem definidas **C. (*Ptilotopus*)**
- Mesoscuto e/ou escutelo sem área glabras bem definidas ou se presentes, reduzidas nas gibas do escutelo 19
19. Basitarso posterior com projeção em forma de dente na margem posterior 20
- Basitarso posterior sem projeção na margem posterior 21
20. Flabelo de forma relativamente circular, sem projeção na margem anterior; área lateral de T1 projetada para trás e coberta por pilosidade curta e densa
..... **C. (*Heterocentris*)**
- Flabelo retangular e com projeção em forma de retângulo na margem anterior; área lateral de T1 não projetada posteriormente e coberta com pilosidade semelhante à presente no restante do tergo **C. (*Hemisiella*)**

21. Trocânter anterior com projeção laminar na margem superior
 **novo subgênero (“grupo *hyptidis*”)**
 - Trocânter anterior sem projeção laminar na margem superior 22
22. Mandíbula fortemente curvada apicalmente; 2º dente pré-apical de ápice reto ou
 côncavo (se agudo, então clípeo e labro pretos); flabelo elipsóide sem projeção
 na margem anterior; pêlos flageliformes na região occipital ausentes; abelhas
 com mais de 20 (mm) de comprimento ***C. (Melacentris)***
 - Mandíbula levemente curvada apicalmente; 2º dente pré-apical de ápice agudo
 ou arredondado; flabelo arredondado e com uma projeção na margem anterior
 longa; pêlos flageliformes presentes, porém curtos, na região occipital; abelhas
 com menos de 20 (mm) de comprimento ***C. (Paracentris) (em parte)***
23. Labro triangular; metassoma coberto por abundante pilosidade longa, densa e
 ramificada (pelo menos nos últimos tergos) ***C. (Ptilocentris)***
 - Labro semicircular; metassoma com pilosidade relativamente curta, não muito
 densa e em geral distribuída uniformemente nos tergos 24
24. Flabelo arredondado com projeção apical longa 25
 - Flabelo elipsóide com ou sem projeção curta e aguda, circular ou elipsóide sem
 projeção 26
25. Gonocoxito com projeção média dorsal; sem projeção semelhante na área ventral
 ***C. (Paracentris) (em parte)***
 - Gonocoxito sem projeção média dorsal, mas com uma projeção média na
 superfície ventral ***C. (Centris)***
26. Gonocoxito com pêlos gigantes ramificados; metade apical do gonocoxito sem
 papilas ***C. (Paracentris) (em parte)***
 - Gonocoxito sem pêlos gigantes ramificados; metade apical do gonocoxito com
 papilas ***C. (Wagenknechtia)***

Chave para os subgêneros de *Epicharis*

1. Fêmeas 2
- Machos 10

2. Placa basitibial com placa secundária; pêlos flageliformes longos, quase atingindo as tégulas 3
- Placa basitibial simples; pêlos flageliformes curtos, não atingindo as tégulas 5

3. Superfície externa do basitarso posterior com fileira pré-apical de pêlos grossos, achatados e curvados, com largura maior do que os apicais; S6 com área triangular central elevada 4
- Superfície externa do basitarso posterior sem fileira pré-apical de pêlos grossos, achatados e curvados, com a largura muito maior do que os apicais; S6 sem uma área triangular central elevada *E. (Hoplepicharis)*

4. Distância entre o extremo superior da carena frontal e o ocelo médio maior que o diâmetro do ocelo médio (vista lateral); carenas clipeais geralmente curvadas internamente; pilosidade de T5 geralmente simples; margem lateral da placa pigidial relativamente reta *E. (Epicharis)*
- Distância entre o extremo superior da carena frontal e o ocelo médio menor que o diâmetro do ocelo médio (vista lateral); carenas clipeais geralmente curvadas externamente; pilosidade de T5 com ramificação curta e fina; margem lateral da placa pigidial sinuosa *E. (Epicharana)*

5. Escutelo uniformemente convexo, sem projeções nem gibas, geralmente com áreas amarelas; placa basitibial marrom escura com ou sem mancha amarela central; superfície pré-apical de T5 relativamente glabra e brilhante; abelhas de tamanho médio, com menos de 20 (mm) de comprimento 6
- Escutelo com carenas semicirculares ou projeções em forma de giba, nunca de cor amarela; placa basitibial uniformemente marrom escura ou preta; abelhas grandes, com mais de 20 (mm) de comprimento 7

6. Região pré-occipital com carena transversal; placa basitibial sem mancha amarela central; basitarso posterior arredondado ou elipsóide
 ***E. (Epicharitides)***
- Região pré-occipital normalmente arredondada, sem carena transversal; placa basitibial com mancha amarela central; basitarso posterior relativamente retangular ***E. (Epicharoides)***
7. Escutelo com duas projeções em forma de giba ***E. (Cyphepicharis)***
- Escutelo com duas carenas semicirculares 8
8. Palpo maxilar com dois palpômeros; elaiospata da perna média com pêlos internos em forma de gancho imediatamente posteriores ao pente anterior primário; 9
- Palpo maxilar com três palpômeros; elaiospata da perna média sem pêlos internos em forma de gancho imediatamente posteriores ao pente anterior primário; ***E. (Triepicharis)***
9. F1 pedunculado; superfície do escutelo com uma cavidade longitudinal ***E. (Anepicharis)***
- F1 não pedunculado; superfície do escutelo sem cavidade longitudinal
 ***E. (Parepicharis)***
10. Placa pigidial ausente ou definida apenas apicalmente 11
- Placa pigidial bem definida por carenas laterais 13
11. Coxa anterior com prolongamento laminar na união com o trocânter; margem anterior do basitarso posterior com quilha longitudinal ou inerme; perna posterior com pilosidade normal, não assemelhando-se a uma escopa 12
- Coxa anterior sem prolongamento laminar na união com o trocânter; margem anterior do basitarso posterior com dente sub-basal, nunca com quilha; pernas posteriores com pilosidade longa e densa assemelhando-se a uma escopa
 ***E. (Hoplepicharis)***

12. Margem anterior do basitarso posterior com quilha *E. (Epicharana)*
 - Margem anterior do basitarso posterior inerme, sem modificações
 *E. (Epicharis)*
13. Escutelo uniformemente convexo, sem projeções; margem anterior do basitarso anterior inerme, sem projeção em forma de dente; corpo geralmente com desenhos amarelos no metassoma e/ou nas pernas; abelhas de tamanho médio, com menos de 20 (mm) de comprimento 14
 - Escutelo com carenas semicirculares ou com projeções em forma de giba; margem anterior do basitarso com projeção em forma de dente; corpo com desenhos amarelos reduzidos ou ausentes; abelhas de tamanho grande, com mais de 20 (mm) de comprimento 15
14. Esporão da tibia média não alargado na parte central e com dentes longos; placa pigidial larga, cobrindo quase totalmente T7 *E. (Epicharoides)*
 - Esporão da tibia média alargado no meio e com dentes curtos; placa pigidial não alargada e de forma triangular *E. (Epicharitides)*
15. Escutelo com duas projeções em forma de giba *E. (Cyphepicharis)*
 - Escutelo com duas carenas semicirculares 16
16. Palpo maxilar com 3 palpômeros *E. (Triepicharis)*
 - Palpo maxilar com 2 palpômeros 17
17. F1 mais curto que o escapo; segundo palpômero maxilar relativamente cilíndrico; pernas posteriores cobertas com abundante pilosidade assemelhando-se a uma escopa; margem anterior do basitarso posterior com a projeção em forma de dente evidente e bem desenvolvida *E. (Parepicharis)*
 - F1 mais longo que o escapo e mais longo que F2 e F3 juntos; segundo palpômero maxilar relativamente plano; pernas posteriores com pilosidade curta e pouco densa, não se assemelhando a uma escopa; margem anterior do basitarso posterior com a projeção em forma de dente curta, pouco desenvolvida
 *E. (Anepicharis)*

Chave para os gêneros de *Ericrocidini*

1. Superfície lateral do escapo com pêlos brancos, longos e ramificados, contrastando com o resto da pilosidade presente (se houver); T1 apicalmente angulado em vista lateral 2
 - Escapo com pilosidade uniforme; T1 apicalmente arredondado em vista lateral ..
..... 4

2. Área anterior de T1 em vista dorsal, convexa; escutelo com duas projeções laminares que se estendem sobre T1 *Mesocheira*
 - Área anterior de T1 em vista dorsal bicôncava; escutelo não projetado sobre T1
..... 3

3. Margem distal do labro com carena pré-apical; região omaular arredondada e sem carena. Macho: antenas ultrapassam o extremo distal do metassoma
..... *Ctenioschelus*
 - Margem distal do labro sem carena pré-apical; região omaular angulada e carenada. Macho: antenas não ultrapassam o metassoma *Aglaomelissa*

4. Perna anterior com o segundo e terceiro tarsômeros com pêlos curtos, grossos e curvados em forma de garras 5
 - Perna anterior com o segundo e terceiro tarsômero com pilosidade normal 8

5. Pernas posteriores desproporcionalmente longas quando comparadas com as anteriores e as médias; basitarso médio sem projeção apical em forma de dente. Fêmea: placa pigidial definida apenas apicalmente *Acanthopus*
 - Pernas posteriores de tamanho proporcional ao das anteriores e médias; basitarso médio com projeção distal em forma de dente. Fêmea: placa pigidial definida completamente por carenas laterais 6

6. Borda apical do labro coberta pela pilosidade, não permitindo ver o integumento 7
 - Borda apical do labro não coberta pela pilosidade, permitindo ver o integumento
..... *Eurytis*

7. 3ª célula submarginal fortemente acuminada; fêmur posterior com a margem apical da superfície externa fortemente engrossada e projetada sobre a base da tíbia. Fêmea: placa pigidial terminando em ponta estreita e fortemente curvada apicalmente em direção dorsal *Cyphomelissa*
- 3ª célula submarginal levemente acuminada; fêmur posterior com a margem apical não modificada. Fêmea: placa pigidial apicalmente arredondada e levemente curvada em direção dorsal *Hopliphora*
8. Distitarsos médios e posteriores com pilosidade lateral grossa e curta, contrastando com o restante da pilosidade do tarso; olhos dorsalmente divergentes 9
- Distitarsos médios e posteriores com pilosidade uniforme; olhos dorsalmente convergentes 10
9. Corpo coberto com pilosidade marrom escura, com áreas de pêlos brancos mesclados no mesossoma (incluindo as pernas) e metassoma. Macho: S4 exposto *Ericrocis*
- Corpo coberto com pilosidade variável, geralmente, se existem manchas de pêlos brancos, o restante da pilosidade não é marrom. Macho: S4 oculto
..... *Mesonychium*
10. Superfície dorsal do mesossoma e T1 cobertos por pilosidade longa, esbranquiçada e densa; tubérculos do escutelo cobertos pela pilosidade. Macho: S5 exposto *Epiclopus*
- Superfície dorsal da mesossoma com pêlos curtos, a maioria simples, não muito densos e geralmente da mesma cor que os presentes no resto do mesossoma e T1; escutelo com tubérculos expostos. Macho: S5 oculto *Mesoplia*

REFERÊNCIAS

- Aguiar, C. M. L., 2003. Flower visits of *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae) in an area of Caatinga (Bahia, Brazil). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** **38**: 41-45.
- Aguiar, C. M. L. & M. C. Gaglianone, 2003. Nesting biology of *Centris* (*Centris*) *aenea* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Revista Brasileira de Zoologia** **20**(4): 601-606.
- Aguiar, C. M. L., F. C. V. Zanella, C. F. Martins & C. A. L. Carvalho, 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na Caatinga para obtenção de recursos florais. **Neotropical Entomology** **32**(2): 247-259.
- Alcock, J., 1976. The social organization of male populations of *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Psyche** **83**(2): 121-131.
- Alcock, J., 1979. The relation between female body size and provisioning behavior in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **52**(3): 623-632.
- Alcock, J., 1989. Size variation in the anthophorid bee *Centris pallida*: new evidence on its long-term maintenance. **Journal of the Kansas Entomological Society** **62**(4): 484-489.
- Alcock, J., 1995. Persistent size variation in the anthophorinae bee *Centris pallida* (Apidae) despite a large male mating advantage. **Ecological Entomology** **20**: 1-4
- Alcock, J. & S. Buchmann, 1985. The significance of post-insemination display by male *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Zeitschrift für Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology** **68**(3): 231-243.

Alcock, J., C. E. Jones & S. Buchmann, 1976. The nesting behavior of three species of *Centris* bees (Hymenoptera: Anthophoridae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **49**: 469-474.

Alcock, J., C. E. Jones & S. Buchmann, 1977. Male mating strategies in the bee *Centris pallida* Fox (Anthophoridae: Hymenoptera). **The American Naturalist** **97**(3): 145-155.

Alexander, B. & J G. Rozen, 1987. Ovaries, ovarioles, and oocytes in parasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). **Pan-Pacific Entomologist** **63**(2): 155-164.

Alves-dos-Santos, I., M. C. Gaglianone, S. R. C. Naxara & M. S. Engel, 2009. Male sleeping aggregations of solitary oil-collecting bees in Brazil (Centridini, Tapinotaspidini, and Tetrapediini; Hymenoptera: Apidae). **Genetics and Molecular Research** **8**(2): 515-524.

Ascher, J. S., B. N. Danforth & S. Ji, 2001. Phylogenetic utility of the major opsin in bees (Hymenoptera: Apoidea): a reassessment. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **19**(1): 76-93.

Ayala, R. 1998. **Sistemática de los taxa supraespecíficos de las abejas de la tribu Centridini (Hymenoptera: Anthophoridae)**. Tese de Doutorado. Universidad Autónoma de México, México, D. F. iv+180 pp.

Ayala, R. 2002. Two new subgenera of bees in the genus *Centris* (Hymenoptera: Apidae). **Scientific Papers Natural History Museum, The University of Kansas** **25**: 1-8.

Azevedo, A. A. & F. A. Silveira, 2005. Two new species of *Centris* (*Trachina*) Klug, 1807 (Hymenoptera: Apidae) from the state of Minas Gerais, Brazil, with a note on *Centris pachysoma* Cockerell, 1919. **Lundiana** **6**(1): 41-48.

Batra, S. & J. Schuster, 1977. Nests of *Centris*, *Melissodes* and *Colletes* in Guatemala (Hymenoptera: Apoidea). **Biotropica** **9**(2): 135-138.

Bennett, F., 1964. Notes on the nesting site of *Centris derasa* (Hymenoptera: Apoidea). **Pan-Pacific Entomologist** **40**(2): 125-128.

Bohart, G. E., 1970. The evolution of parasitism among bees. **Utah State University 41st Honor Lecture, The Faculty Association** 1-30.

Brèthes. J., 1909. Notas Himenopterológicas. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires** **12**: 219-223.

Buchmann, S., 1991. Effects of temperature on wingbeat frequency in the solitary bee *Centris caesalpiniae* (Anthophoridae: Hymenoptera). **Journal of the Kansas Entomological Society** **64**(1): 107-109.

Buchmann, S., 2004. **Aspects of Centridine biology (*Centris* spp.) importance for pollination, and use of *Xylocopa* spp. as greenhouse pollinators of tomatoes and other crops.** *Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination.* Fortaleza. (Freitas B. M. & O. Pereira, eds.), pp. 203-211.

Buschini, M. L. T. & L. L. Wolff, 2006. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith in Southern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Brazilian Journal of Biology** **66**(4): 1091-1101.

Callan, E., 1977. Observations on *Centris rufosuffusa* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae) and its parasites. **Journal of Natural History** **11**: 127-135.

Camargo, J., R. Zucchi & F. Sakagami, 1975. Observations on the bionomics of *Epicharis (Epicharana) rustica flava* (Olivier) including notes on its parasite, *Rhathymus* sp. (Hym. Apoidea: Anthophoridae). **Studia Entomologica** **18**: 313-340.

Cameron, P. 1903. Descriptions of new species of Hymenoptera taken by Mr. Edward Whymper on the "higher Andes of the Equator". **Transactions of the American Entomological Society** **29**: 225-238.

Cameron, S. A., 1991. **A new tribal phylogeny of the Apidae inferred from mitochondrial DNA sequences.** *Diversity in the genus Apis* (Smith, D. R. Ed.), Westview Press, Boulder, CO. pp. 71–87.

Cameron, S. A. 1993. Multiple origins of advanced eusociality in bees inferred from mitochondrial DNA sequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 90:** 8687-8691.

Cameron, S. A. & P. Mardulyn, 2001. Multiple molecular data suggest independent origins of highly eusocial behavior in bees (Hymenoptera: Apinae). **Systematic Biology 50(2):** 194-214.

Camillo, E., C. Garófalo & J. Serrano, 1993. Hábitos de nidificação de *Melitoma segmentaria*, *Centris collaris*, *Centris fuscata* e *Paratretapedia gigantea* (Hymenoptera, Anthophoridae). **Revista Brasileira de Entomologia 37(1):** 145-156.

Cane, J. H. & R. Brooks, 1983. Dufour's gland lipid chemistry of three species of *Centris* bees (Hymenoptera: Apoidea, Anthophoridae). **Comparative Biochemistry and Physiology 78B(4):** 895-897.

Cardinal, S. & L. Packer, 2007. Phylogenetic analysis of the corbiculate Apinae based on morphology of the sting apparatus (Hymenoptera: Apidae). **Cladistics 23(2):** 99-118.

Chappel, M., 1984. Temperature regulation and energetics of the solitary bee *Centris pallida* during foraging and intermale mate competition. **Physiological Zoology 57:** 215-225.

Chemsak, J., 1985. Observations on adult behavior of *Centris flavofasciata* Friese (Hymenoptera: Anthophoridae). **Pan-Pacific Entomologist 6(3):** 265.

Chiappa, E., 1998. Redescrición de *Centris rodophthalma* Pérez, 1911 (Hymenoptera: Anthophoridae) y clave para las especies del género de la III y IV Regiones de Chile. **Acta Entomológica Chilena 22:** 87-96.

Chiappa, E. & H. Toro, 1994. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). II parte: nidificación y estados inmaduros. **Revista Chilena de Entomología 21**: 99-115.

Chiappa, E. & S. Rodríguez, 2001. Observaciones preliminares de la conducta de visita de *Centris rodophthalma* Pérez (Hymenoptera: Anthophoridae) sobre especies de *Adesmia* (Fabaceae) en la IV Región de Chile. **Acta Entomológica Chilena 25**: 13-19.

Chiappa, E. 2000. Estados inmaduros, celdilla y capullo de *Centris rodophthalma* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Neotropica 46**: 19-25.

Chiappa, E., R. Bascuñán & S. Rodríguez, 2000. Nidificación, conducta de machos de *Centris (Wagenknechtia) rodophthalma* Pérez (Hymenoptera: Anthophoridae) y comparación con otras especies chilenas del género. **Acta Entomológica Chilena 24**: 19-28.

Chiappa, E., S. Rodríguez & R. Bascuñán, 2000. Preferencia y manipulación floral de *Centris rodophthalma* Pérez (Hymenoptera: Anthophoridae). **Gayana 64(2)**: 133-138.

Cockerell, T. D. A., 1899a. Notes on the nomenclature of some Hymenoptera. **Entomologist 32**: 14.

Cockerell, T. D. A., 1899b. Catálogo de las abejas de México. **México: Secretaría de Fomento** 3-20 pp.

Cockerell, T. D. A., 1906a. The North American bees of the family Anthophoridae. **Transactions of the American Entomological Society 32**: 63-116.

Cockerell, T. D. A., 1906b. The bees of New Mexico. **Transactions of the American Entomological Society 32**: 289-314.

Cockerell, T. D. A. & E. Atkins, 1902. Contributions from the New Mexico Biological Station-XIII. On the bees of the family Nomadidae of Ashmead. **Annals and Magazine of Natural History 10(7)**: 40-46.

Cockerell, T. D. A. & W. W. Robbins, 1910. An introduction to the study of Rocky Mountain bees. **University of Colorado Studies** 7: 179-195.

Cockerell, T. D. A. & W. P. Cockerell, 1901. Contributions from the New Mexico Biological Station IX. On certain genera of bees. **Annals and Magazine of Natural History** 7(7): 46-50.

Cooperband, M., R. Wharton, G. Frankie & S. Vinson, 1999. New host and distribution records for *Leucospis* (Hymenoptera: Leucospidae) associated primarily with nests of *Centris* (Hymenoptera: Anthophoridae) in the forest of Costa Rica. **Journal of Hymenoptera Research** 8(2): 154-164.

Costa, M. A., M. A. Del Lama, G. A. R. Melo & W. S. Sheppard, 2003. Molecular phylogeny of the stingless bees (Apidae, Apinae, Meliponini) inferred from mitochondrial 16S rDNA sequences. **Apidologie** 34: 73-84.

Couto, R. M. & E. Camillo, 2007. Influência da temperatura na mortalidade de imaturos de *Centris (Heterocentris) analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre** 97(1): 51-55.

Coville, R., G. Frankie & S. Vinson, 1983. Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera: Anthophoridae) with a review of the nesting habits of the genus. **Journal of the Kansas Entomological Society** 56(2): 109-122

Coville, R., G. Frankie, S. Buchmann, S. Vinson & H. Williams, 1986. Nesting and male behavior of *Centris heithausi* (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica with chemical analysis of the hindleg glands of males. **Journal of the Kansas Entomological Society** 59(2): 325-336.

Cresson, E. T., 1865. On the Hymenoptera of Cuba. **Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia** 4: 1-200.

Danforth, B. N., J. Fang & S. Sipes, 2006. Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **39**: 358-372.

De la Hoz, E., 1970. Estudio de variación de genitalia en *Centris* (Hym. Apoidea). **Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso** **3**: 129-134.

Dominique, J., 1898. Coup d'oeil sur les melifères sud-américaines du muséum de Nantes. **Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'ouest de la France** **8**: 57-65.

Dórea, M. C., F. A. R. Dos Santos, L. C. L. Lima & L. E. R. Figueroa, 2009. Análise polínica do resíduo pós-emergência de *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae, Centridini). **Neotropical Entomology** **38**(2): 197-202.

Drummont, P., D. A. Silva & B. F. Viana, 2008. Ninhos de *Centris* (*Heterocentris*) *terminata* Smith (Hymenoptera: Apidae, Centridini) em fragmentos de Mata Atlântica Secundária, Salvador, BA. **Neotropical Entomology** **37**(3): 239-246.

Ducke, A., 1901. Beobachtungen über Blütenbesuch, Erschennungszeit etc. der bei Pará vorkommenden Bienen. **Zeitschrift für Systematische Hymenopterologie und Dipterologie** **1**(2): 49-67.

Ducke, A., 1902. Beobachtungen über Blütenbesuch, Erscheinungszeit etc. der bei Pará vorkommender Bienen. **Allgemeine Zeitschrift für Entomologie** **7**: 360-368.

Ducke, A., 1908. Contribution à la connaissance de la faune Hyménoptérologique du Nord-Est du Brésil. Hyménoptères récoltés dans l'État de Ceara en 1908. **Revue d'Entomologie** **27**(6): 57-87.

Emery, C., 1909. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. **Biologisches Centralblatt** **29**(11): 352-362.

Engel, M. S., 2001. A monograph of the baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** **259**: 1-192.

Engel, M. S., C. D. Michener & M. Rightmyer, 2004a. The cleptoparasitic bee tribe Rhathymini (Hymenoptera: Apidae): description of a new genus and a tribal review. **Journal of Hymenoptera Research** **13**(1): 1-12.

Engel, M. S., C. D. Michener & M. Rightmyer, 2004b. A replacement name for the cleptoparasitic bee genus *Rhathymodes* (Hymenoptera: Apidae). **Journal of Hymenoptera Research** **13**(2): 316.

Fabricius, J. C., 1804. **Systema Piezatorum**. Braunschweig, 439 + 30 pp.

Franco, A. & C. Cruz-Landim, 1999. Ocorrência e morfologia de glândulas nas pernas de *Centris* e *Epicharis* (Hymenoptera, Anthophoridae). **Revista Brasileira de Zoologia** **16**(2): 1-10.

Frankie, G. W., S. B. Vinson & R. Coville, 1980. Territorial behavior of *Centris adani* and its reproductive function in the Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Anthophoridae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **53**(4): 837-857.

Frankie, G. W., S. B. Vinson, L. E. Newstrom & J. F. Barthell, 1988. Nest site and habitat preferences of *Centris* bees in the Costa Rican dry forest. **Biotropica** **20**(4): 301-310.

Freitas, B. M. & P. Pereira, 2004. **Crop consortium to improve pollination: Can west indian cherry (*Malpighia emargina*) attract *Centris* bees to pollinate cashew (*Anacardium occidentale*)?. *Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination*. Fortaleza. (Freitas B. M. & O. Pereira, eds.), pp. 193-201.**

Freitas, B. M. & R. J. Paxton, 1998. A comparison of two pollinators: the introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil. **Journal of Applied Ecology** **35**: 109-121.

Freitas, B. M., J. E. Alves, G. F. Brandão & Z. B. Araujo, 1999. Pollination requirements of West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. **Journal of Agricultural Science** **133**(3): 303-311.

Friese, H., 1900. Monographie der Bienengattung *Centris* (s. lat.). **Annalen des K. K. Naturhistorischen Hofmuseums [Wien]** **15**: 237-350.

Gaglianone, M. C., 2001. **Bionomia de *Epicharis*. associações com Malpighiaceae e uma análise filogenética e biogeográfica das espécies dos subgêneros *Epicharis* e *Epicharana* (Hymenoptera, Apidae, Centridini)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil.

Gaglianone, M. C., 2001. Nidificação e forrageamento de *Centris (Ptilotopus) scopipes* Friese (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **18**(1): 107-117.

Gaglianone, M. C., 2003. **Abelhas da tribo Centridini na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae**. *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESCO, Brasil, (Melo, G. A. R. & I. Alves-dos-Santos, eds.), pp. 279-284.

Gaglianone, M. C., 2005. Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** **40**(3): 191-200.

Gilliam, M., S. L. Buchmann & B. J. Lorenz, 1984. Microbial-flora of the larval provisions of the solitary bees, *Centris pallida* and *Anthophora*. **Apidologie** **15**(1): 1-10.

Gilliam, M., S. L. Buchmann, B. J. Lorenz & R. J. Schmalzel, 1990. Bacteria belonging to the genus *Bacillus* associated with three species of solitary bees. **Apidologie** **21**: 99-105.

Gilliam, M., D. W. Roubik & B. J. Lorenz, 1990. Microorganisms associated with pollen honey, and brood provisions in the nest of a stingless bee, *Melipona fasciata*. **Apidologie** **21**: 89-97.

Gimenes, M., 2007. As interações entre abelhas Centridini e as flores na caatinga se mantém na restinga? **Cadernos de Cultura e Ciência** **2**(2): 13-14.

Goloboff, P. A. 1993a. Estimating character weights during tree search. **Cladistics** **9**: 83-91.

Goloboff, P. A. 1993b. **Nona, versão 2.0**. Programa distribuído pelo autor. Fundación e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Goloboff, P. A. 1993c. **Pee-Wee, versão 3.0**. Programa distribuído pelo autor. New York.

Goloboff, P. A., J. M. Carpenter, J. S. Arias & D. R. Miranda, 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics** **24**: 758-773.

Gonçalves, R. B. & G. A. R. Melo, 2005. Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae sensu lato). **Revista Brasileira de Zoologia** **22**(1): 153-159.

González, V., M. Ospina, E. Palacios & E. Trujillo, 2007. Nesting habitats and rates of cell parasitism in some bee species of the genera *Ancyloscelis*, *Centris* and *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae) from Colombia. **Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle** **8**(2): 23-29.

Griswold, T., P. E. Hanson & I. Alves-dos-Santos, 2006. **Las abejas**. *Hymenoptera del Neotrópico*. Memoirs of the American Entomological Institute, (Hanson, P. E. & I. D. Gauld, eds.). Vol. 77, pp: 734-785.

Guerino, A. C. & C. Cruz-Landim, 2003. Ocorrência e morfologia de glândulas tegumentares no abdome de algumas abelhas (Hymenoptera: Apidae): um estudo comparado. **Neotropical Entomology** **32**(2): 261-267.

Hanson, P. E. & A. S. Menke, 2006. **Las avispas apoideas: Ampulicidae, Specidae, Crabronidae.** *Hymenoptera del Neotrópico*. Memoirs of the American Entomological Institute, (Hanson, P. E. & I. D. Gauld, eds.). Vol. 77, pp: 694-733.

Hiller, B. & D. Wittmann, 1994. Seasonality, nesting biology and mating behavior of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii*. **Biociências** **2**(1): 107-124.

Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1990. **The Ants.** Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

Jesús, B. M. V. & C. A. Garófalo, 2000. Nesting behaviour of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Apidologie** **30**1: 503-515.

Kawakita, A., T. Sota, M. Ito, J. S. Asher, H. Tanaka, M. Kato & D. W. Roubik, 2004. Phylogeny, historical biogeography, and character evolution in bumble bees (*Bombus*: Apidae) based on simultaneous analysis of three nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **31**: 799-804.

Klimov, P. B. & B. M. Oconnor, 2007. Ancestral area analysis of Chaetodactylid mites (Acari: Chaetodactylidae) with description of a new early derivative genus and six new species from the Neotropics. **Annals of the Entomological Society of America** **100**(6): 810-829.

Klimov, P. B., S. B. Vinson & B. M. Oconnor, 2007. Acarinaria in associations of apid bees (Hymenoptera) and caetodactylid (Acari). **Invertebrate Systematics** **21**: 109-136.

Klug, J. 1807. Kritische Revision der Bienengattungen in Fabricius neuem Piezatensteme mit Berücksichtigung der Kirbyschen Bienefamilien und Illiger's Bemerkunde zu Kirbys Monographie. **Magazin für Insektenkunde** **6**: 200-228.

Klug, J. 1810. Einige neue Piezatengattungen. **Magazin Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin** 4: 31- 45.

Latreille, P. A. 1810. **Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides et des Insectes avec un tableau méthodique de leurs genres disposés en familles** 444 pp. Paris: Schoell.

Laroca, S., D. T. R. Santos & D. L. Schwartz Filho, 1993. Observations on the nesting biology of three Brazilian centridine bees: *Melanocentris dorsata* (Lepeletier 1841), *Ptilotopus sponso* (Smith 1854) and *Epicharitides obscura* (Friese 1899) (Hymenoptera Anthophoridae). **Tropical Zoology** 6(1): 153-163.

Lepeletier, A. L. M., 1841. **Histoire Naturelle des Insectes-Hyménoptères [vol. 2]**. Paris: Roret, 680 pp.

Lutz, F. & T. D. A. Cockerell, 1920. Notes on the distribution and bibliography of North American bees of the families Apidae, Meliponidae, Bombidae, Euglossidae and Anthophoridae. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 42: 491-641.

Magunacelaya, J. C., 1981. Mecanismo de fijación mandibular en la cópula de *Centris mixta* Friese (Hymenoptera: Anthophoridae). **Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso** 14: 225-228.

Mardulyn, P., & S. A. Cameron, 1999. The major opsin in bees (Insecta: Hymenoptera): A promising nuclear gene for higher level phylogenetics. **Molecular Phylogenetics & Evolution** 12: 168-176.

Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. **Scientific Papers of the Natural History Museum of the University of Kansas** 14: 1-55.

Melo, G. A. R. & R. B. Gonçalves, 2005. Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae sensu lato). **Revista Brasileira de Zoologia** 22(1): 153-159.

Mendes, F. N. & M. M. C. Rêgo, 2007. Nidificação de *Centris* (*Hemisiella*) *tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) em ninhos-armadilha no Nordeste do Maranhão, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 51(3): 382-288.

Michener, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 82(6): 151-326.

Michener, C. D. 1951. Subgeneric groups of *Hemisia*. (Hymenoptera, Apoidea). **Journal of the Kansas Entomological Society** 24: 1-11.

Michener, C. D. 1954. Bees of Panama. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 104: 1-176.

Michener, C. D. 1957. Proposed designation under the plenary powers of a type species in harmony with accustomed usage for the genus “*Centris*” Fabricius, 1804, and propose validation under the same powers of the specific name “*dimidiata*” Fabricius 1793, as published in the combination “*Apis dimidiata*” (Class Insecta, Order Hymenoptera). **Bulletin of the Zoological Nomenclature** 13(9): 287-291

Michener, C. D. 1965. A classification of the bees of the Australian and South Pacific Regions. **American Museum of Natural History, Bulletin** 130: 1-362.

Michener, C. D. 1979. Biogeography of the bees. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 66: 277-347.

Michener, C. D. 1997. Genus-group names of bees and supplemental family-group names. **Scientific Papers, Natural History Museum, University of Kansas** 1: 1-81.

Michener, C. D. 2000. **The bees of the World**. 1st Edition, The John Hopkins University Press, Baltimore, 913 pp.

Michener, C. D. 2007. **The bees of the World**. 2nd Edition, The John Hopkins University Press, Baltimore, 953 pp.

Michener C. D. & A. Fraser, 1978. A comparative anatomical study of mandibular structure in bees. **The University of Kansas Science Bulletin** **51**(14): 463-482.

Michener, C. D., R. J. McGinley & B. N. Danforth, 1994. **The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea)**. Washington, Smithsonian Institution.

Morato, E. F., M. V. B. Garcia & L. A. O. Campos, 1999. Biologia de *Centris* Fabricius (Hymenoptera, Anthophoridae, Centridini) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central. **Revista Brasileira de Zoologia** **16**(4): 1213-1222.

Moure, J. S., 1945a. Notas sobre os Epicharitina. (Hymenopt., Apoidea). **Revista de Entomologia** **16**(3): 293-314.

Moure, J. S., 1945b. Apoidea da Coleção do Conde Barbiellini. II. (Hym. Apoidea). **Revista de Entomologia** **16**(3): 394-414.

Moure, J. S., 1946. Notas sobre as mamangabas. **Boletim Agrícola** **4**: 21-50.

Moure, J. S., 1947. Novos agrupamentos genéricos e algumas espécies novas de abelhas sul-americanas. **Museu Paranaense Publicações Avulsas** **3**: 1-37.

Moure, J. S., 1950. Alguns agrupamentos novos de abelhas neotropicais. **Dusenía** **1**(6): 385-396.

Moure, J. S., 1958. On the bee genus *Cyphomelissa* (Hymen., Apoidea). **Entomological News** **69**: 191-194.

Moure, J. S., 1959. Notas sobre abelhas do gênero *Epicharis* (Hym., Apoidea). **Studia Entomologica** **2**(1-4): 119-127.

Moure, J. S., 1960a. Abelhas da Região Neotropical descritas por G. Gribodo (Hymenoptera: Apoidea). **Boletim da Universidade do Paraná, Zoologia** **1**: 1-18.

Moure, J. S., 1960b. Notas sôbre os tipos de abelhas do Brasil descritas por Perty em 1833 (Hymenoptera-Apoidea). **Boletim da Universidade do Paraná, Zoologia** 6: 1-23.

Moure, J. S., 1960c. Notes on the types of the Notropical bees described by Fabricius (Hymenoptera: Apoidea). **Studia Entomologica** 3(1-4): 97-160.

Moure, J. S., 1960d. Sôbre a identidade de algumas espécies de *Centris* (Hymenoptera-Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia** 9: 109-117.

Moure, J. S., 1963. Sôbre a provável ocorrência de metandria em algumas espécies de abelhas do gênero *Centris* Fabricius, 1804 (Hymenoptera: Apoidea). **Ciência e Cultura** 15(3): 183.

Moure, J. S., 1969. Notas sôbre algumas espécies de *Centris* da Guiana (Hym., Apoidea). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 41(1): 114-123.

Moure, J. S., 1995. Reestudo de alguns tipos de abelhas neotropicais descritos por Friese e conservados no Museu de Berlim (Apoidea, Colletidae, Anthophoridae). **Revista Brasileira de Zoologia** 12(4): 939-951.

Moure, J. S., 2000. Algumas espécies de *Centris* (*Paracentris*) (Hymenoptera, Anthophoridae). **Acta Biológica Paranaense** 28(1,2,3,4): 147-158.

Moure, J. S., 2002a. O subgênero *Centris* (*Aphemisia*) Ayala: notas complementares e descrição de uma nova espécie (Hymenoptera, Apoidea). **Revista Brasileira de Entomologia** 46(3): 257-261.

Moure, J. S., 2002b. Duas espécies novas de *Centris* Fabricius do Peru e notas sobre duas outras de São Paulo, Brasil, esquecidas desde a sua descrição (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). **Revista Brasileira de Zoologia** 19(2): 159-166.

Moure, J. S., 2002c. O subgênero *Centris* (*Schisthemisia*) Ayala: notas complementares e descrição de uma nova espécie (Hymenoptera, Apoidea). **Revista Brasileira de Entomologia** 46(4): 489-493.

Moure, J. S., 2003a. Duas espécies novas de *Centris* (*Heterocentris*) Cockerell, da região amazônica e do Brasil Central (Hymenoptera, Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia** **20**(2): 265-268.

Moure, J. S., 2003b. Espécies novas de *Centris* Fabricius (Hymenoptera, Apoidea). **Revista Brasileira de Entomologia** **47**(3): 421-426.

Moure, J. S. & M. Castro, 2001. Uma nova espécie de *Centris* Fabricius (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae) do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **18**(1): 329-333.

Moure, J. S. & G. A. R. Melo, 2007a. **Ericrocidini Cockerell & Atkins, 1902**. *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, Brasil. (Moure, J. S., Urban, D. & G. A. R. Melo, orgs.) pp. 158-166.

Moure, J. S. & G. A. R. Melo, 2007b. **Rhathymini Lepeletier, 1841**. *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, Brasil. (Moure, J. S., Urban, D. & G. A. R. Melo, orgs.) pp. 605-608.

Moure, J. S. & C. A. C. Seabra, 1959. Notas sobre abelhas do gênero *Epicharis* Klug (Hym., Apoidea) **Studia Entomologica** **2**(1-4): 119-127.

Moure, J. S. & C. A. C. Seabra, 1960. Sobre a identidade de algumas espécies de *Centris* (Hymenoptera - Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia** **9**: 109-117.

Moure, J. S. & C. A. C. Seabra, 1962. Três novas espécies de *Centris* (*Ptilotopus*) Klug, 1810. **Boletim da Universidade do Paraná, Zoologia** **14**: 1-13.

Moure, J. S., F. Oliveira & B. Viana, 2003. Descrição da uma espécie nova de *Centris* Fabricius da Bahia, Brasil (Hymenoptera, Apoidea). **Revista Brasileira de Entomologia** **47**(4): 569-572.

Moure, J. S., G. A. R. Melo & F. Vivallo, 2007. **Centridini Cockerell & Cockerell, 1901. Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region.** Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, Brasil. (Moure, J. S., Urban, D. & G. A. R. Melo, orgs.) pp. 83-142.

Müller, F., 1874. Letter to Charles Darwin. **Nature** **10**(240): 102-103.

Müller, F., 1877. Letter to Charles Darwin. **Nature** **17**(422): 78-79.

Neff, J. & B. B. Simpson, 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function and use in systematics. **Journal of the Kansas Entomological Society** **54**(1): 95-123.

Nixon, K. C. 1999-2002. **Winclada, versão 1.00.08.** Programa e documentação distribuído pelo autor. Ithaca, New York.

Ochoa, R. & B. Oconnor, 2000. Revision of the genus *Horstiella* (Acari: Acaridae): mites associated with Neotropical *Epicharis* bees (Hymenoptera: Apidae). **Annals of the Entomological Society of America** **93**(4): 713-737.

Oliveira, R. & C. Schlindwein, 2009. Searching for a manageable pollinator for Acerola Orchards: the solitary oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). **Journal of Economic Entomology** **102**(1): 265-273.

Packer, L., 2003. Comparative morphology of the skeletal parts of the sting apparatus of bees (Hymenoptera: Apoidea). **Zoological Journal of the Linnean Society, London** **138**: 1-38.

Packer, L., 2008. Phylogeny and classification of the Xeromelissinae (Hymenoptera: Apoidea, Colletidae) with special emphasis on the genus *Chilicola*. **Systematic Entomology** **33**: 72-96.

Pereira, M., C. A. Garófalo, E. Camillo & J. C. Serrano, 1999. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) vittata* Lepeletier in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Apidologie** **30**(4): 327-338.

Ramos, M. C., M. M. C. Rêgo & P. M. C. Albuquerque, 2006. **Aspectos biológicos de espécies de Centridini: principais polinizadores do murici**. *Polinização do murici* (Rêgo, M. M. & P. M. C. Albuquerque, eds.), pp. 61-74.

Ramos, M. C., F. Mendes, P. M. C. Albuquerque & M. M. C. Rêgo, 2007. Nidificação e forrageamento de *Centris (Ptilotopus) maranhensis* Ducke (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Revista Brasileira de Zoologia** **24**(4): 1006-1010.

Rasmussen, C., G. Mahé & I. Hinojosa-Díaz, 2007. Taxonomic status of the bees from French Guiana described by Jules Dominique (Hymenoptera: Apidae, Megachilidae, Halictidae). **Zootaxa** **1423**: 59-62.

Raw, A., 1975. Territoriality and scent marking by *Centris* males (Hymenoptera, Anthophoridae) in Jamaica. **Behaviour** **54**(3-4): 311-321.

Rêgo, M. M. C., P. M. C. Albuquerque, M. C. Ramos & L. M. Carreira, 2006. Aspectos da biologia de nidificação de *Centris flavifrons* (Friese) (Hymenoptera: Apidae, Centridini), um dos principais polinizadores do Murici (*Byrsonima crassifolia* L. Kunth, Malpighiaceae), no Maranhão. **Neotropical Entomology** **35**(5): 579-587.

Roberts, S. P., 2005. Effects of flight behaviour on body temperature and kinematics during inter-male mate competition in the solitary desert bee *Centris pallida*. **Physiological Entomology** **30**: 151-157.

Roberts, S. P., J. Harrison & N. Hadley, 1998. Mechanisms of thermal balance in flying *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). **The Journal of Experimental Biology** **201**: 2321-2331.

Rocha Filho, L. C., C. L. Da Silva, M. C. Gaglianone & S. C. Augusto, 2008. Nesting behavior of *Epicharis (Epicharis) bicolor* Smith 1854 (Hymenoptera Apidae). **Tropical Zoology 21**: 227-242.

Rocha Filho, L. C., E. F. Morato & G. A. R. Melo, 2009. New host records of *Aglaomelissa duckei* and a compilation of host associations of Ericrocidini (Hymenoptera: Apidae). **Zoologia 26**(2): 299-304.

Roig-Alsina, A. 1990. *Coelioxoides* Cresson, a parasitic genus of Tetrapediini (Hymenoptera: Apoidea). **Journal of the Kansas Entomological Society 63**: 279-287.

Roig-Alsina, A. 2000. Claves para las especies argentinas de *Centris* (Hymenoptera, Apidae), con descripción de nuevas especies y notas sobre distribución. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 2**(2): 171-193.

Roig-Alsina A. & C. D. Michener, 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **The University of Kansas Science Bulletin 55**(4): 123-162.

Roubik, D. & C. D. Michener, 1980. The seasonal cycle and nests of *Epicharis zonata* a bee whose cells are below the wet-season water table (Hymenoptera, Anthophoridae). **Biotropica 12**(1): 56-60.

Rozen, J. G., 1965. The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea) Part 1. Introduction, Eucerini and Centridini (Anthophorinae). **American Museum Novitates 2233**: 1-27.

Rozen, J. G., 1966. The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea) Part. 2 The Nomadinae. **American Museum Novitates 2244**: 1-38.

Rozen, J. G., 1969. The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea) Part 3. The Melectini, Ericrocini, and Rhathymini. **American Museum Novitates 2382**: 1-24.

Rozen, J. G., 2000a. **Systematic and geographic distributions of neotropical cleptoparasitic bees, with notes on their modes of parasitism.** *Anais do IV Encontro sobre Abelhas*, Ribeirão Preto, Brasil, 204-208.

Rozen, J. G., 2000b. Pupal descriptions of some cleptoparasitic bees (Apidae), with a preliminary generic key to pupae of cleptoparasitic bees (Apoidea). **American Museum Novitates 3289**: 1-19.

Rozen, J. G., 2001. A taxonomic key to mature larvae of cleptoparasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). **American Museum Novitates 3309**: 1-27.

Rozen, J. G., 2003. Eggs, ovariole numbers, and modes of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on Neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). **American Museum Novitates 3413**: 1-61.

Rozen, J. G., & S. Buchmann, 1990. Nesting biology and immature stages of the bees *Centris caesalpiniae*, *C. pallida* and the cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). **American Museum Novitates 2985**: 1-30.

Sandhouse, G. A., 1943. The type species of the genera and subgenera of bees. **Proceedings of the United States Natural Museum 92**: 519-619.

Santos, A. M., J. C. Serrano, R. M. Couto, L. S. G. Rocha, C. A. Mello-Patiu & C. A. Garófalo, 2008. Conopid flies (Diptera: Conopidae) parasitizing *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae, Centridini). **Neotropical Entomology 37**(5): 606-608.

Schrottky, C., 1901. Biologische Notizen solitärer Bienen von S. Paulo (Brasilien). **Allgemeine Zeitschrift für Entomologie 6**: 209-216.

Schrottky, C., 1904. Beitrag zur Kenntnis einiger südamerikanische Hymenopteren. **Allgemeine Zeitschrift für Entomologie 9**: 344-349.

Schrottky, C., 1905. Was ist der gattung *Centris* Fabr. zu verstehen? (Hym.). **Zeitschrift für Systematische Hymenopterologie und Dipterologie** 5: 23-26.

Schrottky, C., 1908. Die bisher aus Paraguay bekannten arten der bienengattungen *Epicharis* und *Hemisia* (Hym.). **Zeitschrift für Systematische Hymenopterologie und Dipterologie** 8: 93-99.

Schrottky, C., 1913. La distribución geográfica de los himenópteros argentinos. **Anales de la Sociedad Científica Argentina** 75: 115-144, 180-286.

Seabra, C. A. C. & J. S. Moure, 1961. Sôbre duas espécies miméticas de *Centris* Fabricius (Hymenoptera-Apoidea). **Revista Brasileira de Entomologia** 10: 25-29.

Silva, F. O., B. F. Viana & E. L. Neves, 2001. Biologia e arquitetura de ninhos de *Centris* (*Hemisiella*) *tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Centridini). **Neotropical Entomology** 30(4): 541-545.

Silveira, F. A., 1993. Phylogenetic relationships of the Exomalopsini and Ancylini (Hymenoptera: Apoidea). **The University of Kansas Science Bulletin** 55: 163-173.

Silveira, F. A., G. A. R. Melo & E. A. B. Almeida, 2002. **Abelhas Brasileiras: Sistemática e identificação**. Belo Horizonte, Brasil. 253 pp.

Smith, F., 1854. Catalogue of Hymenopterous Insects in the Collection of the British Museum. **London British Museum, Part 2**: 199-465.

Smith, F., 1874. A revision of the genera *Epicharis*, *Centris*, *Eulaema*, and *Euglossa* belonging to the family Apidae, section Scopulipedes. **Annals and Magazine of Natural History (ser. 4)** 13: 318-322; 357-373.

Smith, F., 1879. Description of new species of Hymenoptera in the collection of the British Museum. **London British Museum. lxxi + 240 pp.**

Snelling, R. R. 1966. The taxonomy and nomenclature of some North American bees of the genus *Centris* with description of new species (Hymenoptera: Anthophoridae). **Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History 112**: 1-33.

Snelling, R. R. 1974. Notes on the distribution and taxonomy of some North American *Centris* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History 259**: 1-41.

Snelling, R. R. 1984. Studies on the taxonomy and distribution of American Centridine bees (Hymenoptera: Anthophoridae). **Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History 347**: 1-69.

Snelling, R. R. & T. J. Zavortink. 1984. A revision of the cleptoparasitic bee genus *Ericrocis*. **Wasmann Journal of Biology 42**: 1-26.

Snelling, R. R. & R. W. Brooks, 1985. A review of the genera of cleptoparasitic bees of the tribe Ericrocini (Hymenoptera: Anthophoridae). **Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County 369**: 1-34.

Straka, J. & P. Bogusch, 2007. Phylogeny of the bees of the family Apidae based on larval characters with focus on the origin of cleptoparasitism (Hymenoptera: Apiformes). **Systematic Entomology 32**: 700-711.

Strand, E., 1909. Beitrag zur Bienenfauna von Paraguay (Hym.). **Deutsche Entomologie Zeitschrift, 1919**: 227-237

Taschenberg, E. 1883. Die Gattungen der Bienen (Anthophila). **Berliner Entomologische Zeitschrift 27**: 37-100.

Thiele, R., 2002. **Abejas polinizadoras de árboles del Nordeste de Costa Rica: Ecología, protección e importancia silvicultural de las Centridini**. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit v +57 pp.

Thiele, R., 2003. A review of Central American *Centris* (*Heterocentris*) and evidence for male dimorphism in *C. labrosa* (Hymenoptera: Apidae). **Mitteilungen aus dem Museum Für Naturkunde In Berlin. Deutsche Entomologische Zeitschrift** **50**: 237-242.

Thiele, R., 2005. A new species of *Ctenioschelus* Romand from Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Apidae: Ericrocidini). **Journal of the Kansas Entomological Society** **78**: 272-276.

Thiele, R. 2008. A review of the Neotropical bee genus *Ctenioschelus* Romand (Hymenoptera: Apidae: Ericrocidini). **Entomological News** **119**(3): 278-286.

Thiele, R. & B. Inouye, 2007. Nesting biology, seasonality, and mating behavior of *Epicharis metatarsalis* (Hymenoptera: Apidae) in Northeastern Costa Rica. **Annals of the Entomological Society of America** **100**(4): 596-602.

Timberlake, P., 1940. The genus *Centris* in California (Hymenoptera, Apoidea). **Pan-Pacific Entomologist** **16**: 138-141.

Toro, H., 1984. Ajuste mecánico para la cópula de *Callonychium chilense* (Hymenoptera, Andrenidae). **Revista Chilena de Entomología** **12**: 153-158.

Toro, H. & G. Riveros, 1998. Comportamiento de cópula de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Revista Chilena de Entomología** **25**: 69-75.

Toro, H., E. Chiappa, L. Ruz & V. Cabezas, 1991. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). I Parte. **Acta Entomológica Chilena** **16**: 97-112.

Toro, H., S. Elórtegui & E. Chiappa, 1996. Comportamiento de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae), III parte: depredación por lagartos (Iguanidae). **Acta Entomológica Chilena** **20**: 7-11.

Urban, D. 1967. As espécies do gênero *Thygater* Holmberg, 1884 (Hymenoptera, Apoidea). **Boletim da Universidade Federal do Paraná 2**: 177-309.

Vélez, D. & F. A. Silveira, 2006. Synonymic note on *Epicharis* (*Triepicharis*) Moure 1945 (Hymenoptera: Apidae). **Lundiana 7**(2): 151-154.

Vinson, S. & G. Frankie, 1977. Nests of *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in the dry forest of Costa Rica. **Journal of the Kansas Entomological Society 50**(2): 301-311.

Vinson, S. & G. Frankie, 1988. A comparative study of the ground nest of *Centris flavifrons* and *Centris aethiocesta* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Entomologia Experimentalis et Applicata 49**: 181-187.

Vinson, S. & G. Frankie, 1991. Nest variability in *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in response to nesting conditions. **Journal of the Kansas Entomological Society 64**: 156-162.

Vinson, S. & G. Frankie, 1999. Nesting behavior of *Centris flavofasciata* (Hymenoptera: Apidae) with respect to the source of the cell wall. **Journal of the Kansas Entomological Society 72**(1): 46-59.

Vinson, S. & G. Frankie, 2000. Nest selection, usurpation, and a function for the nest entrance plug of *Centris bicornuta* (Hymenoptera: Apidae). **Annals of the Entomological Society of America 93**(2): 254-260.

Vinson, S., G. Frankie & R. Coville, 1987. Nesting habits of *Centris flavofasciata* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in Costa Rica. **Journal of the Kansas Entomological Society 60**(2): 249-263.

Vinson, S., G. Frankie & H. Williams, 1996. Chemical ecology of bees of the genus *Centris* (Hymenoptera: Apidae). Behavioral Ecology Symposium'95. **Florida Entomologist 79**(2): 109-129.

Vinson, S., G. Frankie & H. Williams, 2006. Nest liquid resources of several cavity nesting bees in the genus *Centris* and the identification of a preservative, levulinic acid. **Journal of Chemical Ecology** **32**: 2013-2021.

Vinson, S., H. William, G. Frankie & G. Shrum, 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassiflora* (Malpigheaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). **Biotropica** **29**: 76-83.

Vinson, S., H. Williams, G. Frankie & R. Coville, 1984. Comparative morphology and chemical contents of male mandibular glands of several *Centris* species (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica. **Comparative Biochemistry and Physiology** **77A**(4): 685-688.

Vinson, S., H. Williams, G. Frankie, J. Wheeler, M. Blum & R. Coville, 1982. Mandibular glands of male *Centris adani*, (Hymenoptera: Anthophoridae) their morphology, chemical constituents, and function in scent marking and territorial behavior. **Journal of Chemical Ecology** **8**(2): 319-327.

Vinson, S., H. Williams, H. McAuslane & G. Frankie, 1989. Chemical contents of male mandibular glands of three *Centris* species (Hymenoptera: Anthophoridae) from Costa Rica. **Comparative Biochemistry and Physiology** **93B**(1): 73-75.

Vivallo, F., 2004. **Sistemática, filogenia y distribución geográfica de las especies del género *Centris* Fabricius, con énfasis en los subgéneros *Wagenknechtia* Moure, 1950, *Ptilocentris* Snelling, 1984 y *Aphemisia* Ayala, 2002, incluyendo un análisis filogenético del grupo *Melacentris* sensu Ayala, 1998 (Hymenoptera: Apidae: Centridini)**. Dissertação de Mestrado, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile. iii+ 221 pp.

Vivallo, F. & G. A. R. Melo, 2009. Taxonomy and geographic distribution of the species of *Centris* of the *hyptidis* group (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with description of a new species from central Brazil. **Zootaxa** **2075**: 33-44.

Vivallo, F., F. C. V. Zanella & H. Toro, 2002. Las especies chilenas de *Centris* (*Wagenknechtia*) Moure, 1950 (Hymenoptera: Apidae). **Acta Entomológica Chilena** **26**: 59-80.

Vivallo, F., F. C. V. Zanella & H. Toro, 2003. **Las especies chilenas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron, 1903 y *Centris* (*Penthemisia*) Moure, 1950 (Hymenoptera: Apidae)**. *Apoidea Neotropica: Homenajem aos 90 anos de Jesús Santiago Moure*. Criciúma: UNESC. (Melo, G. A. R. & I. Alves-dos-Santos, eds.), pp. 77-83.

Vogel, S. & I. C., Machado, 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE, Brazil. **Plant Systematics and Evolution** **178**: 153-178.

Wcislo, W. T., 1987. The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). **Biological Reviews** **62**: 515-543.

Wcislo, W. T. & J. H. Cane, 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. **Annual Review of Entomology** **41**: 257-286.

Wheeler, W. M., 1919. The parasitic Aculeata, a study in evolution. **Proceedings of the American Philosophical Society** **58**: 1-40.

Williams, H., S. Vinson, G. Frankie, R. Coville & G. Ivie, 1984. Morphology, chemical contents and possible function of tibial gland of males of the Costa Rican solitary bees *Centris nitida* and *Centris trigonoides subtarsata* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **57**(1): 50-54.

Wilson, E. O., 1971. **The Insect Societies**. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 548 pp.

Zanella, F. C. V., 2002. Sistemática, filogenia e distribuição geográfica das espécies sul-americanas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron, 1903 e de *Centris* (*Penthemisia*) Moure, 1950, incluindo uma análise filogenética do grupo *Centris*, *sensu* Ayala, 1998 (Hymenoptera: Apoidea: Centridini). **Revista Brasileira de Entomologia** **46**(4): 435-488.

Zanella, F. C. V. & F. Vivallo, 2009. A new species of the bee genus *Centris* from Peru (Hymenoptera: Apidae). **Zootaxa** **2175**: 66-68.

<i>Thyagar analis</i>	01234567890	1	1111111112	2222222222	3333333334	4444444445	5555555556	6666666667	7777777778
<i>Eulimera nigrita</i>	0000000000	0	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000
<i>Anthopus paranzisi</i>	30x071x01x1	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Rhathymus bicolor</i>	30x0512101	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Rhathymus fresei</i>	30x002xxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Acanthopus excelsus</i>	41102xxxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Agromisae duclouxi</i>	410102xxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Chionochelus goyii</i>	410102xxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Cyphomissae superba</i>	410102xxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Epilobus goyii</i>	41102xxxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Epilobus lindianum</i>	4110312000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Epilobus wegneri</i>	4110312000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Ericopus lisa</i>	410x001200	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Euryia luteolus</i>	4100012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Hoplitura velutina</i>	4100012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Mesochorus bicolor</i>	410102xxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Mesochorus aestivus</i>	41102xxxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Mesochytrium garneyi</i>	410102xxxxx	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Mesopila fresei</i>	4100012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>Mesopila rufipes</i>	4110012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Anapochorus) clemensii</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Anapochorus) morio</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Epiclerus) flavus</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Epiclerus) umbraculata</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Epiclerus) obscura</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Epiclerus) mealyi</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Epiclerus) maculata</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Epiclerus) xanthogastera</i>	40x10310000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Hoplachnoides) fasciata</i>	40x101x2000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Parapochorus) zonata</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>E. (Trichopachus) analis</i>	40x10012000	x	0000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000	x000000000
<i>C. (Aphaniptera) moccanyi</i>	40x11311010	2	0000130000	1030000020	10000	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Centris) flaviventris</i>	10x11311010	2	0000130000	3000000000	0000	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Hemiteles) taraxaca</i>	20x11010100	0	00001210xx	300010200100	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Hemiteles) tigrinoides</i>	20x11010100	0	00001210xx	300010200100	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Heteroceris) analis</i>	70x10010100	0	00002210xx	300010200100	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Heteroceris) dorsalis</i>	40x10311010	3	0000130000	310002021000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Heteroceris) flaviventris</i>	40x11311010	3	0000130000	310002021000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Heteroceris) obsoleta</i>	40x11310011	1	0000130000	310002021000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Heteroceris) rufopunctata</i>	40x11311103	0	0000130000	310002021000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Heteroceris) saronalis</i>	20x11400100	0	0000130000	3000000020	1000	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) anornata</i>	50x11410101	0	0000130000	300000001000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) nigripennis</i>	50x11410101	0	0000130000	300000001000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) pallida</i>	50x11410101	0	0000130000	300000001000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) rufodopus</i>	50x11410101	0	0000130000	300000001000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) rufiventris</i>	70x11727777	7	00001200xx	000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) rufiventris</i>	60x11400100	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) brevis</i>	40x11400100	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Paracentris) chloanae</i>	40x11400100	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Philocentris) chlorura</i>	40x11411112	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Philocentris) danuviana</i>	40x11300100	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Philocentris) scopipes</i>	40x11011101	1	0000130000	3000000010201100	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Trachina) longipennis</i>	40x11011101	1	0000130000	3000000010201100	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Trachina) strimata</i>	40x11011101	1	0000130000	3000000010201100	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Wegeneri) chloanae</i>	40x10412100	0	0000130000	300000001000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Wegeneri) chloanae</i>	70x11410100	0	0000130000	300000001000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Wegeneri) chloanae</i>	70x11410100	0	0000130000	300000001000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>C. (Xanthomela) bicolor</i>	10x10310000	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>Cantis hylodis</i>	10x11311112	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100
<i>Cantis xanthomelana</i>	10x11311112	0	0000130000	30000000201000	0	41000210xx	00x000001100	00x0210001	11210022100

