TESE DE DOUTORADO
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Thalles Platiny Lavinsky Pereira

Análise cladística das moscas parasitoides de formigas dos gêneros *Neodohniphora* Malloch 1914, *Cremersia* Schmitz 1924 e *Eibesfeldtphora* Disney 2009 (Diptera, Phoridae, Metopininae)

Cladistics analysis of the ant-parasitoid flies of the genera *Neodohniphora* Malloch 1914, *Cremersia* Schmitz 1924 and *Eibesfeldtphora* Disney 2009 (Diptera, Phoridae, Metopininae)

São Paulo

2019

Thalles Platiny Lavinsky Pereira

Análise cladística das moscas parasitoides de formigas dos gêneros *Neodohrniphora* Malloch 1914, *Cremersia* Schmitz 1924 e *Eibesfeldtphora* Disney 2009 e (Diptera, Phoridae, Metopininae)

Cladistics analysis of the ant-parasitoid flies of the genera *Neodohrniphora* Malloch 1914, *Cremersia* Schmitz 1924 and *Eibesfeldtphora* Disney 2009 (Diptera, Phoridae, Metopininae)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Doutor em
Ciências, na Área de Zoologia

Orientador(a): Prof. Dr. Silvio S. Nihei

São Paulo

2019

Ficha Catalográfica

Pereira, Thalles Platiny Lavinsky Pereira

Análise cladística das moscas parasitoides de formigas dos gêneros *Neodohrniphora* Malloch 1914, *Cremersia* Schmitz 1924 e *Eibesfeldtphora* Disney 2009 e (Diptera, Phoridae, Metopininae)

Número de páginas: 132

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Phoridae. 2. Cladística. 3. Parasitóides. 4. Formicidae. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Silvio Shigeo Nihei

Orientador

Resumo

Os dípteros da família Phoridae possuem grande diversidade, bem como apresentam entre seus gêneros e espécies uma das maiores plasticidades de papéis no ecossistema, atuando como herbívoros, decompositores, polinizadores, parasitoides etc.. Alguns grupos são conhecidos como parasitoides de formigas como os gêneros *Cremersia* Schmitz 1924, *Eibesfeldtphora* Disney 2009 e *Neodohniphora* Malloch 1914. Em termos filogenéticos, a primeira hipótese cladística proposta recuperou *Cremersia* Schmitz e *Neodohniphora* Malloch como gêneros irmãos. Posteriormente, *Neodohniphora* foi classificado em três subgêneros: *N. (Eibesfeldtphora* Disney), *N. (Neodohniphora* Malloch) e *N. (Wallerphora* Disney). Mais recentemente, o subgênero *Eibesfeldtphora* foi elevado ao nível de gênero e os gêneros *Cremersia* e *Neodohniphora* foram sinonimizados como único grupo, baseado em análises morfológicas. Tais mudanças foram justificadas com base nas características do ovipositor. Portanto, os objetivos do presente trabalho foram no **capítulo 1**, reconstruir as relações filogenéticas entre os gêneros *Cremersia*, *Eibesfeldtphora* e *Neodohniphora* revisando amplamente os caracteres morfológicos de genitália e estudar as relações coevolutivas com seus hospedeiros, e no **capítulo 2** revisar taxonomicamente o gênero *Neodohniphora*. A maior parte do material estudado e analisado morfolologicamente foi proveniente principalmente das coleções LACM (Los Angeles – EUA) e MZSP (São Paulo – Brasil). O resultado da análise filogenética recuperou os gêneros como monofiléticos e a presença de traços coevolutivos entre os parasitoides e os hospedeiros. No segundo capítulo sete novas espécies foram descritas para o gênero *Neodohniphora*. Esse estudo confirma a importância de estudos de genitália feminina para os grupos de parasitóides, tanto para informações taxonômicas como para filogenéticas. Trabalhos futuros serão importantes para elucidar melhor esses mecanismos de oviposição dos forídeos, como o estudo da musculatura do abdômen e a observação em campo do ataque dos parasitóides às formigas.

Abstract

The Phoridae have a great diversity, as well as presenting one of the largest plasticities of roles in the ecosystem, acting as herbivores, decomposers, pollinators, parasitoids, etc. Some groups are known as ant parasitoids like the genera *Neodohniphora* Malloch 1914, *Cremersia* Schmitz 1924 and *Eibesfeldtphora* Disney 2009. In phylogenetic studies, the first proposed cladistic hypothesis recovered *Cremersia* Schmitz and *Neodohniphora* Malloch as sister genera. Subsequently, *Neodohniphora* was classified into three subgenus: *Eibesfeldtphora*, *Neodohniphora* and *Wallerphora*. More recently, the subgenus *Eibesfeldtphora* was raised to the genus level and the genera *Cremersia* and *Neodohniphora* were synonymized, based on morphological analyzes. The synonym was justified based on the characteristics of the ovipositor. The objective of the present work was to reconstruct the phylogenetic relationships between the genera *Cremersia*, *Eibesfeldtphora* and *Neodohniphora*, revising extensively the morphological characters of genitalia and to study the coevolutionary relations with their hosts, and in chapter 2 make a revision of the genus *Neodohniphora*. Most of the material studied and analyzed morphologically came from the LACM (Los Angeles - USA) and MZSP (São Paulo - Brazil) collections. The result of the phylogenetic analysis recovered the genera as monophyletic and the presence of coevolutionary traits between the parasitoids and the hosts. This study confirms the importance of studies of female genitalia for groups of parasitoids, both for taxonomic and phylogenetic information. Future works will be important to elucidate better the oviposition mechanisms of parasitoids, as the study of the musculature of the abdomen and the field observation of the attack of the parasitoids to the ants.

Classificação de Phoridae

Phoridae é uma família da ordem Diptera constituída por espécimes de tamanho pequeno, entre 0,4 e 6 mm de comprimento, geralmente com corpo compacto e frequentemente rico de cerdas. Possui venação característica, com veias costal e radiais espessas, sem veias transversais (Brown, 2009). A família distribui-se por todas as regiões biogeográficas e reúne 4.000 espécies em 289 gêneros (Thompson, 2008), e no Brasil são conhecidas aproximadamente 850 espécies (Ament & Pereira, 2018).

Levando em consideração os hábitos de vida conhecidos das espécies de Phoridae, podemos afirmar que a maior parte dos forídeos são parasitoides, depois de Tachinidae e Bombyliidae eles são o terceiro maior grupo (Brown, 2018).

Figura 1. Hábitos de vida conhecidos entre os forídeos (retirado de Brown 2018, baseado em Disney, 1994).

Três classificações de Phoridae são propostas na literatura. Brown (1992) propôs uma divisão em cinco subfamílias - Hypocerinae, Phorinae, Aenigmatiinae, Conicerinae, e Metopininae. Por outro lado, Disney (1994) preserva fundamentalmente a divisão proposta por Schmitz (1929, 1951) com as subfamílias Phorinae, Metopininae, Aenigmatiinae, Thaumatoxeninae e Termitoxeniinae. Mais recentemente, uma terceira classificação proposta por Brown (2015) e corroborada por Ament (2017) baseada em filogenia morfológica recuperou as subfamílias Sciadocerinae, Chonocephalinae, Termitoxeniinae, Metopininae e Phorinae. Outras publicações recentes, incluindo dados moleculares, além de reunir uma amostragem maior de gêneros e espécies

começaram a propor soluções para resolver essas divergências (Cook *et al.* 2004 e Brown & Smith 2010), mas sem proposições taxonômicas.

Classificação de Metopininae

A subfamília Metopininae contém a maior parte dos gêneros e espécies descritos, incluindo o vasto e possivelmente parafilético gênero *Megaselia* Rondani com 1600 espécies (Brown, 1992). É a única subfamília de Phoridae que não difere consideravelmente na sua delimitação segundo as diferentes classificações (Brown, 1992; Disney 1994; Brown, 2015), apesar da amostragem relativamente baixa considerando o tamanho da subfamília. Está dividida em duas tribos, Beckerinini e Metopinini (Brown, 1992), sendo a última caracterizada pela presença de quatro cerdas supra-antenas, embora existam grupos com a reversão desse caráter.

A tribo Metopinini está dividida em dois grupos de gêneros, *Metopina* e *Megaselia*, neste último estão incluídos os indivíduos com glândula de Dufour presente nas fêmeas (se ausente, esternito oito alongado) e segmento sete modificado como um estilete para perfurar (Brown, 1992).

Muitos gêneros do grupo-*Megaselia* são de parasitoides, com segmento sete modificado para posicionamento do ovipositor ou escleritos abertos e esternito oito modificado como um estilete para perfurar.

Inserida nesse grupo de gêneros está a série-*Apocephalus* (Figura 2), monofilética *sensu* Brown (1992), abrange os gêneros cujas fêmeas possuem o segmento VII modificado para o parasitismo, com um mecanismo de perfuração utilizado para facilitar a deposição dos ovos nos hospedeiros (Figura 2, caráter 5), ficando esse segmento retraído dentro do abdomen em repouso (Figura 2, caráter 6). (Brown, 1992).

Na série-*Apocephalus* estão incluídos, os gêneros *Apocephalus* Coquillett, *Auxanommattidia* Borgmeier, *Cremersia* Schmitz, *Dacnophora* Borgmeier, *Eibesfeldtphora* Disney, *Lecanocerus* Borgmeier, *Menozziola* Schimitz, *Microselia* Schimitz, *Myrmosicarius* Borgmeier, *Neodohniphora* Malloch, *Pseudacteon* Coquillett, *Trucidophora* Brown.

Figura 2 – Relações filogenéticas da série-*Apocephalus* (retirada de Brown, 1992).

A maioria desses gêneros é conhecida por serem parasitoides de formigas, sendo estudadas para o controle biológico dos gêneros *Atta*, *Acromyrmex* e principalmente *Solenopsis* (Orr, 1992; Tonhasca Jr & Bragança, 2000). O gênero *Eibesfeldtphora* ataca exclusivamente as formigas do gênero *Atta* (Uribe *et al.*, 2014), o gênero *Neodohniphora* ataca exclusivamente o gênero *Acromyrmex* e o gênero *Cremersia* gêneros de formigas de correição não-*Eciton*.

O gênero *Neodohniphora* (*sensu* Disney, 2009, *i.e.*, incluindo *Cremersia*) possui 23 espécies com distribuição no continente americano, desde os EUA (Califórnia, Texas, Novo México), passando pelo México, Panamá, Costa Rica, Equador e Brasil (AM, RO, GO, MG, RJ, SP, PE, SC, PA) até a Argentina (Malloch, 1912, 1914; Schmitz, 1924; Borgmeier, 1925, 1928, 1961, 1963, 1971; Prado, 1976; Disney, 2007, 2008, 2009). Possui como hospedeiros as formigas cortadeiras dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta*, e já foram encontrados associados às formigas de correição do gênero *Labidus* (Disney, 2009). O último estudo taxonômico com esse grupo foi de Disney (2009), que descreveu duas espécies novas e forneceu chave para as espécies; no entanto, as 21 espécies restantes foram descritas quase que majoritariamente por Borgmeier e necessitam ser revisadas e redescritas.

Eibesfeldtphora (*sensu* Disney, 2009, *i.e.*, incluindo *Wallerphora*) possui 21 espécies de distribuição neotropical, desde o México Equador, Colômbia, Costa Rica, Guiana, Panamá, Guatemala, Brasil, até Argentina (Malloch, 1912, 1914; Schmitz, 1924; Disney, 1996; Brown, 2001; Disney, 2009; Brown, 2012; Uribe *et al.*, 2014). É encontrado associado a nove espécies de *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) (Uribe *et al.*,

2014). Os estudos taxonômicos mais recentes foram: Brown (2001) com uma revisão do gênero e Uribe *et al.* (2014) com descrição de 2 novas espécies e chave de identificação.

Todos esses gêneros são conhecidos por serem parasitoides de Formicidae, sendo estudadas para o controle biológico dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Orr, 1992; Tonhasca Jr & Bragança, 2000). O gênero *Eibesfeldtphora* ataca exclusivamente as formigas do gênero *Atta* (Uribe *et al.*, 2014).

Uma hipótese filogenética incluindo os gêneros *Cremersia*, *Eibesfeldtphora* e *Neodohrniphora*, além de analisar a proposta de sinonímia recentemente feita por Disney (2009) irá também esclarecer quanto à sua delimitação e composição taxonômica, poderá também trazer cenários interessantes no que diz respeito às estreitas interações coevolutivas aparentemente presentes nas relações parasita-hospedeiro entre estes gêneros de Phoridae e formigas-cortadeiras.

Os processos de coespeciação entre parasitas e hospedeiros ocorrem de forma análoga à especiação por vicariância entre duas espécies, quando uma espécie é separada de outra geograficamente pode haver especiação, no processo de parasita hospedeiro os hospedeiros se comportam como massas terrestres em vicariância, podendo provocar especiação entre os hospedeiros. Nesse processo, a coespeciação ocorre exatamente quando o processo de cladogênese do parasita acompanha o processo do hospedeiro (Page, 2003) Com a filogenia dos parasitoides será possível testar se a lei se aplica nessa relação, uma vez que é amplamente conhecida a filogenia para Formicidae (Ward, 2010) e para *Atta* e *Acromyrmex* (Schultz & Meier, 1995; Wetterer *et al.*, 1998; Bacci *et al.*, 2009; Cristiano *et al.*, 2013), gêneros de formigas com maior número de espécies de *Cremersia*, *Eibesfeldtphora* e *Neodohrniphora* associados (Disney, 2009).

Objetivos

Levando em consideração toda a discordância presente na nomenclatura e delimitação dos gêneros e das espécies do grupo estudado, o objetivo geral dessa tese foi entender as mudanças taxonômicas e históricas ocorridas nas delimitações genéricas, e a partir de uma análise cladística morfológica, propor uma hipótese de relacionamento.

No capítulo UM analisamos profundamente a morfologia dos gêneros parasitoides abordados e com ferramentas para análise cladística, inferimos o relacionamento filogenético entre as espécies e gêneros. Encontramos como resultado os três gêneros como três clados monofiléticos, e com o suporte de caracteres sinapomórficos e homoplásticos pudemos propor uma hipótese mais rebuscada, quando comparada a inferências feitas por análises empíricas, porém com agrupamentos intuitivos sem uma metodologia objetiva e robusta.

No capítulo DOIS utilizando os resultados do primeiro capítulo e tratando os gêneros como monofiléticos fizemos a revisão do gênero *Neodohniphora*, propondo hipóteses de limitação específica e fazendo mudanças nomenclaturas. Isso foi efetivado levando em consideração principalmente a morfologia da genitália. A partir disso foi possível identificar divergências e semelhanças entre as espécies já descritas e na proposição de novas.

Discussão Geral e Conclusões

Análises cladísticas freqüentemente resultam em árvores com bom suporte de caracteres sinapomórficos e homoplásticos, permitindo que hipóteses mais sofisticadas sejam propostas com base nesses resultados. Quando comparado com inferências feitas por análises empíricas, mas com agrupamentos intuitivos sem uma metodologia objetiva e robusta, este estudo gerou uma base sólida para decisões taxonômicas e classificação dos gêneros estudados.

Os gêneros *Neodohniphora*, *Cremersia* e *Eibesfeldtphora* foram recuperados como monofiléticos e válidos, rejeitando a proposta anterior de Disney *et al.* (2009), quando sinonimizou *Cremersia* com *Neodohniphora*. Uma nova classificação para os gêneros é proposta aqui e reconhecida.

Este trabalho foi importante para a compreensão comparativa e análise detalhada das estruturas genitais femininas dos parasitoides. Além também da descoberta de várias espécies novas do gênero *Neodohniphora*, e da resolução de vários problemas encontrados na taxonomia do gênero.

Significativos progressos foram feitos também para o entendimento e propostas de homologias em terminálias femininas de Phoridae com base no exame cuidadoso de *Neodohniphora*, *Cremersia* e *Eibesfeldtphora* e do grupo externo.

Pretendo nos meus estudos futuros ampliar os gêneros estudados adicionando mais espécies de *Pseudacteon* e *Apocephalus*, além de outros gêneros de parasitóides (Brown, 1992), com isso poderiam também ser esclarecidas as relações entre os gêneros do Grupo *Apocephalus*.

Outra barreira a ser superada no futuro é com relação aos machos dos parasitoides, um estudo detalhado integrando morfologia, molecular e morfometria provavelmente iluminará as incertezas que existem sobre o pareamento de casais. Depois disso, novos passos poderão ser dados no estudo e uso caracteres de machos para análises filogenéticas.

Referências Bibliográficas

- Ament, D.C. & Amorim, D.S. 2010. Five new species of *Coniceromyia* Borgmeier (Diptera: Phoridae) from the Atlantic Forest, Brazil. *Zootaxa*, 2421, 35–48.
- Ament, D.C. & Pereira T.P.L. Phoridae. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. Em preparação.
- Bacci Jr, M., Solomon, S. E., Mueller, U. G., Martins, V. G., Carvalho, A. O., Vieira, L. G., & Silva-Pinhati, A. C. O. (2009). Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta* Fabricius (Formicidae: Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 51(3), 427-437.
- Beyer, E. M. 1966. Neue und wenig bekannte Phoriden, zumeist aus dem Bishop Museum, Honolulu. *Pac. Insects* 8: 165-217.
- Boehme, P., Amendt, J., Disney, R. H. L., & Zehner, R. 2010. Molecular identification of carrion-breeding scuttle flies (Diptera: Phoridae) using COI barcodes. *International Journal of Legal Medicine*, 124(6), 577-581.
- Borgmeier, T. 1925. Novos subsidios para o conhecimento da familia Phoridae. *Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro* 25: 85-281, pls. I-XVII.
- Borgmeier, T. 1926. Phorideos Myrmecophilos da Argentina (Dipt.). *Bol. Mus. Nac. Rio de J.*2: 1-16.
- Borgmeier, T. 1928. Investigacoes sobre Phorideos Myrmecophilos (Diptera - Phoridae). *Arch. Inst. Biol. Def. Agric. Amin. S. Paulo*. 1: 159-192.
- Borgmeier, T. 1961. Weitere Beitrage zur Kenntnis der neotropischen Phoriden, nebst Beschreibung einiger *Dohrniphora*-Arten aus der indo-australischen Region (Diptera, Phoridae). *Stud. Ent. n. ser.*, 4: 1-112.
- Borgmeier, T. 1963. Revision of the North American Phorid Flies. Part 1. (Dipt. Phoridae). *Studia Ent.*6: 1-256.
- Borgmeier, T. 1971. Further studies on phorid flies, mainly of the Neotropical Region (Diptera, Phoridae). *Studia Ent.* 14: 1-172.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295–304.

- Brown, B.V. 1992. Generic revision of Phoridae of the Nearctic Region and phylogenetic classification of Phoridae, Sciadoceridae and Ironomyiidae (Diptera: Phoridae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 164: 1–144.
- Brown, B.V. 2001. Taxonomic revision of *Neodohrniphora*, subgenus *Eibesfeldtphora* (Diptera: Phoridae). *Insect Systematics Evolution*, 32 (4), 393–409. <http://dx.doi.org/10.1163/187631201x00272>
- Brown, B. V. 2009. Phoridae. 725-761. In: Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M. & Zumbado, M.A. (Eds.): *Manual of Central American Diptera*, Volume 1, NRC Research Press, Ottawa, Canada, 729 pp.
- Brown, B. V., & Smith, P. T. .2010. The bee-killing flies, genus *Melaloncha* Brues (Diptera: Phoridae): a combined molecular and morphological phylogeny. *Systematic Entomology*, 35(4), 649-657.
- Brown, B.V., Braganca, M.A.L., Gomes, D.S., Queiroz, J.M. & Teixeira, M.C. 2012. Parasitoid phorid flies (Diptera: Phoridae) from the threatened leafcutter ant *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 3385, 33–38.
- Brown, B. V., Souza Amorim, D., & Kung, G. A. 2015. New morphological characters for classifying Phoridae (Diptera) from the structure of the thorax. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 173(2), 424-485.
- Brues, C. T. 1915. Some new Phoridae from Java. *J.N.Y. Ent. Soc.* 23: 184-192.
- Buck, M. 1997 A new genus and species of Phoridae (Diptera) from Central Europe with remarkably primitive male genitalia. *Insect Systematics & Evolution*. Vol. 28, Nº.3, pp. 351-359(9).
- Cook, C. E., & Mostovski, M. B. 2002. 16S mitochondrial sequences associate morphologically dissimilar males and females of the family Phoridae (Diptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(2), 267-273.
- Cook, C. E., Austin, J. J., & Disney, R. H. L. 2004. A mitochondrial 12S and 16S rRNA phylogeny of critical genera of Phoridae (Diptera) and related families of Aschiza. *Zootaxa*, 593, 1-11.
- Coquillett, D. W. 1907. A new phorid genus with horny ovipositor. *Can. Entomol.* 39: 207-208.

- Cristiano, M. P., Cardoso, D. C., & Fernandes-Salomão, T. M. (2013). Cytogenetic and molecular analyses reveal a divergence between *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) and other congeneric species: taxonomic implications. *PloS one*, 8(3), e59784.
- Cumming, J.M. & Wood, D.M. 2009. Adult morphology and terminology. In: Brown, B.V. et al. (head ed.), *Manual of Central*
- Disney, R.H.L. 1994. *Scuttle flies: the Phoridae*. Chapman and Hall, London, xii + 467 pp.
- Disney, R. H. L. 1996 . A key to Neodohrniphora (Diptera: Phoridae), parasites of leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 30(9), 1377-1389.
- Disney, R. H. L. 2007. New species and revisionary notes on scuttle flies (Diptera: Phoridae) associated with Neotropical army ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 49 (3): 1-58. [2007.??.]
- Disney, R.H.L., Elizalde, L. & Folgarait, P.J. 2009. New species and new records of scuttle flies (Diptera: Phoridae) that parasitize leaf-cutter and army ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 5 (2), 601–632.
- Disney, R. H. L. & Franquinho Aguiar, A. M. 2008. Scuttle flies (Diptera: Phoridae) of Madeira. *Fragm. Faun. Warsaw*. 51: 23-62.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 783-791.
- Goloboff, P., Farris, S.; Nixon, K. 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. xv + 755 pp. Cambridge, New York, Melbourne: Cambridge University Press
- Hash, J. M., Brown, B. V., & Smith, P. T. 2011. Preliminary use of DNA sequences for Dohrniphora (Diptera: Phoridae) phylogeny and taxonomy. *Zootaxa*, 2991, 13-20.
- Hash, J. M., Brown, B. V., Smith, P. T., & Kanao, T. 2013. A molecular phylogenetic analysis of the genus *Dohrniphora* (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 106(4), 401-409.

- Kitching I.J., Forey P.L., Humphries, C.J., Williams D.M. 1998. Cladistics. (Second Edition), Oxford University Press, Oxford, p. xiii + 228
- Plataforma Lattes-CNPq, < <http://lattes.cnpq.br> >, acesso em 05/08 de 2015.
- Malloch, J. R. 1912. The insects of the Dipterous family Phoridae in the United States National Museum. Proceedings of the United States National Museum 43: 411-529."
- Malloch, J. R. 1914. Costa Rican Diptera collected by Philip P. Calvert, Paper I. A partial report on the Borboridae, Phoridae and Agromyzidae, by J. R. Malloch. Trans. Am. Ent. Soc. 40: 8-36, 1 plate. [1914.03.23].
- Marques, A. C., & Lamas, C. J. E. 2006. Taxonomia zoológica no Brasil: estado da arte, expectativas e sugestões de ações futuras. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 46(13), 139-174.
- Nickele, M. A., Pie, M. R., Reis Filho, W., & Penteado, S. D. R. C. 2013. Formigas cultivadoras de fungos: estado da arte e direcionamento para pesquisas futuras. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 33(73), 53-72.
- Nixon, K. C. Winclada. 2002. Program and documentation distributed by the author.
- Orr, M. (1992) Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30 (6), 395–402. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00176174>
- Prado, A. P. do. 1976. Records and descriptions of phorid flies, mainly of the Neotropical Region (Diptera; Phoridae). *Studia Entomologica*, Petropolis 19: 561-609."
- Schmitz, H. 1914. Die myremecophilen Phoriden der Wasmann'schen Sammlung. Mit Beschreibung neuer Gattungen und Arten und einem Verzeichnis aller bis Anfang bekannten myrmecophilen und termitophilen Phoriden. *Zool. Jb. (Syst.)* 37: 509-566.
- Schmitz, H. 1924. Een nieuwe phoride, *Cremersia zikani* n. g. n. sp. *Natuurhist. Maandbl.* 13: 32-34.
- Schmitz, H. 1927. Revision der Phoridengattungen, mit Beschreibung neuer Gattungen und Arten. *Nat. Maandbl.* 16: 30-40., 45-50, 59-65, 72-79, 92-100, 110-116, 128-132, 142-148, 164, 176, figs.

- Schuh, R.T. 2000. Biological Systematics: Principles and Applications. Cornell University Press, New York. 236 pp,
- Scotland, R. E.; Pennington, R. T. 2000. Homology and Systematics: Coding Characters for Phylogenetic Analysis. Taylor e Francis London and New York. 217 pp. (The Systematics Association Special Volume).
- Schultz, T.R. & Meier, R. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20, 337-370.
- Smith, P. T., & Brown, B. V. 2008. Utility of DNA sequences for inferring phylogenetic relationships and associating morphologically dissimilar males and females of the bee-killing flies, genus *Melaloncha* (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 101(4), 713-721.
- Smith, P. T., & Brown, B. V. 2010. A molecular phylogenetic analysis of genus *Anevrina* (Diptera: Phoridae), with the description of a new species and updated world key. *Zootaxa*, 2397, 29-40.
- Smith, P. T., & Brown, B. V. 2010. A molecular phylogenetic analysis of genus *Anevrina*(Diptera: Phoridae), with the description of a new species and updated world key. *Zootaxa*, 2397, 29-40.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., & Kumar, S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular biology and evolution*, 28(10), 2731-2739.
- Thompson, F.C. 2008. The Diptera site. The biosystematics database of world Diptera. Nomenclator status statistics. Version 1 0.5. <<http://www.sel.barc.usda.gov/diptera/names/Statuslbdwdstat.htm>>. Acesso: out/2013.
- Uribe, S., Brown, B. V., Braganca, M. A., Queiroz, J. M., & Nogueira, C. A. 2014. New species of *Eibesfeldtphora* Disney (Diptera: Phoridae) and a new key to the genus. *Zootaxa*, 3814(3), 443-450.
- Ward, P. S. 2010 "Taxonomy, phylogenetics, and evolution," in *Ant Ecology*, L. Lach, C. L. Parr, K. L. Abbott *et al.*, Eds., pp. 3–17, Oxford University Press, New York, NY, USA.

- Wetterer, J. K., Schultz, T. R., & Meier, R. 1998. Phylogeny of fungus-growing ants (Tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology. *Molecular phylogenetics and evolution*, 9(1), 42-47.
- Wheeler, Q.D.; Raven, P.H. & Wilson, E.O. 2004. Taxonomy: impediment or expedient? *Science*, 303(5656):285.
- Wiley, E. O., & Lieberman, B. S. 2011. *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons.
-