

Marcelo Domingos de Santis

Análise cladística da tribo Dufouriini (Diptera,
Tachinidae)

Cladistic analysis of the tribe Dufouriini (Diptera,
Tachinidae)

São Paulo

2016

Marcelo Domingos de Santis

Análise cladística da tribo Dufouriini (Diptera,
Tachinidae)

Cladistic analysis of the tribe Dufouriini (Diptera,
Tachinidae)

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Mestre em Ciências Biológicas, na
Área de Zoologia.

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

São Paulo

2016

Ficha Catalográfica

Santis, Marcelo Domingos de

Análise cladística da tribo Dufouriini
(Diptera, Tachinidae).

224 + xiii pp.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo.
Departamento de Zoologia.

1. Diptera 2. Dufouriinae 3.
Dufouriini 4. Sistemática 5. Ovos
microtipos.

I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biotecnologia. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei

Orientador(a)

Epígrafe

Não existe outra espécie na Terra que faça ciência. Ela é, até então, uma invenção inteiramente humana, evoluída através de uma seleção natural, no córtex cerebral por uma razão muito simples: ela funciona. Não é perfeita e pode ser mal utilizada. É somente uma ferramenta, mas até agora a melhor que temos, autocorretiva, progressiva, aplicável a tudo. Possui duas regras. Primeira: não existem verdades sagradas; todas as suposições devem ser examinadas criticamente; argumentos de autoridade não têm valor. Segunda: tudo que seja inconsistente com os fatos deve ser rejeitado ou revisto. Devemos compreender o Cosmos como ele é e não confundir isso com como gostaríamos que fosse. O óbvio é algumas vezes falso, o inesperado algumas vezes verdadeiro.

Carl Sagan, *in* “Cosmos”

Agradecimentos

Sou muito afortunado por ter uma família que sempre apoiou meus sonhos e minha vocação. Queria deixar meu muito obrigado pelo constante apoio e encorajamento da minha irmã, Mara, e da minha mãe, Suely, que sempre estiveram ao meu lado.

Ao Dr. Silvio Nihei, por toda liberdade intelectual que me foi dada desde o começo do mestrado. Por ter acreditado em mim, desde o meu primeiro dia no laboratório, pela amizade e orientação sólida e crítica.

Aos integrantes do Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Insecta da Universidade de São Paulo, por toda a ajuda fornecida nesses anos de convivência. Cada um, a sua maneira, contribuiu de forma muito significativa para este trabalho, entre outras coisas. Gostaria de deixar um agradecimento especial ao Me. Filipe (Mutreta) Gudin e Me. Rodrigo (Primo) Dios, pelas inestimáveis discussões sobre Tachinidae que me auxiliaram profundamente durante todo o mestrado.

Aos curadores das seguintes instituições pelo empréstimo do material de estudo: Dr. Gary Parson, da *Arthropod Research Collection*, Michigan, Estados Unidos da América; Dr. Joachim Ziegler, do *Berlin Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität*, Berlim, Alemanha; Dr. Manuel Zumbado, do *Instituto Nacional de Biodiversidad*, San José, Costa Rica e Sr. Nigel Wyatt, do *Natural History Museum*, Londres, Inglaterra.

Aos curadores das seguintes instituições pelo empréstimo do material de estudo e que me receberam pessoalmente em suas coleções: Dr. Claudio de Carvalho, da *Coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure*, Curitiba, Brasil e Dr. Carlos Lamas do *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, São Paulo, Brasil.

Aos funcionários do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

A CAPES, pela concessão da bolsa de Mestrado.

Aos meus amigos, pela amizade, companhia e incentivo.

E aos meus professores, que me introduziram as alegrias da compreensão do mundo.

Sumário

LISTA DE TABELAS.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	ix
1. Introdução geral.....	1
2. Referências.....	6
Capítulo 1. Análise cladística da tribo Dufouriini (Diptera, Tachinidae) baseada em caracteres morfológicos de adultos e imaturos.....	10
RESUMO.....	11
ABSTRACT.....	12
1. Introdução.....	13
1.1. Histórico sistemático da tribo Dufouriini.....	14
2. Objetivos.....	25
3. Material e métodos.....	25
3.1. Material de estudo.....	25
3.2. Estudo morfológico e terminologia.....	26
3.3. Análise cladística.....	32
3.4. Escolha de táxons terminais.....	34
3.5. Ilustrações.....	35
3.6. Transcrição de dados das etiquetas dos espécimes.....	35
4. Resultados.....	37
4.1. Caracteres morfológicos.....	37
4.2. Análise cladística.....	103
5. Discussão.....	119
5.1. Posicionamento sistemático de <i>Mesnilana</i> Emden e <i>Rhinophoroides</i> Barraclough.....	121

5.2. Relacionamento de Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini com relação a Phasiinae.....	121
5.3 Monofilia de Dufouriini.....	124
5.4. Monofilia de Freraeini.....	126
5.5. Monofilia de Oestrophasiini.....	128
5.6. <i>Comyopsis</i> sinônimo de <i>Ebenia</i>	129
5.7. Valor sistemático das espermatecas.....	130
Nova proposta de classificação.....	132
Hospedeiros.....	135
Resumo das propostas nomenclatorais.....	139
6. Conclusão.....	138
7. Referências.....	140
8. Apêndices.....	152
I. Matriz de caracteres morfológicos (35 táxons x 185 caracteres).....	152
II. Lista de hospedeiros.....	157
III. Lista de material examinado.....	165
 Capítulo 2. Análise cladística do gênero <i>Euoestrophasia</i> Townsend, 1892 (Diptera, Tachinidae, Oestrophasiini).....	 172
 RESUMO.....	 173
ABSTRACT.....	173
1. Introdução.....	174
1.1. Histórico sistemático de <i>Euoestrophasia</i> Townsend.....	175
2. Objetivos.....	176
3. Material e métodos.....	176
3.1. Material de estudo.....	176
3.2. Estudo morfológico e terminologia.....	177
3.3. Escolha de táxons terminais.....	177
3.4. Análise cladística.....	177
3.5. Ilustrações.....	179

3.6. Transcrição de dados das etiquetas dos espécimes.....	180
4. Resultados.....	182
5. Análise cladística.....	190
6. Discussão.....	191
7. Conclusão.....	200
8. Referências.....	201
9. Apêndice.....	203
I. Lista de material examinado.....	203
Capítulo 3. Ovos microtipos na tribo Oestrophasiini (Diptera, Tachinidae, Dufouriinae).....	206
RESUMO.....	207
ABSTRACT.....	207
1. Introdução.....	208
1.1. Ovos microtipos em Goniini.....	209
1.2. Breve histórico e caracterização dos ovos microtipos.....	209
1.3 Estudos dos ovos microtipos na tribo Oestrophasiini.....	210
2. Objetivos.....	213
3. Material e métodos.....	213
4. Resultados.....	214
5. Discussão.....	216
6. Conclusão.....	218
7. Referências.....	221

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1.

Tabela 1. Gêneros pertencentes a Dufouriini (sensu lato) antes do presente estudo.

Tabela 2. Diferentes posicionamentos sistemáticos de Dufouriini por vários autores.

Tabela 3. Terminais utilizados na análise cladística com sua respectiva distribuição, fonte de dados, e discriminação se a referente estrutura foi observada diretamente ou a partir de dados da literatura (• = examinado; - = não examinado).

CAPÍTULO 2.

Tabela 1. Tabela com a relação das espécies de *Euoestrophasia* utilizadas no estudo (• = examinado; - = não examinado).

Tabela 2. Matriz de caracteres utilizados para a análise cladística de *Euoestrophasia*.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1.

Figura 1. Esquema evolutivo das subtribos de Phasiini por Mesnil (1939), redesenhado após sua figura na p. 59.

Figura 2. Sistema de classificação das subfamílias de Tachinidae em relação ao tipo de falo por Verbeke (1962), redesenhado após sua figura na p. 147.

Figura 3. Parte da classificação dos grupos de Tachinidae por Mesnil (1966), redesenhado com base tabela na p. 882.

Figura 4. Parte do cladograma obtido por Cerretti *et. al.* (2014) utilizando dados morfológicos. A seta indica o posicionamento de Dufouriini.

Figuras 5–7. Caracteres do ovo. **5.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863). **6.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **7.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 8–10. Caracteres do ovo. **8 e 9.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902. **10.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 11–13. Caracteres da larva. **11.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **12.** *Prophorostoma pulchra* Townsend, 1927. **13.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 14–16. Caracteres da larva. **14.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830. **15.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **16.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 17–19. Caracteres da larva. **17.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830. **18.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **19.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: *CD*, corno dorsal; *CV*, corno ventral; *EGS*, esclerito da glândula acessória; *GO*, gancho oral; *RI*, região intermediária).

Figuras 20–21. Caracteres do pupário. **20 e 21.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: *C*, cicatriz; *FE*, fenda espiracular; *P*, peritrema; *PFE*, pequeno fragmento do espiráculo).

Figuras 22–27. Caracteres da cabeça. **22.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891 ♂. **23.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. **24.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863) ♂. **25.** *Rondania fasciata* (Macquart, 1834) ♀. **26.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **27.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824) ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 28–33. Caracteres da cabeça. **28.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902 ♀. **29.** *Prophorostoma pulchra* Townsend, 1927 ♂. **30.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **31.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891 ♂. **32.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824) ♂. **33.** *Ebenia claripennis* Macquart, 1846 ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 34–39. Caracteres do tórax. **34 e 35.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **36.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824) ♀. **37.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977 ♂. **38.** *Ebenia claripennis* Macquart, 1846 ♂. **39.** *Euoestrophasia aperta* Brauer & Bergenstamm, 1889 ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 40–45. Caracteres do tórax. **40.** *Ebenia claripennis* Macquart, 1846 ♂. **41 & 44.** *Prophorostoma pulchra* Townsend, 1927 ♂. **42 e 45.** *Rondania dimidiata* (Meigen, 1824) ♀. **43.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 46–48. Caracteres da asa. **46.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **47.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. **48.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824) ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 49–54. Caracteres do abdômen. **49.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977 ♂. **50.** *Chetoptilia puella* (Rondani, 1962) ♀. **51.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **52.** *Rondania dimidiata* (Meigen, 1824) ♀. **53.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824) ♂. **54.**

Euoestrophasia plaumanni Guimarães, 1977 ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 55–60. Caracteres da terminália masculina. **55.** *Ebenia fumata* (Townsend, 1919). **56 & 58** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902. **57.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **59 e 60.** *Pandelleia* undescribed sp. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 61–66. Caracteres da terminália masculina. **61.** *Ebenia fumata* (Townsend, 1919). **62.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). **63.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830. **64.** *Imitomyia sugens* (Loew, 1863). **65.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **66.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 67–72. Caracteres da terminália masculina. **67.** *Rondania fasciata* (Macquart, 1834). **68.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). **69.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863). **70.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **71.** *Oestrophasia uncana* (Fabricius, 1805). **72.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: *BF*, basifalo; *DF*, distifalo).

Figuras 73–78. Caracteres da terminália masculina. **73.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891. **74.** *Oestrophasia uncana* (Fabricius, 1805). **75.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **76.** *Imitomyia sugens* (Loew, 1863). **77.** *Chetoptilia puella* (Rondani, 1962). **78.** *Euoestrophasia aperta* Brauer & Bergenstamm, 1889. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: PoG: pós-gonito; PrG, pré-gonito).

Figuras 79–81. Caracteres da terminália feminina. **79.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **80.** *Rondania fasciata* (Macquart, 1834). **81.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: *C*, cerco; *L*, lingulae; *S*, esternito; *T*, tergito).

Figuras 82–84. Caracteres da terminália feminina. **82.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). **83.** *Chetoptilia puella* (Rondani, 1962). **84.** *Imitomyia sugens* (Loew, 1863). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: *C*, cerco; *L*, lingulae; *S*, esternito; *T*, tergito).

Figuras 85–87. Caracteres da espermateca. **85.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **86.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977. **87.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 88–90. Caracteres da espermateca. **88.** *Billaea claripalpis* (Wulp, 1895). **89.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **90.** *Imitomyia sugens* (Loew, 1863). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figura 91. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres. Os números acima dos nós representam o índice de Bremer (1994) de cada clado.

Figura 92. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização não-ambígua. Os números nos nós de cada clado são utilizados para discussão de cada um desses cladogramas no texto.

Figura 93. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização ACCTTRAN.

Figura 94. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização DELTRAN.

CAPÍTULO 2.

Figuras 1–6. Caracteres da cabeça e tórax. **1.** *Euoestrophasia crosskeyi* Guimarães, 1977 ♂. **2.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. **3; 4 2 6.** *Euoestrophasia aperta* (Brauer & Bergenstamm, 1889) ♂. **5.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977 ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figuras 7–12. Caracteres do tórax, asa, abdômen e terminália masculina. **7, 11 e 12.** *Euoestrophasia aperta* (Brauer & Bergenstamm, 1889) ♂. **8.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902 ♂. **9.** *Euoestrophasia* undescribed sp. 2 ♀. **10.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

Figura 13. Primeira das três árvores mais parcimoniosas, utilizando pesagem igual dos caracteres.

Figura 14. Segunda das três árvores mais parcimoniosas, utilizando pesagem igual dos caracteres.

Figura 15. Terceira das três árvores mais parcimoniosas, utilizando pesagem igual dos caracteres.

Figura 16. Consenso estrito de três árvores mais parcimoniosas, com pesagem igual dos caracteres. Os números nos nós de cada clado são utilizados para discussão de cada um desses clados no texto.

Figura 17. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização ACCTRAN.

Figura 18. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização DELTRAN.

Figura 19. Cladograma resultante do consenso estrito de três árvores mais parcimoniosas utilizando pesagem igual dos caracteres. Os números acima dos nós representam o índice de Bremer (1994) de cada clado.

CAPÍTULO 3.

Figuras 1–3. Característica do ovo. **1.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902. **2.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **3.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977.

Figuras 4–6. Característica do ovo. **4 e 5.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902. **6.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977.

1. Introdução geral

A ordem Diptera é uma das mais diversas de Insecta, com cerca de 240 mil espécies descritas (Pape & Thompson, 2010), são notáveis por apresentarem uma extraordinária diversidade de planos anatômicos, especializações ecológicas e estratégias de história de vida, com várias origens de fitofagia, predação e parasitismo (Kitching *et al.*, 2005; Kutty *et al.*, 2010; Wiegmann *et al.*, 2011). Os dípteros colonizaram com sucesso todos os continentes e quase todos os habitats, incluindo oceanos abertos (Lambkin *et al.*, 2013). Tachinidae é uma das maiores famílias em número de espécies da ordem, compreendendo cerca de 8500 válidas no mundo todo (O'Hara, 2013). Mesmo não sendo uma sinapomorfia da família, todas as espécies de taquinídeos, em sua fase larval, são endoparasitóides de artrópodes, hábito que ocorre principalmente em grandes grupos de insetos herbívoros de importância econômica, como Lepidoptera, Coleoptera e Heteroptera, tendo os taquinídeos frequentemente um papel significativo na regulação dessas populações (Stireman *et al.*, 2006).

Tachinidae está inserido em Oestroidea, que pertence aos Calypttratae, um dos maiores e mais diversos grupos de Diptera (Kutty *et al.*, 2010). Além dos taquinídeos, estão incluídas em Oestroidea: Calliphoridae, Mystacinobiidae, Sarcophagidae, Rhinophoridae e Oestridae (Yeates & Wiegmann, 1999; Stireman *et al.*, 2006). Oestroidea possui sua monofilia robusta (Pape, 1992; Kutty *et al.*, 2010; Marinho *et al.*, 2012), porém com as relações internas não bem definidas.

A família possui espécies cujos adultos vão de 2 a 20mm de comprimento e são encontrados em vários habitats: repousados em folhas, se alimentando de gotas de mel ou néctar, ou voando lentamente em busca dos hospedeiros (Belshaw, 1993). A monofilia de Tachinidae é estabelecida, tradicionalmente, com ao menos duas sinapomorfias putativas: um subescutelo bem desenvolvido no adulto e o labro estendido para frente e amplamente fundido com o resto do esqueleto cefálico no primeiro ínstar larval (Wood, 1987; Pape, 1992; Tschorsnig & Richter, 1998). Cerreti *et al.* (2014) realizaram a primeira filogenia da família utilizando a metodologia cladística, e recuperaram além dessas duas sinapomorfias putativas, mais 6 sinapomorfias: plastrão dorsal do ovo ausente; casca do ovo incolor; ovolarvíparos; primeiro ínstar larval com mandíbulas reduzidas; ovissaco da fêmea muito longo e geralmente em espiral quando cheio; ovissaco feminino envolto por uma rede traqueal bem desenvolvida. Porém, a amostragem do grupo externo foi baixíssima, com apenas 6 espécies constituindo o grupo externo (3 de Calliphoridae, 1 de Rhiniidae e 2 de Rhinophoridae), não

tendo amostrado ao menos duas famílias importantes (Sarcophagidae e Mesembrinellidae). Por isso é necessária cautela com as sinapomorfias e a monofilia recuperados nesse trabalho.

A maioria dos autores reconhecem atualmente quatro subfamílias de Tachinidae: Exoristinae, Phasiinae, Tachininae e Dexiinae (Herting & Dely-Draskovits, 1993; Tschorsnig & Richter, 1998; O'Hara & Wood, 2004), mesmo já havendo a proposta de outras duas subfamílias, adicionando a essas, Voriinae (Mesnil, 1966; Richter, 1987) e Dufouriinae (Verbeke, 1962; Crosskey, 1976; 1980; 1984). A classificação atual de Tachinidae nos níveis de tribo e subfamília é o resultado de observações sobre a morfologia externa e terminálias masculinas e femininas, que nunca foram analisados utilizando uma abordagem cladística. Destas, apenas Dexiinae era sustentada por uma sinapomorfia putativa encontrada na genitália masculina - um edeago com basifalo e distifalo articulados entre si (Tschorsnig, 1985; Wood, 1987), entretanto, foi considerado parafilético em relação à Phasiinae (Cerretti *et al.*, 2014). Nessa análise, apenas Exoristinae e Phasiinae foram recuperados como monofiléticos, entretanto, somente Phasiinae foi definido a partir de sinapomorfias. É possível constatar que houve dois problemas principais com essa análise: (1) baixa amostragem do grupo externo, e (2) altíssimo enviesamento de táxons Paleárticos, com 98% da amostragem, sendo que, dos outros 2% nenhum representante da Australásia ou Neotropical. Desta maneira, é mais apropriado considerar esse trabalho como uma filogenia dos táxons Paleárticos de Tachinidae, tendo assim, alguma limitação em relação ao poder explicativo para a família como um todo.

Dexiinae é uma subfamília grande e morfologicamente diversa de Tachinidae, embora biologicamente discreta e quase sempre parasitando larvas de Coleoptera ou de Lepidoptera. Tais hospedeiros, em alguns grupos (e.g., Dexiini), são procurados ativamente por larvas de primeiro ínstar depositados nas proximidades pelas fêmeas, que possuem uma terminália simples e curta, com as suas larvas completando o desenvolvimento no hospedeiro e empupando tanto dentro de seus restos ou no substrato circundante (Barraclough, 1992). Possuem, aproximadamente, 16 tribos, 269 gêneros em 1284 espécies (Cantrel & Sabrosky, 1989; Crosskey, 1976; Guimarães, 1971; Herting & Dely-Daskovits, 1994; O'Hara & Wood, 2004; O'Hara & Cerretti, 2016), com distribuição cosmopolita, exceto na Nova Zelândia (Dugdale, 1969). Mesnil (1980) relatou que o estudo dos gêneros e espécies dentro de Dexiinae é difícil, pois muitas das suas características são encontradas em outros gêneros e tribos distantes, como resultado da convergência morfológica.

Mesmo com cerca de 16 tribos, somente três (todas as Paleárticas) foram incluídas na análise de Cerretti *et al.* (2014), e a única que foi recuperada como monofilética foi Dexiini,

com 4 sinapomorfias, sendo uma delas o acrofalo com estrutura granular (caráter 122:1 de Cerretti *et al.*, 2014), caráter já observado por Tschorsnig (1985). Um outro resultado dos autores, foi Dexiinae ter sido recuperada como parafilética em relação a Phasiinae. Dexiinae foi, tradicionalmente, definida a partir da sinapomorfia putativa da terminália masculina, que possui o falo com ligação membranosa do basifalo (esclerito dorsal) com o distifalo, e esse caráter não foi corroborado como sinapomórfico para a subfamília por Cerretti *et al.* (2014).

Apesar de sua diversidade e potencial para uso como agentes de controle biológico, a taxonomia de Tachinidae é bem conhecida entre os sistematistas de insetos por ser difícil e confusa (Crosskey, 1973; Mesnil, 1980; O'Hara, 2013). Baseado em evidências moleculares a família parece ser de origem recente (Wiegmann *et al.*, 2011), estimada em cerca de 30 milhões de anos atrás, i.e., meados do Oligoceno, enquanto os fósseis mais antigos datam também a família para o Oligoceno, i.e., entre 36 milhões e 23 milhões de anos atrás (Evenhuis, 1994), e desde então, tem irradiado constantemente. Esta evolução recente criou problemas substanciais para reconstruir suas relações filogenéticas (Ziegler, 1998; Cerretti *et al.*, 2014). Além disso, há homoplasias generalizadas em toda a família (Mesnil, 1966; Herting, 1983; Richter, 1987), resultando em pouquíssimas sinapomorfias claras que distinguem gêneros, tribos ou mesmo subfamílias (Wood, 1987; Cerretti *et al.*, 2014).

A morfologia de adultos (não incluindo terminália masculinas ou femininas) sempre foi utilizada para a classificação da família, e.g., Villeneuve (1924) e Mesnil (1939). Porém, como Mesnil (1966) observou, uma classificação apropriada dessa família, levando em consideração o problema das homoplasias, seria possível somente usando-se outras fontes de dados, e.g., utilizando larvas, genitália masculina e feminina. Em relação a utilização de larvas, William R. Thompson em vários artigos (1914-1967) ao longo de sua carreira, discute a alta relevância das larvas para a classificação e taxonomia de Tachinidae, relatando que (1961:25): “(...) *the introduction of the knowledge of larval forms into a system based on adult characters must naturally be difficult and hesitating, but the results so far obtained have convinced the writer that it will be worth-while.*”. A importância da genitália masculina como uma estrutura variável e com evolução rápida, devido a forte pressão que a seleção sexual exerce nessa estrutura, é conhecida e bem documentada como sendo uma boa fonte de informação de valor taxonômico e sistemático (Eberhard, 2010). Começou a ser discutido e estudado em Tachinidae por Rubtzov (1951) em seu trabalho pioneiro sobre a família Phasiidae (atual Phasiinae). Outro estudo sobre genitália masculina mais abrangente foi o de Verbeke (1962; 1963), que realizou uma análise comparada para toda a família, e mostrou a grande importância sistemática e taxonômica desses caracteres para a sua melhor

classificação, porém, foi muito focado no falo e nos gonitos (pré e pós). A utilização da genitália masculina foi aperfeiçoada e mais detalhada no trabalho de Tschorsnig (1985), além de realizar algumas correções ao trabalho de Verbeke (1962), e.g., os braços do esternito 6 nunca estão fundidos. Tschorsnig (1985) adotou uma abordagem comparativa, descrevendo as estruturas que compreendem os pós-abdômens do sexo masculino, detalhando a variação em toda a família, além de discutir para grupo taxonômico as evidências sobre suas afinidades, ao contrário de Verbeke, que realizou uma nova classificação para as subfamílias de Tachinidae.

A grande importância da genitália feminina e dos ovos para a classificação, se devem ao seminal trabalho de Herting (1957), sobre o pós-abdômen feminino. O autor usou suas descobertas para caracterizar as estruturas do pós-abdômen ao longo das famílias, subfamílias e grupos de Calyptratae. Além disso, dividiu duas tribos de Exoristinae de acordo com sua estratégia reprodutiva, Goniini contendo os ovos microtipos e os Eryciini sendo larvíparos.

Herting (1983), discutindo os principais grupos de Tachinidae, observa que (1983:2): *“Die zuverlässigsten Indikatoren phylogenetischer Verwandtschaft scheinen die biologisch-adaptiven Merkmale zu sein, die im weiblichen Legeapparat, in der Struktur der Eihülle und der Morphologie des ersten Larvenstadiums ausgeprägt sind.”* [“The most reliable indicators of phylogenetic relationships appears to be the biologically-adaptive characteristics that are pronounced in the female ovipositor, in the structure of the egg membrane and the morphology of the first instar larva”]. Posteriormente, Richter (1987) realizou uma classificação da família baseada, principalmente, no ovo e na larva de primeiro instar seguindo a proposição de Herting (1957; 1960; 1983). Barraclough (1993), concordando com as observações desses autores disse: (1993:1149): *“This broad-based approach [using characters pertaining to the adult and immature stages, as well as reproductive biology] is preferable, since it is particularly unwise in the Tachinidae to give undue weighting to particular characters or suites of characters.”* Portanto, é consenso entre os principais autores e especialistas na família, a grande importância da utilização de estágios imaturos associada com as genitálias feminina e masculina para uma melhor classificação (mais natural), evitando assim que as homoplasias obscureçam as sinapomorfias.

Levando em consideração a importância de se examinar as histórias de vida (semaforontes), os dados de imaturos e de adultos são evidências independentes para a reconstrução das relações filogenéticas (Hennig, 1966; Miller, 1991). Desde Emden (1957), a importância de caracteres de insetos imaturos para a classificação e filogenia foi discutido, com vários exemplos de larvas entre os Holometabola, e vem sendo corroborados em vários

estudos que incluíram esses dados (Lawrence, 2011; Marvaldi, 1997; Miller, 1991; Zhang, 1995). Com o intuito de se utilizar o conceito de holomorfologia de Hennig (1966), i.e., a integração de dados de diferentes fases do ciclo de vida, o presente estudo utilizou dados de ovos, larvas, pupários e adultos (incluindo terminália masculina e feminina), além da morfologia interna, sendo utilizadas as espermatecas. Assim, esses conjuntos independentes de dados, foram analisados simultaneamente para inferir a filogenia da tribo Dufouriini no capítulo 1 e do gênero *Euoestrophasia* Townsend (Dufouriini) no capítulo 2. E por último foi realizada uma análise dos ovos de Oestrophasiini para a corroboração da sua real propagação através de ovos microtipos (capítulo 3).

2. Referências

- Barraclough, D.A. 1992. The systematics of the Australasian Dexiini (Diptera: Tachinidae: Dexiinae) with revisions of endemic genera. *Invertebrate Taxonomy*, 6: 1127-1371.
- Belshaw, R. 1993. *Tachinid flies. Diptera: Tachinidae*. Handbooks for the identification of British Insects, 10, Part 4a (i). Royal Entomological Society of London, London, 169 pp.
- Cantrell, B.K. & Crosskey, R.W. 1989. *Family Tachinidae*, p. 733-784. In: Evenhuis, N.L., ed., *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. Bishop Museum Special Publication 86. Bishop Museum Press, Honolulu and E.J. Brill, Leiden. 1155 pp.
- Cerretti, P.; O'Hara, J.E.; Wood, D.M.; Shima, H.; Inclan, D.J. & Stireman, J.O. III. 2014. Signal through the noise? Phylogeny of the Tachinidae (Diptera) as inferred from morphological evidence. *Systematic Entomology*, 39: 335-353.
- Crosskey, R.W. 1973. A conspectus of the Tachinidae (Diptera) of Australia, including keys to the supraspecific taxa and taxonomic and host catalogues. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement*, 21: 221 pp.
- Crosskey, R.W. 1976. A taxonomic conspectus of the Tachinidae (Diptera) of the Oriental Region. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement*, 26: 357 p.
- Dugdale, J.S. 1969. A classification of the New Zealand genera of Tachinidae (Diptera: Cyclorrhapha). *New Zealand Journal of Science*, 12: 606-646
- Eberhard, W.G. 2010. *Rapid divergent evolution of genitalia*. In: J. Leonard & A. Córdoba (eds.). *The evolution of primary sexual characters in animals*. Oxford: Oxford University Press: 40-78.
- Emden, F.L.van. 1957. The taxonomic significance of the characters of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 2:91-106.
- Evenhuis, N.L. 1994. *Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publishers, Leiden, 600 pp.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 286 p.

- Herting, B. 1957. Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 45: 429-61.
- Herting, B. 1960. *Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae)*. Monographien zur angewandten Entomologie 16: 188 pp.
- Herting, B. 1983. 64c. *Phasiinae*. Die Fliegen der palaearktischen Region 9 (Lieferung 329): 1-88.
- Herting, B. & Dely-Draskovits, A. 1993. *Family Tachinidae*, p. 118-458. In: (Eds.) Soós Á. & Papp, L. *Catalogue of Palearctic Diptera*, Vol. 13. Hungarian Natural History Museum, Budapest, 624 p.
- Kitching, R.L.; Bickel, D. & Boulter, S. 2005. *Guild analyses of Dipteran assemblages: a rationale and investigation of seasonality and stratification in selected rainforest faunas*, p. 388-415. In: (Eds.) Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. *The Evolutionary Biology of Flies*. Columbia University Press, New York, 430 p.
- Kutty, S.N.; Pape, T.; Wiegmann, B.M. & Meier, R. 2010. Molecular phylogeny of the Calyptratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine's Fly. *Systematic Entomology*, 35: 614-635.
- Lambkin, C.L.; Sinclair, B.J.; Pape, T.; Courtney, G.W., Skevington, J.H., Meier, R., Yeates, D.K., Blagoderov, V. & Wiegmann, B. 2013. The phylogenetic relationships among infraorders and superfamilies of Diptera based on morphological evidence. *Systematic Entomology*, 38: 164-179.
- Lawrence, J.F.; Slipinski, A.; Seago, A.E.; Thayer, M.K.; Newton, A.F. & Marvaldi, A.E. 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici*, 61: 1-217.
- Marinho, M.A.T.; Junqueira, A.C.M.; Paulo, D.F.; Esposito, M.C.; Villet, M.H. & Azeredo-Espin, A.M.L. 2012. Molecular phylogenetics of Oestroidea (Diptera: Calyptratae) with emphasis on Calliphoridae: insights into the inter-familial relationships and additional evidence for paraphyly among blowflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65: 840-854.

- Marvaldi, A.E. 1997. Higher level phylogeny of Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) based mainly on larval characters, with special reference to broad-nosed weevils. *Cladistics*, 13:285-312.
- Mesnil, L.P. 1939. *Essai sur les tachinaires (Larvaevoridae)*. Monographies publiées par les Stations et Laboratoires de Recherches Agronomiques 7: 67 + v pp.
- Mesnil, L.P. 1966. 64g. *Larvaevorinae (Tachininae)*. Die Fliegen der palaearktischen Region 10 (Lieferung 263): 881-928.
- Mesnil, L.P. 1980. 64f. *Dexiinae*. Die Fliegen der palaearktischen Region 9 (Lieferung 323): 1-52.
- Miller, J.S. 1991. Cladistics and classification of the Notodontidae (Lepidoptera: Noctuoidea) based on larval and adult morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 204:1-230.
- O'Hara, J.E. 2013. History of tachinid classification (Diptera, Tachinidae). *ZooKeys*, 316: 1-34.
- O'Hara, J.E. & Wood, D.M. 2004. *Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America north of Mexico*. Memoirs on Entomology, International, 18: IV + 410 p.
- O'Hara, J.E. & Cerretti, P. 2016. Annotated catalogue of the Tachinidae (Insecta, Diptera) of the Afrotropical Region, with the description of seven new genera. *ZooKeys*, 575: 1-344.
- Pape, T. 1992. Phylogeny of the Tachinidae family-group (Diptera: Calyptratae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 135: 43-86.
- Pape, T. & Thompson, F.C. (editors). 2010. *Systema Dipterorum, 1.0*. Disponível na World Wide Web em: <http://www.diptera.org/biosys.htm> (acessado em 21/02/2016).
- Richter, V.A. 1987. Morphological parallelisms in the family Tachinidae (Diptera). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 66: 66-86.
- Rubtzov, I.A. 1951. Contribution to the morphology and evolution of the abdomen and genitália of phasiine flies (Diptera, Phasiidae s. l.). *Trudy Vsesoyuznogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 43: 171-249.
- Stireman, J.O. III; O'Hara, J.E. & Wood, D.M. 2006. Tachinidae: Evolution, Behavior, and Ecology. *Annual Review of Entomology*, 51: 525-555.

- Tschorsnig, H.P. 1985. Taxonomie forstlich wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur Struktur des männlichen Postabdomens de Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae). *Stuttgarten Beiträge zur Naturkunde (serie A)*, 383: 137 p.
- Tschorsnig, H.P. & Richter, V.A. 1998. *Family Tachinidae*, p. 691- 827. In: (Eds.) Papp, L. & Darvas, B. Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (with special reference to flies of economic importance), Higher Brachycera. Science Herald, Budapest, 880 p.
- Verbeke, J. 1962. *Contribution a l'étude des Tachinidae africains (Diptera)*. Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Édouard et Albert (1952-1954). Résultats scientifiques, 3 (4), 77-187 + 25 pls.
- Villeneuve, J. 1924. Contribution a la classification des "Tachinidae" paléarctiques. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Série 10*, 7: 5-39.
- Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. 1999. Congruence and Controversy: Toward a Higher-Level Phylogeny of Diptera. *Annual Review of Entomology*, 44: 397-428.
- Wiegmann, B.M.; Trautwein, M.D.; Winkler, I.S.; Barr, N.B.; Kim, J.-W.; Lambkin, C.; Bertone, M.A.; Cassel, B.K.; Bayless, K. M.; Heimberg, A.M.; Wheeler, B.M.; Peterson, K. J.; Pape, T.; Sinclair, B.J.; Skevington, J.H.; Blagoderov, V.; Caravas, J.; Kutty, S.N.; Schmidt-Ott, U.; Kampmeier, G.E.; Thompson, F.C.; Grimaldi, D.A.; Beckenbach, A.T.; Courtney, G.W.; Friedrich, M.; Meier, R. & Yeates, D.K. 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108: 5690-5695.
- Wood, D.M. 1987. *Tachinidae*, p. 1193-1269. In: (Eds.) McAlpine, J.F; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 2. Agriculture Canada Research Branch, Monograph 28, Ottawa, 674 p.
- Zhang, Z.-Q. 1995. A cladistics analysis of Trombiidae (Acari: Parasitengona): congruence of larval and adult character sets. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 96-103.
- Ziegler, J. 1998. Die Morphologie der Puparien und der larvalen Cephalopharyngealskelette der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae) und ihre phylogenetische Bewertung. *Studia Dipterologica*, Supplement, 3: 244 pp.

Análise cladística da tribo Dufouriini e tribos afins (Diptera, Tachinidae) baseada em caracteres morfológicos de adultos e imaturos

Resumo

Tachinidae é uma das maiores famílias de Diptera, com cerca de 8500 espécies válidas. Atualmente, a família está dividida em quatro subfamílias: Phasiinae, Exoristinae, Tachininae e Dexiinae. Esta última contendo Dufouriini, tribo que possui 51 espécies em 13 gêneros, com distribuição mundial, e parasitóides de Coleoptera, principalmente Chrysomelidae e Curculionidae. Tem o seu posicionamento dentro de Dexiinae controverso, incluindo uma proposta de status de subfamília, e até família. Isso pode ser explicado pela necessidade de estudos filogenéticos para o grupo. Este trabalho tem como objetivo testar a monofilia de Dufouriini e de seus gêneros, além de reconstruir uma hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros da tribo, a partir de material disponível em coleções no país e no exterior. Como resultado do estudo morfológico detalhado que incluiu 34 espécies e 22 gêneros do grupo interno, foram construídos 185 caracteres para a análise filogenética, incluindo caracteres morfológicos do ovo, larva, pupário, adultos, incluindo terminália feminina e masculina e espermateca. A análise com pesagem igual dos caracteres resultou em uma única árvore mais parcimoniosa ($L=391$; $CI=63$; $RI=83$), com Dufouriini *sensu lato* sendo recuperado como parafilético. Com base na filogenia obtida, os seus gêneros foram alocados da seguinte forma: 1) *Cenosoma* Wulp, 1890; *Euoestrophasia* Townsend, 1892; *Jamacaria* Curran, 1928 e *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm, 1889 transferidos para Oestrophasiini, tribo revalidada; 2) *Mesnilana* Emden, 1945 e *Rhinophoroides* Barraclough, 2005 *incertae sedis* em Dexiinae; e 3) *Microsoma* Macquart 1855 e *Pandelleia* Villeneuve, 1907 transferidos para Freraeini (além de *Eugymnopeza* Townsend e *Freraea* Robineau-Desvoidy que já faziam parte da tribo). Assim, Dufouriini *sensu stricto*, Oestrophasiini e Freraeini foram recuperadas como monofiléticas. Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini formam um clado que foi considerado como a subfamília Dufouriinae **revalidado**. A seguinte sinonímia é proposta: *Comyopsis* Townsend **sin. nov.** de *Ebenia* Macquart. As espermatecas foram caracterizadas morfológicamente, e, a sua relevância sistemática foi considerada de grande importância para recuperar grupos monofilético.

Palavras-chave: Diptera; Dufouriini; Dufouriinae; Espermateca; Sistemática; Tachinidae.

Abstract

Tachinidae is one of the largest families of Diptera, with about 8500 valid species. Currently, the family is divided into subfamilies: Phasiinae, Exoristinae, Tachininae and Dexiinae, the latter containing the tribe Dufouriini. This tribe has 51 species in 13 genera that are distributed worldwide, and are parasites of Coleoptera, especially Chrysomelidae and Curculionidae. It has a controversial positioning within Dexiinae, including a proposal of subfamily status, and even family. This can be explained by the necessity of a phylogenetic study for the group. The aim of this work was to test the monophyly of Dufouriini alongside its included genus, and to reconstruct phylogenetic relationships among the genera of the tribe, from material available in collections in the country and abroad. As a result of a detailed morphological study that included 34 species and 22 genera of the inner group, 185 characters were built for phylogenetic analysis including morphological characters from the egg, larva, puparium, adults, including female and male terminalia and spermatheca. The equal weighing analysis resulted in a single most parsimonious tree ($L = 391$; $CI = 63$, $RI = 83$), with Dufouriini *sensu lato* being recovered as paraphyletic. Based on the obtained phylogeny, the genera were allocated as follows: 1) *Cenosoma* Wulp, 1890; *Euoestrophasia* Townsend, 1892; *Jamacaria* Curran, 1928 and *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm, 1889 transferred for Oestrophasiini, tribe revalidated; 2) *Mesnilana* Emden, 1945 and *Rhinophoroides* Barraclough, 2005 *incertae sedis* in Dexiinae; and 3) *Microsoma* Macquart 1855 and *Pandelleia* Villeneuve, 1907 transferred for Freraeini (in addition to *Eugymnopeza* Townsend and *Freraea* Robineau-Desvoidy that belonged to the tribe). Therefore, Dufouriini *sensu stricto*, were recovered as monophyletic. Oestrophasiini and Freraeini were recovered as monophyletic. Dufouriini, Freraeini and Oestrophasiini form a clade that was considered as the subfamily Dufouriinae **revalidated**. The following new synonymy is proposed: *Comyopsis* Townsend **syn. nov.** of *Ebenia* Macquart. The spermatheca has been characterized morphologically, and their systematic significance was considered very important to recover monophyletic groups.

Key words: Diptera; Dufouriini; Dufouriinae; systematics; spermatheca; Tachinidae.

1. Introdução

Os trabalhos que tratam da filogenia de Tachinidae são raros na literatura, a saber: Brauer & Bergenstamm (1889-1895); Cerretti *et al.* (2004); Herting (1957; 1960; 1983); Mesnil (1939, 1966); Richter (1987); Townsend (1934-1942); Tschorsnig (1985); Verbeke (1962, 1963); Villeneuve (1924) e Ziegler (1998). A grande maioria deles realizavam hipóteses e relacionamentos intuitivos, gerando muitos casos de grupos artificiais, e.g., tribos e subtribos criados por Mesnil (1939), sendo somente o de Cerretti *et al.* (2014), que realizou um estudo utilizando a metodologia cladística. Esse cenário vem sendo mantido, mesmo em uma escala menor, em Dexiinae e em suas várias tribos. Por exemplo, Crosskey (1973; 1976; 1980) e Cantrell & Crosskey (1989) considerando as tribos Campylochotini, Phyllomyini, Thelairini, Voriini e Wagneriini, posicionaram-nas em Tachininae, ao contrário da classificação atual (Herting, 1984; O'Hara & Wood, 2004) que os colocam em Dexiinae, demonstrando assim, as várias classificações discordantes entre si.

Este fato pode ser explicado pela alta similaridade morfológica associada com a alta convergência de caracteres em Dexiinae, igualmente como ocorre em toda a família (Mesnil, 1980; O'Hara, 2013).

Seguindo os últimos catálogos de Tachinidae (Herting & Dely-Draskovits, 1993; O'Hara & Wood, 2004; Cerretti & O'Hara, 2016), Dufouriini é uma das tribos de Dexiinae, já em outros trabalhos é uma tribo de sua própria subfamília, Dufouriinae (Verbeke, 1962;1962; Crosskey, 1976; 1980) e, que possuía então, 13 gêneros (tabela 1) com distribuição mundial (Cantrell & Burwell, 2010; Crosskey, 1976; 1980; Guimarães, 1971 [como Oestrophasiini]; Herting & Dely-Draskovits, 1993; O'Hara & Wood, 2004). Os indivíduos desta tribo são caracterizados por, em todas as espécies com registros, serem parasitóides de besouros adultos, com isto, a grande maioria dos seus gêneros apresentam ovoposidores modificados de diversas formas (Herting, 1957) para infectar seus hospedeiros utilizando as estratégias, até então conhecidas, de perfuração do epitélio e introdução de larvas a partir das aberturas naturais, e.g., boca.

Esta tribo foi primeiramente elevada ao nível de família, Dufouridae (Robineau-Desvoidy, 1830), a partir da descrição do gênero-tipo *Dufouria* Robineau-Desvoidy, 1830. Em um trabalho sobre as terminálias masculinas de Tachinidae, teve seu status alterado para subfamília (Verbeke, 1963). Porém, a partir do catálogo Paleártico de Tachinidae (Herting,

1984) passou a ser considerada uma tribo de Dexiinae, com base em dados da genitália feminina (Herting, 1957).

A complexa e divergente classificação da tribo, como mostrada em seu histórico sistemático, é um bom exemplo de um posicionamento discordante a partir de diferentes autores dentro de Tachinidae.

Tabela 1. Gêneros pertencentes a Dufouriini (*sensu lato*) antes do presente estudo.

Gênero	Distribuição geográfica
<i>Chetoptilia</i> Rondani, 1862	Afrotropical, Australásia; Paleártico; Oriental
<i>Comyops</i> Wulp, 1891	Neotropical
<i>Comyopsis</i> Townsend, 1919	Neotropical
<i>Dufouria</i> Robineau-Desvoidy, 1830	Neártico; Paleártico
<i>Ebenia</i> Macquart, 1846	Neotropical
<i>Euoestrophasia</i> Townsend, 1892	Neotropical
<i>Jamacaria</i> Curran, 1928	Neotropical
<i>Mesnilana</i> Emden, 1945	Afrotropical
<i>Microsoma</i> Macquart 1855	Paleártico
<i>Oestrophasia</i> Brauer & Bergenstamm, 1889	Neártico; Neotropical
<i>Pandelleia</i> Villeneuve, 1907	Afrotropical; Paleártico
<i>Rhinophoroides</i> Barraclough, 2005	Afrotropical
<i>Rondania</i> Robineau-Desvoidy, 1850	Australásia; Paleártico

1.1. Histórico sistemático da tribo Dufouriini

Robineau-Desvoidy (1830) criou a família Dufouriidae para sua seção dos Dufourides, que continha os gêneros: *Dionaea* Robineau-Desvoidy (atualmente em Phasiinae - Leucostomatini); *Phanemya* Robineau-Desvoidy; (sinônimo júnior de *Clairvillia* Robineau-Desvoidy e atualmente em Phasiinae - Leucostomatini); *Clelia* Robineau-Desvoidy;

(sinônimo júnior de *Leucostoma* Meigen, 1803 e atualmente em Phasiinae - Leucostomatini); *Feburia* Robineau-Desvoidy; (*nomina dubia*); *Dufouria* Robineau-Desvoidy e *Rhinophora* Robineau-Desvoidy (atualmente pertencente a Rhinophoridae).

Mesnil (1939) reviveu o grupo como uma subtribo de Phasiini, Dufouriina, que possuía alguns gêneros aberrantes em sua classificação. Foram agrupados por possuírem o occipício totalmente forrado com cerdas pretas e o tergito abdominal 1+2 um pouco escavado acima, atrás do escutelo, características não confiáveis para definir o grupo, visto que, ocorrem em vários outros gêneros não relacionados. O autor realizou uma classificação, baseada principalmente na quetotaxia. Esta subtribo seria o centro de dispersão de Phasiinae (i. e., todas os outros grupos desta subfamília derivam dessa subtribo) (Figura 1). Relacionando-se com a definição inicial deste grupo realizada por Robineau-Desvoidy, somente o gênero-tipo *Dufouria* foi mantido nesta classificação, que passou a apresentar os seguintes gêneros:

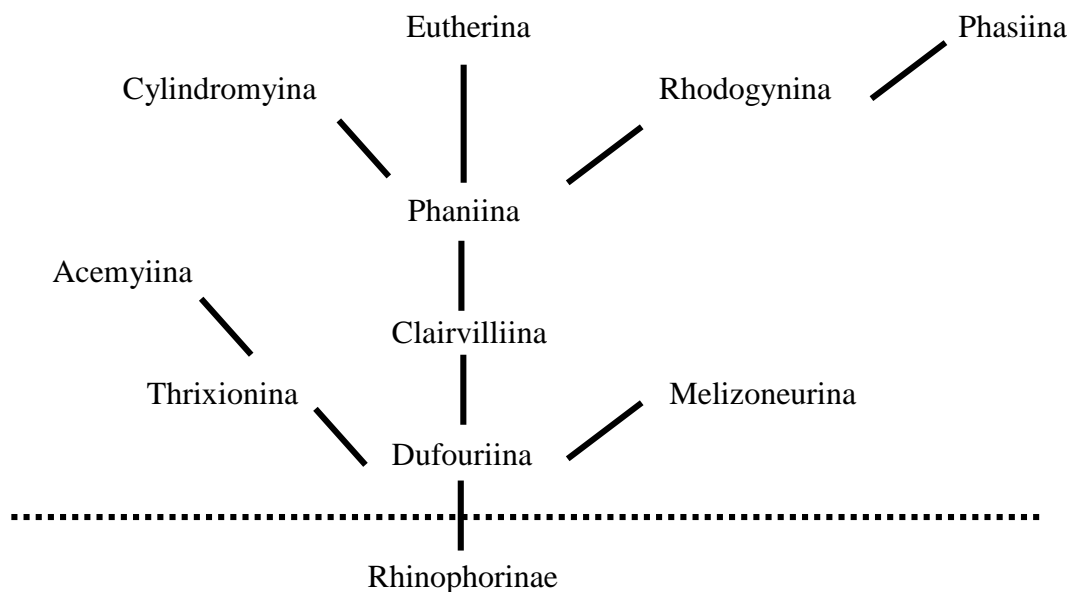


Figura 1. Esquema evolutivo das subtribos de Phasiini por Mesnil (1939), redesenhado após sua figura na p. 59.

Anurogyna Brauer & Bergenstamm (sinônimo júnior de *Graphogaster*); *Graphogaster* Rondani Rondani, 1868; *Macroprosopa* Brauer & Bergenstamm, 1889; *Plesina* Meigen, 1838; *Tamiclea* Macquart 1836 (sinônimo júnior de *Strongygaster*); *Paratamiclea*

Villeneuve, 1936 (sinônimo júnior de *Eutrixopsis* Townsend, 1919); *Pararondania* Villeneuve, 1916; *Rondaniooestrus* Villeneuve, 1916 e *Xysta* Meigen, 1824.

Além de outros gêneros tradicionalmente considerados como Dufouriini: *Dufouria* Robineau-Desvoid, 1830; *Chetoptilia* Rondani, 1862; *Pandelleia* Villeneuve, 1907; *Rondania* Robineau-Desvoid, 1850; *Pseudoptilops* Stein, 1924 (sinônimo júnior de *Dufouria*) e *Syntomogaster* Egger, 1860 (sinônimo júnior de *Microsoma* Macquart, 1855).

Townsend em seu *Manual of Myiology* (1934-1942) realizou uma classificação muito diferente de Mesnil (1939). O conceito da tribo Dufouriini não existia para o autor, portanto, os gêneros que são tradicionalmente considerados como Dufouriini estão espalhados em diversas outras tribos, em uma conformação artificial. Por exemplo, *Dufouria*, com o nome de *Minella* Robineau-Desvoidy, 1830, está alocado em Macquartiini; *Rondania* Robineau-Desvoidy e *Campogaster* Rondani (sinônimo júnior de *Microsoma* Macquart), estão em Strongygastrini e *Pandelleia* está em Phasiini.

Emden (1945), em seu trabalho sobre os taquinídeos da região Afrotropical, concorda com o posicionamento do grupo proposto por Mesnil, como pertencendo a Phasiinae, porém, eleva a subtribo em tribo (Dufouriini), e adiciona os gêneros: *Diplopota* Bezzi, 1917 (sinônimo júnior de *Imitomyia* e atualmente em *Imitomyiini*); *Afrophasisia* Curran, 1939 (sinônimo júnior de *Pandelleia*) e *Mesnilana* Emden, 1945. O autor, além disso, retira os seguintes gêneros da tribo: *Paratamiclea* Villeneuve (sinônimo júnior de *Eutrixopsis* e hoje em Palpostomatini - Tachininae) e *Rondaniooestrus* Villeneuve (hoje alocado em sua própria tribo Rondanioostrini - Phasiinae).

Emden (1950) acrescenta mais dois gêneros em Dufouriini: *Weberia* Robineau-Desvoidy, 1830 e *Freraea* Robineau-Desvoidy, 1830, e relata que a tribo é a mais primitiva de Phasiinae (porém, o autor não relata o motivo dessa afirmação).

Rubtzov (1951), em seu trabalho pioneiro sobre genitália masculina da então família Phasiidae (Phasiinae), foi o primeiro a postular que os gêneros *Rondania* e *Microsoma* pertenciam a também então família Dexiidae (atual Dexiinae).

Mesnil (1953) descreveu o gênero Afrotropical *Rossimyopsis* Mesnil, e considerando a quetotaxia e a venação alar, o posiciona em Dufouriini.

Herting (1957), em um estudo do pós-abdômen feminino de Calyptratae, corroborado por evidências do pós-abdômen do macho (comunicação pessoal de Verbeke), construiu um

novo conceito de Dexiinae, no qual Dufouriini, pela primeira vez, ao invés de ser considerado pertencente a Phasiinae, foi tratado como uma tribo da subfamília, por não possuir o sintergito 9+10. No mesmo trabalho, retirou os seguintes gêneros da tribo: *Macroprosopa* Brauer & Bergnstamm (hoje em Macquartini - Tachininae); *Ptilopsina* (sinônimo júnior de *Anthomyiopsis Townsend* e em Macquartini - Tachininae); *Graphogaster* Rondani (Graphogastrini - Tachininae); *Xysta* Meigen (Phasiini - Phasiinae) e *Tamiclea* Macquart (sinônimo júnior de *Strongygaster* e atualmente em Strongygastrini). Em seu trabalho sobre a biologia dos taquinídeos paleárticos, Herting (1960), repetiu a nova conformação da tribo Dufouriini, recolocou *Weberia* Robineau-Desvoidy em Leucostomatini (Phasiinae), que passou a possuir, na região Paleártica: *Dufouria*; *Compogaster* (sinônimo júnior de *Microsoma*); *Chetoptilia*; *Rondania*; *Pandelleia* e *Freraea*.

Verbeke (1962; 1963) investigou, pela primeira vez, a genitália masculina de todos os grupos de Tachinidae. Reconheceu dentro da complexidade da genitália masculina alguns "tipos" gerais associados com três estruturas. Em primeiro lugar, a ligação entre o basifalo e distifalo é "direta e não-móvel" (tipo I) ou "indireta e móvel" (tipo II). Em segundo lugar, o distifalo tanto carece (POS [= *Phasia*, *Ocyptera*, *Strongygaster*] type) ou quando possui (DEG [= *Dexia*, *Echinomyia*, *Gonia*] type) microestruturas ventrais longitudinais. Em terceiro lugar, o "parâmero posterior" (pré-gonito) pode ser de três tipos: tipo A, sensorial; tipo B, intermediário; e tipo C, conectivo. Com base na observação detalhada da genitália Masculina, Verbeke (1962) elevou Dufouriini para o status de subfamília, Dufouriinae, e seria o "centro de dispersão" de Tachinidae (Fig. 2), pois, Dufouriini, juntamente com Macquartiini, possuiriam os parâmetros posteriores (i.e., pós-gonitos) do tipo B, ou seja, básico e intermediário em relação aos tipos A e C. Por compartilhar o edeago do tipo II e distifalo do subtipo de *Dexia*, a tribo Dufouriini constituiria uma ponte entre as subfamílias Voriinae e Dexiinae, já Macquartiini, com seu edeago do tipo I e distifalo do subtipo *Echinomyia*, constituiria uma ponte entre as subfamílias Eutachininae e Echinomyiinae. Por fim, Dufouriinae seria uma conexão entre os Phasiinae.

Considerou os seguintes grupos dentro de Dufouriini: *Freraea*, com os gêneros *Freraea*, *Litophasia* e *Compogaster*; *Pandelleia*, com o gênero *Pandelleia*; *Eutrixia*, com o gênero *Eutrixia*; *Dufouria*, com os gêneros *Dufouria*, *Rondania* e *Chetoptilia*; *Graphogaster*, com os gêneros *Graphogaster* e *Ancistrophora*.

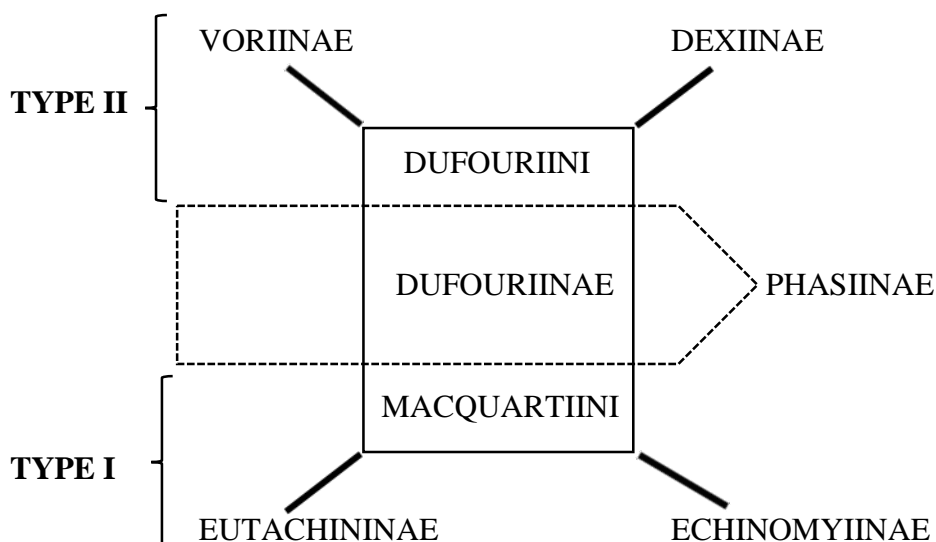


Figura 2. Sistema de classificação das subfamílias de Tachinidae em relação ao tipo de falo por Verbeke (1962), redesenhado após sua figura na p. 147.

Thompson (1963), em seu trabalho sobre os taquinídeos de Trinidad e Tobago, discute um provável parentesco de *Comyops* Wulp 1891, *Comyopsis* Townsend 1919, e *Ebenia* Macquart, 1846 (Ebeniini, em parte), com o gênero europeu *Dufouria* Robineau-Desvoidy, 1830, a partir dos caracteres da anatomia larval e do esqueleto céfalo-faríngeo.

Mesnil (1966), no "*Die Fliegen der palaearktischen Region*", considerou o grupo como uma subtribo de Voriini. Dufouriini foi então dividido em três subtribos: Dufouriina, contendo somente o gênero *Dufouria*; Campogastrina, contendo 5 gêneros: *Chetoptilia*, *Afrophasia* (sinônimo júnior de *Pandelleia*), *Pandelleia*, *Rondania* e *Microsoma*, e por último, Freraeina, utilizando o mesmo conceito da tribo Freraini criado por Townsend (1936a), com *Eugymnopeza* Townsend e *Freraea*. O autor reanalisou a classificação de Tachinidae a luz de novos descobrimentos de larvas por Thompson (1962; 1963), pós-abdômen das fêmeas por Herting (1957) e o estudo da genitália masculina por Verbeke (1962). Esses estudos forneceram subsídios para uma nova classificação (Fig. 3), no qual Myiophasiina seria o novo grupo dispensor da família, e Freraeina seria o de Voriini (grupo no qual Mesnil posicionou como perto de Campogastrina e Dufouriina).

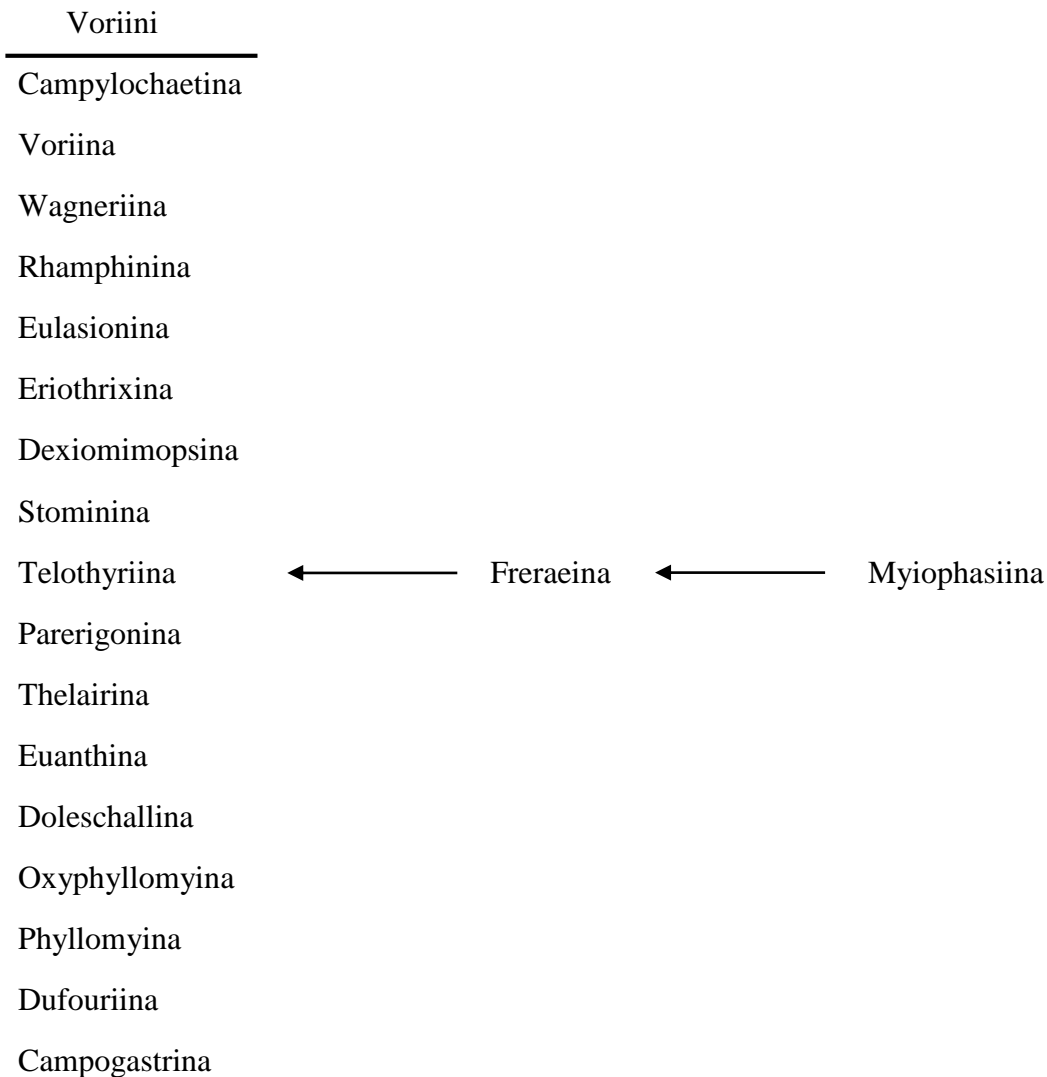


Figura 3. Parte da classificação dos grupos de Tachinidae por Mesnil (1966), redesenhado com base na tabela da p. 882.

Mesnil (1975), nesse mesmo trabalho, revisou os gêneros paleárticos das três subtribos e propôs (concordando com Thompson) a possibilidade de que alguns Ebeniini da América do Norte (na realidade, nenhum desses gêneros ocorrem na América do Norte, mas sim na América Central e do Sul [Neotropical]) (*Comyops*, *Comyopsis* e *Ebenia*) poderiam ser classificados na sua Dufouriina, e que os gêneros americanos *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm e *Cenosoma* Wulp poderiam ser classificados na sua Campogastrina (porém, o autor não discute os motivos que o fizeram realizar esse último posicionamento).

Crosskey (1976), no catálogo da região Oriental, volta a considerar a tribo como uma subfamília, somente por motivos de conveniência (não pertenceriam nem a Dexiinae ou

Phasiinae), agora contendo *Imitomyiini* e *Dufouriini*. O autor incluiu os gêneros *Kambaitimyia* Mesnil e *Anthomyiopsis* Townsend na tribo.

Crosskey (1980), no catálogo de Tachinidae Afrotropical, não realizou nenhuma mudança sistemática dos gêneros incluídos em *Dufouriini* (contendo *Chetoptilia*, *Mesnilana*, *Pandelleia*, *Plesina* e *Rossimyops*), porém realizou uma nova combinação, *Afrophasia* como sinônimo júnior de *Pandelleia*.

Herting (1984), no catálogo de Tachinidae Paleártico, discorda das proposições supra-genéricas de Mesnil (adicionando *Eugymnopeza* Townsend, e mantendo os mesmos gêneros já estabelecidos anteriormente), e considerou todas as suas subtribos como uma única tribo-*Dufouriini* (concordando também com o conceito de Verbeke, com exceção do grupo *Graphogaster*). Reposiciona os gêneros que havia retirado da tribo em seu trabalho anterior (Herting, 1960): *Plesina* na tribo *Minthoini* em Tachininae, o gênero *Litophasia* Girschner, 1887 na tribo *Catharosiini* e o gênero *Ancistrophora* Schiner 1865 e *Graphogaster* Rondani, 1868 na tribo *Graphogastrini*, os três últimos na subfamília *Phasiinae*.

Crosskey (1984) realizou uma chave para as tribos e gêneros encontrados na região sul e tropical da África. A chave para a tribo *Dufouriini* contém os mesmos gêneros do seu catálogo de Tachinidae Afrotropical (1980), compondo quatro entradas diferentes para cinco gêneros, assim, chegando próximo ao ponto em que praticamente cada gênero possui uma única entrada para a chave da tribo, evidenciando que esse agrupamento poderia ser artificial.

Tschorsnig (1985), realizou um estudo compreensivo do pós-abdômen masculino de Tachinidae, que definiu *Dexiinae* por sinapomorfias putativas do basifalo com o distifalo. Neste trabalho, seguiu a classificação de Herting, e incluiu a tribo *Oestrophasiini* (*sensu* Guimarães, 1977) dentro de *Dufouriini*, retirou o gênero *Kambaitimyia* Mesnil (realocando em *Strongygastrini* - *Phasiinae*) e manteve seu posicionamento em *Dexiinae*. Porém, o autor não encontrou características que considerassem esse grupo como natural. Por exemplo, na sua chave dicotômica baseada no pós-abdômen do macho, os gêneros *Dufouria* e *Microsoma* aparecem com diversas exceções dentro da tribo.

Richter (1987), em seu estudo sobre paralelismo na família Tachinidae, realizou uma classificação muito parecida com o de Mesnil (1966), a tribo *Dufouriini* faria parte da subfamília *Voriinae* (juntamente com a tribo *Voriini sensu* Herting, 1984). O principal motivo da separação dessa subfamília com *Dexiinae* é o método da postura dos ovos, pois em *Voriinae* os ovos/larvas são colocados diretamente no hospedeiro, já em *Dexiinae* (*Dexiini*

sensu Herting, 1984) a postura dos ovos é realizada fora do hospedeiro, exigindo que a larva de primeiro ínstar realize uma busca ativa para realizar a infecção.

Richter & Farinets (1990), em um estudo sobre primeiro ínstar larval de espécies Paleárticas, coletaram evidências, a partir da larva de *Microsoma* e *Pandelleia* da (agora) tribo Campogastrini, e *Dufouria* da tribo Dufouriini, para considerar os 2 grupos (*sensu* Mesnil, 1966) separados.

Ziegler (1998), em um trabalho sobre o pupário e o esqueleto céfalo-faríngeo da larva de terceiro ínstar de Tachinidae, relata que a tribo não pode ser justificada como monofilética. Alocou *Rondania* e *Dufouria* em Voriini, com base no esqueleto cefálico do terceiro ínstar larval.

O'Hara & Wood (2004), no catálogo de Tachinidae Neártico, retiraram de Dufouriini o gênero *Anthomyiopsis* Townsend (consideraram como um gênero não posicionado de Tachininae), e o gênero *Eutrixia* Coquillett (como Palpostomatini - Dexiinae). Além de transferiram o gênero *Freraea* para a tribo Freraeini, e ainda retiraram o gênero europeu *Microsoma* de Dufouriini (os autores, porém, não discutem qual seria seu novo posicionamento).

Barraclough (2005) descreveu o gênero monotípico *Rhinophoroides* Barraclough, e o posiciona em Dufouriini. Embora não tenha encontrado nenhuma evidência de parentesco próximo deste gênero com os outros Dufouriini africanos e europeus, posicionou-o na tribo por causa da semelhança com outro gênero monotípico africano, *Mesnilana* Emden. Relata que provavelmente a tribo não é monofilética.

Cerretti *et al.* (2009) realizaram uma revisão sistemática do gênero Afrotropical *Rossimyopsis*, transferindo-o para Minthoini (Tachininae) baseado na genitália masculina.

Cantrell & Bruwell (2010) realizaram um estudo dos Dufouriini australianos listando os gêneros atualmente relacionados na tribo (e.g., todos os gêneros de Oestrophasiini além de *Comyops* e *Ebenia* de Ebeniini). Porém, houve alguns problemas, visto que o gênero *Plesina* foi retirado da tribo anteriormente (Minthoini por Herting, 1984), e que evidentemente não faz parte da tribo (Kugler, 1978), e mesmo assim foi considerado em Dufouriini. Os autores consideram a tribo com os gêneros relacionados por eles, como provavelmente não monofilética.

Cerretti *et al.* (2014) realizaram a primeira análise filogenética de Tachinidae baseado em caracteres morfológicos. Mesmo amostrando quase somente espécies paleárticas (1 Oriental, 1 Neártica, 8 Afrotropicais, 482 Paleárticas e nenhuma da Australásia e Neotropical), Dufouriini, que incluiu os gêneros *Chetoptilia*, *Dufouria*, *Rondania*, *Pandelleia*, *Freraea* e *Eugymnopeza* (Freraeini foi intencionalmente incluído em Dufouriini) teve como um dos resultados a sua parafilia, e com isso, também a de Dexiinae, em relação a Phasiinae (Fig. 4).

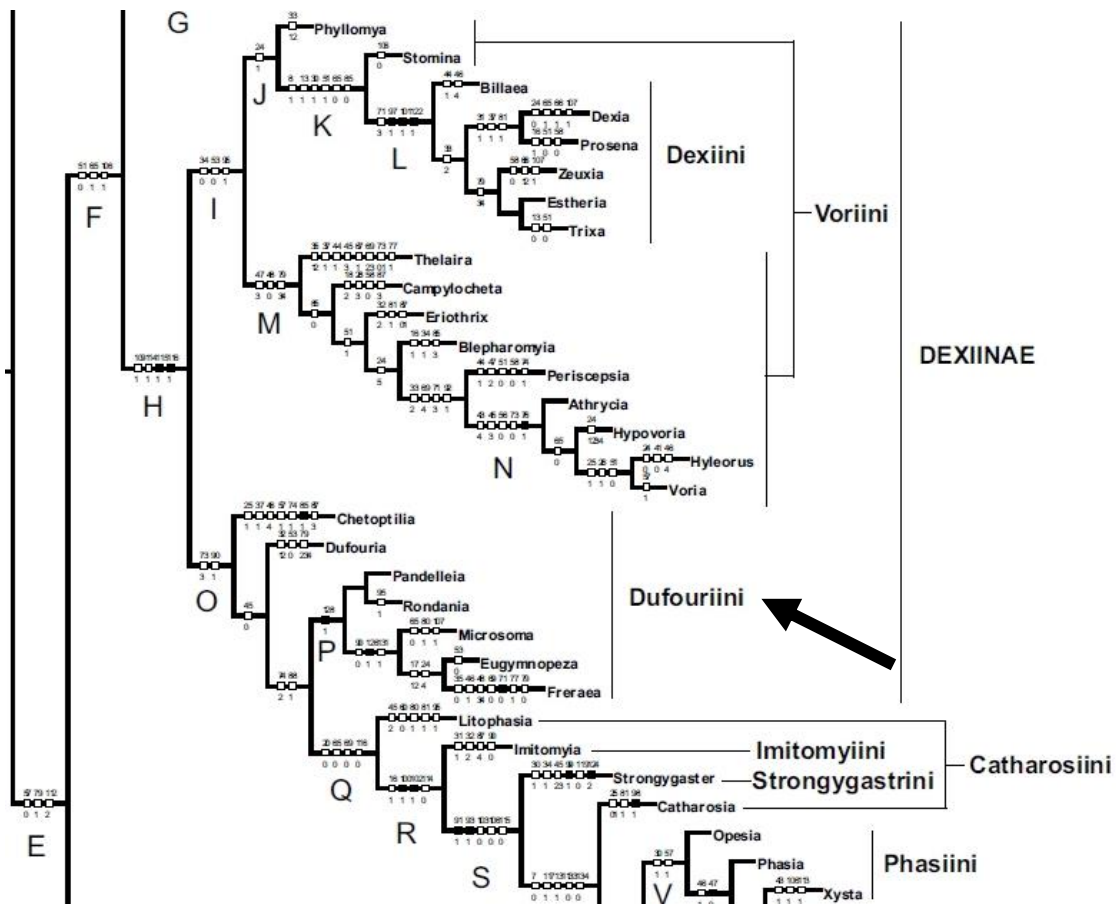


Figura 4. Parte do cladograma obtido por Cerretti *et al.* (2014) utilizando dados morfológicos. A seta indica o posicionamento de Dufouriini.

Essa parafilia de Dufouriini com Phasiinae foi sustentada por duas homoplasias: comprimento do sexto setor costal (CS6), ausente (ou seja, M ou pecíolo de R4+5 atingindo margem da asa na ponta da asa) (caráter 73:3 de Cerretti *et al.*, 2014) e a "janela" média basal membranosa no esternito 5, ausente (caráter 90:1 de Cerretti *et al.* 2014). Esse último caráter não reflete precisamente a morfologia dos táxons em questão, pois, essa "janela" membranosa (i.e., linha membranosa lateral), está presente em *Dufouria*, porém, na matriz de caracteres foi codificado como ausente.

Tabela 2. Diferentes posicionamentos sistemáticos de Dufouriini por vários autores.

Gênero tipo <i>Dufouria</i> R.-D./Autor	Família	Subfamília	Tribo	Subtribo
Robineau-Desvoidy, 1830	Dufouriidae	-	-	-
Mesnil, 1939	Tachinidae	Tachininae	Phasiini	Dufouriina
Emden, 1945	Tachinidae	Phasiinae	Dufouriini	-
Herting, 1957; 1960; 1984; Herting & Dely-Draskovits, 1993	Tachinidae	Dexiinae	Dufouriini	-
Verbeke, 1962	Tachinidae	Dufouriinae	Dufouriini	-
Mesnil, 1966	Tachinidae	Tachininae	Voriini	Dufouriina
Crosskey, 1976; 1980; 1984	Tachinidae	Dufouriinae	Dufouriini	-
Richter, 1987	Tachinidae	Voriinae	Dufouriini	-
O'Hara & Wood, 2004	Tachinidae	Dexiinae	Dufouriini	-
Cantrell & Bruwell, 2010	Tachinidae	Dexiinae	Dufouriini	-
Cerretti <i>et al.</i> , 2014	Tachinidae	Dexiinae	Dufouriini	-

Como pode ser visto nesse histórico sistemático, Dufouriini passou por várias mudanças no seu posicionamento, sendo considerado por diferentes autores em 4 subfamílias diferentes (Dexiinae, Duforiinae, Phasiinae e Voriinae), constituindo um grupo complexo e de difícil posicionamento sistemático. Apesar de boa parte dos gêneros paleárticos de Dufouriini e os gêneros neotropicais que pertenciam a Oestrophiini estarem bem delimitados e revisados, as suas relações filogenéticas e a delimitação de níveis supragenericos estão mal resolvidas. Desta forma, evidencia-se a necessidade de um estudo abrangente e detalhado para a tribo. O presente estudo, incluindo todos os gêneros pertencentes a Dufouriini e baseado em uma grande quantidade de caracteres morfológicos de

adultos e de estgios imaturos (ovos, larvas, puprios), contribui na direao de esclarecer as relaoes internas e a monofilia da tribo, alem das suas relaoes supra-tribais.

2. Objetivos

O objetivo geral deste estudo é propor uma classificação natural, i.e., contendo somente grupos monofiléticos, que representa a filogenia da tribo Dufouriini e afins, baseado em caracteres morfológicos de adultos e de estágios imaturos, como ovos, larvas e pupários. E os objetivos específicos:

Delimitar e verificar o posicionamento de Dufouriini e tribos afins;

Delimitar e verificar o posicionamento dos gêneros de Dufouriini s.s., Oestrophasiini e Freraeini;

Verificar em qual subfamília as três tribos se posicionam;

Verificar a influência que diferentes fontes de dados de diferentes semaforontes (adultos, ovos, larvas e pupários) exercem na análise cladística;

Examinar e discutir a importância sistemática das espermatecas.

3. Material e métodos

3.1. Material de estudo

Foram examinados 223 espécimes depositados nas seguintes instituições:

ARC - *Arthropod Research Collection*, Michigan State University, Michigan, Estados Unidos da América.

BMNH - *Natural History Museum*, Londres, Inglaterra.

DZUP - Coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, Curitiba, Brasil.

INBio - *Instituto Nacional de Biodiversidad*, San José, Costa Rica.

MZSP - *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, São Paulo, Brasil.

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

Além disso, os seguintes acrônimos são citados ao longo do texto:

NMSA - *Natal Museum*, Department of Arthropoda, Pietermaritzburg, África do Sul.

USNM - *National Museum of Natural History*, Washington DC, Estados Unidos da América.

Também foi incluído no material de estudo, exemplares coletados nos estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Rondônia no âmbito do Projeto SISBIOTA-Diptera (CNPq-FAPESP), coordenador Carlos Lamos, vice-coordenador Silvio Nihei.

3.2. Estudo morfológico e terminologia

Para o estudo de exemplares adultos, espécimes secos e alfinetados foram examinados em estereomicroscópio Leica EZ4. O microscópio óptico Leica DM2500 foi utilizado para a análise dos pós-abdômens, das larvas de primeiro ínstar e das espermatecas.

Para o estudo do pós-abdômen masculino os espécimes foram cuidadosamente dissecados a partir do quinto segmento, para não danificar o sexto tergito e mantendo, da melhor forma possível, a integridade do abdômen. No caso das fêmeas, para estudo do pós-abdômen feminino e obtenção das espermatecas, das larvas e/ou ovos, o abdômen foi seccionado a partir do quarto segmento, raramente no terceiro. As terminálias masculinas foram submetidas a clareamento em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 10% por quatro minutos em água fervente, neutralizadas em solução de ácido acético 5% e lavadas em água. Já a terminália feminina, as larvas, as espermatecas e os ovos foram submetidos a processo semelhante, exceto por terem sido aquecidas por 10 minutos em solução de KOH 10%, evitando assim, a agitação do frasco pelas bolhas de água e mantendo assim sua integridade. Ao final do procedimento, o material foi embebido em glicerina, acondicionado em micro frascos plásticos e alfinetado ao respectivo espécime.

A terminologia da morfologia dos adultos e das espermatecas seguiu Cumming & Wood (2010). O termo utilizado para a estrutura da asa, traço da veia M2, foi retirado de

Crosskey (1976). Para terminália masculina foi seguido Tschorsnig (1985), e para a feminina seguiu Herting (1957).

Foram incluídos nesse estudo todos os estágios imaturos disponíveis. A principal fonte de dados das larvas de primeiro ínstar e dos ovos foi obtida a partir da dissecação do trato reprodutivo das fêmeas alfinetadas. O valor desta estratégia é limitado pela disponibilidade de fêmeas grávidas, porém, foi possível encontrar exemplares adequados para a maioria dos gêneros. O pupário foi de difícil obtenção, pois a sua aquisição depende da forma que foi realizada a coleta e da maneira que foi feita a sua preservação e associação com o respectivo espécime, além dos problemas da conservação do material (Ziegler, 1998).

A terminologia das larvas de primeiro ínstar, seguiram a nomenclatura proposta por Thompson (1963), com algumas modificações discutidas por Cantrell (1988), e.g., a larva é considerada possuindo 12 segmentos (Thompson não considerava as estruturas cefálicas como um segmento distinto, portanto, a larva possuiria 11 segmentos). O nome esqueleto cefálico de Courtney *et al.* (2000) foi utilizado. A terminologia das estruturas dos pupários seguirá Ziegler (1998).

O estudo de Gaponov (2003) foi o mais abrangente e detalhado realizado para os ovos de toda a família, e, portanto, sua terminologia foi seguida.

Muitas informações desses estágios foram obtidas na literatura, e estão discriminados na tabela 3. A fim de elucidar a sua importância filogenética, esses dados, mesmo com as dificuldades discutidas, foram incluídos, e analisadas, na mesma inferência, sob a luz do “Requerimento da Evidência Total”, que é a soma de todas as evidências (neste trabalho, na forma de diferentes semaforontes) disponíveis no momento (Rieppel, 2005), que terá um efeito (revelante) sobre a nossa crença em uma determinada conclusão (Fitzhugh, 2006), neste caso, sobre as sinapormofias que sustentam grupos monofilético.

Esse estudo representa um passo para seguir o requerimento de evidência total tanto quanto possível, pois nunca antes em uma análise cladística de Tachinidae, os dados de larva, espermateca, genitália, ovo, e pupário foram analisados simultaneamente.

Tabela 3. Terminais utilizados na análise cladística com sua respectiva distribuição, fonte de dados, e discriminação se a referente estrutura foi observada diretamente ou a partir de dados da literatura (• = examinado; - = não examinado).

Subfamília	Tribo	Espécie	Região	Adulto	Larva	Ovo	Espermateca	Pupário
Tachinae	Tachinini	<i>Xanthozona melanopyga</i> (Wiedmann, 1830)	Neotropical	•	•	•	•	•
Phasiinae	Cylindromyiini	<i>Cylindromyia carinata</i> (Townsend, 1927)	Neotropical	•	Dupuis, 1963	Dupuis, 1963	•	Dupuis, 1963
Phasiinae	Catharosiini	<i>Catharosia pygmaea</i> Fallén, 1815	Paleártica	•	-	-	-	-
Phasiinae	Imitomyiini	<i>Imitomyia sugens</i> (Loew, 1863)	Neártica	•	-	-	•	-
Phasiinae	Strongygastrini	<i>Strongygaster triangulifera</i> (Loew, 1863)	Neártica	•	•	•	•	•
Dexiinae	Dexiini	<i>Billaea claripalpis</i> (Wulp, 1895)	Neotropical	•	Thompson, 1960	•	•	•
Dexiinae	Dexiini	<i>Prophorostoma pulchra</i> Townsend, 1927	Neotropical	•	•	•	•	-
Dexiinae	Dexiini	<i>Dexia rustica</i> (Fabricius, 1775)	Paleártica	•	Richter & Farinets, 1983	Richter & Farinets, 1983	-	Ziegler, 1998

Dexiinae	Voriini	<i>Voria ruralis</i> Fallén, 1810	Cosmopolita	●	●	●	●	●
Dexiinae	Dufouriini	<i>Chetoptilia angustifrons</i> Mesnil, 1953	Australasia & Oriental	Cantrell & Bruwell, 2010	-	Cantrell & Bruwell, 2010	-	Cantrell & Bruwell, 2010
Dexiinae	Dufouriini	<i>Chetoptilia puella</i> (Rondani, 1962)	Paleártica	●	●	●	●	-
Dexiinae	Dufouriini	<i>Comyops nigripennis</i> Wulp, 1891	Neotropical	●	Thompson, 1963	Thompson, 1963	-	-
Dexiinae	Dufouriini	<i>Dufouria chalybeata</i> (Meigen, 1824)	Paleártica	●	●	●	●	Thompson & Rabaud, 1914
Dexiinae	Dufouriini	<i>Dufouria occlusa</i> (Robineau-Desvoidy, 1863)	Paleártica	●	-	-	Draber-Mońko, 1968	-
Dexiinae	Dufouriini	<i>Dufouria nigrita</i> (Fallén, 1810)	Paleártica	●	Richter & Farinets 1990	●	●	-
Dexiinae	Dufouriini	<i>Ebenia claripennis</i> Macquart, 1846	Neotropical	●	Thompson, 1963	Thompson, 1963	●	-
Dexiinae	Dufouriini	<i>Ebenia fumata</i> (Townsend, 1919) comb. nov.	Neotropical	●	Thompson, 1963	Thompson, 1963	-	Townsend, 1942
Dexiinae	Dufouriini	<i>Rondania cucullata</i> Robineau-Desvoidy, 1850	Paleártica	●	-	-	-	Ziegler, 1998

Dexiinae	Dufouriini	<i>Rondania dimidiata</i> (Meigen, 1824)	Paleártica	●	-	●	●	Draber-Mońko, 1968
Dexiinae	Dufouriini	<i>Rondania fasciata</i> (Macquart, 1834)	Paleártica	●	-	●	●	Draber-Mońko, 1968
Dexiinae	Freraeini	<i>Eugymnopeza braueri</i> Townsend, 1933	Paleártica	Cerretti & Mei, 2001	Cerretti & Mei, 2001	Cerretti & Mei, 2001	-	Cerretti & Mei, 2001
Dexiinae	Freraeini	<i>Freraea gagatea</i> Robineau-Desvoidy, 1830	Paleártica	●	●	●	●	Nielsen, 1916
Dexiinae	Freraeini	<i>Microsoma exiguum</i> (Meigen, 1824)	Paleártica	●	●	●	●	Berry & Parker, 1950
Dexiinae	Freraeini	<i>Pandelleia dimorphia</i> (Curran, 1939)	Afrotropical	●	-	●	-	-
Dexiinae	Freraeini	<i>Pandelleia sexpunctata</i> (Pandellé, 1896)	Paleártica	●	Richter & Farinets 1990	●	●	-
Dexiinae	Freraeini	<i>Pandelleia</i> undescribed sp.	Afrotropical	●	-	●	-	-
Dexiinae	Oestrophasiini	<i>Cenosoma signiferum</i> Wulp, 1890	Neotropical & Neártica	●	●	●	●	Grillo & Alvarez, 1984
Dexiinae	Oestrophasiini	<i>Cenosoma thompsoni</i> Guimarães, 1977	Neotropical	●	●	●	●	Grillo & Alvarez, 1984

Dexiinae	Oestrophiini	<i>Euoestrophasia aperta</i> Brauer & Bergenstamm, 1889	Neotropical	●	-	●	-	Parker <i>et al.</i> , 1950
Dexiinae	Oestrophiini	<i>Euoestrophasia panamensis</i> Guimarães, 1977	Neotropical	●	●	●	●	●
Dexiinae	Oestrophiini	<i>Euoestrophasia plaumanni</i> Guimarães, 1977	Neotropical	●	●	●	●	-
Dexiinae	Oestrophiini	<i>Jamacaria albofenestrata</i> Curran, 1928	Neotropical	●	-	-	-	-
Dexiinae	Oestrophiini	<i>Oestrophasia calva</i> Coquillett, 1902	Neártica	●	●	●	●	●
Dexiinae	Oestrophiini	<i>Oestrophasia uncana</i> (Fabricius, 1805)	Neotropical	●	●	●	●	●

3.3. Análise cladística

O estudo das relações filogenéticas da tribo Dufouriini seguirá a sistemática filogenética de Hennig (1966) com complementos e avanços publicados nas décadas seguintes que foram sintetizadas por diversos autores (Kitching *et al.*, 1998; Schuh & Brower, 2009; Wiley & Lieberman, 2011).

A base de dados para a análise foi extraída de características morfológicas de adultos, genitália feminina e masculina, espermateca, larva, ovo e pupário e analisada sob o critério de otimização da parcimônia cladística.

Os dados e sinapomorfias putativas da terminália masculina apresentados por Tschorsnig (1985) foram reanalisados e testados dentro de um quadro cladístico. Caracteres da literatura, e.g., Cerretti *et al.* (2014), quando utilizados, foram devidamente indicados na lista de caracteres.

Os caracteres foram construídos segundo a proposta de Sereno (2007), em que discute que para caracteres de estados múltiplos, padrões “neomórficos” (surgimento ou desaparecimento de uma característica) e “transformacionais” (estados diferentes de uma mesma característica) não devem ser unidos, evitando a construção de “quimeras”. Com isso, foi preferida a codificação contingenciada (Forey & Kitching, 2000), que trata os caracteres como contingente do outro, separando de maneira eficaz os componentes neomórficos e transformacionais (Sereno, 2007). Para táxons que carecem de uma estrutura em particular, estados de caráter transformacionais são codificados com um “-” para a condição inaplicável e “?” para dados não observados.

A polarização foi realizada através do método de comparação com o grupo externo e enraizamento a posteriori (Carpenter & Nixon, 1993).

A matriz de caracteres foi construída a com o auxílio do software *Mesquite 3.04* (Madison & Madison, 2011). Para a análise da parcimônia, utilizando pesagem igual e implícita, foi utilizado o software *TNT 1.1* (Goloboff *et al.*, 2008), e foram utilizadas as estratégias do “New Search Technology” (*Ratchet*, *Drift*, *Tree Fision* e *Sectorial Searches*). A análise foi realizada conforme os seguintes parâmetros: *random seed* = 1; número de réplicas = 10.000; número de árvores salvas por replicação = 10.

O software *Winclada 1.00.08* (Nixon, 2002) foi utilizado para visualização das árvores com as respectivas séries de transformação dos caracteres, além da sua otimização.

A parcimônia de Fitch (1971), que trata os caracteres como não ordenados (ou não aditivos), foi utilizado nesse estudo. Os caracteres autopomórficos foram mantidos na análise por serem resultados da cladística (Yeates, 1992). Esses caracteres são autopomórficos somente se o grupo em questão é comparado com outros, enquanto se está tentando mostrar que esse grupo, em particular, é monofilético, esses mesmos caracteres seriam sinapomorfias das espécies compondo o grupo (Hennig, 1966).

A pesagem implícita (Goloboff, 1993) foi utilizada para se observar como os caracteres se comportam como diferentes esquemas de pesagem, baseado na medida de ajuste (“*fit*”) de cada caráter e o seu ajuste global da topologia. O ajuste é definido como uma função côncava da homoplasia, isto é, quanto mais homoplástico um caráter, menor será seu ajuste à topologia e menor o seu peso na construção dela. Evitando que a concavidade da função de pesagem fosse muito íngreme para fins de pesagem, Goloboff (1993) associou uma constante de concavidade k à curva. Foram testados os valores: 1, 2, 3, 5 e 10.

O suporte de ramos foi verificado com o suporte de Bremer (1994), utilizando o script *Bremer.run* fornecido na Wiki do software do TNT (<http://phylo.wdfiles.com>). Esse índice é definido como o número de passos extras que são necessários antes que o clado seja perdido no consenso estrito das árvores mais parcimoniosas, assim, ramos bem suportados necessitariam de muitos passos extras para sua perda.

A otimização dos caracteres é realizada, muitas vezes, seguindo a proposta de De Pinna (1991), o qual argumenta que ACCTRAN seria preferível em relação ao DELTRAN, por preservar as hipóteses de homologia primária. Porém, Agnarsson & Miller (2008) discutem que não veem componentes teóricos que tornem ACCTRAN preferível sobre o DELTRAN.

Amorim (2002), argumenta que é mais defensável analisar caso a caso a evolução dos caracteres, e de expor, explicitamente, o motivo de se utilizar ACCTRAN ou DELTRAN, do que a utilização de somente uma ou outra otimização para todos os caracteres, que deve ser evitada. Assim, em alguns casos, e.g., quando existem terminais com o estado não observado ou inaplicável, ACCTRAN consideraria como uma sinapomorfia, nesse caso, espúria, enquanto DELTRAN não realiza essa transformação, considerando somente uma apomorfia dos táxons que possuem esse estado, sendo assim, é mais seguro adotar esse último. Foram

preferidos, explicitamente, a utilização de uma das duas otimizações que foram devidamente indicados na lista de caracteres.

3.4. Escolha de táxons terminais

Para seleção dos terminais do grupo interno três premissas foram levadas em consideração: (1) a disponibilidade de espécimes para estudo morfológico; (2) disponibilidade de material de estágios imaturos (e.g., larvas de primeiro instar), e (3) diferenças na distribuição geográfica e morfológica.

Para facilitar eventuais mudanças taxonômicas, o maior número possível de espécies tipo dos gêneros analisados foram incluídos. Somente para o gênero *Cenosoma* Wulp, não foi possível estudar a espécie tipo.

Visto que existiam dúvidas sobre a monofilia de Dufouriini, a seleção de gêneros incluídos na amostragem taxonômica torna-se crítica para uma análise consistente, por esse motivo, todos os 13 gêneros da tribo Dufouriini foram selecionados como grupo interno, resultando dessa maneira, em 26 espécies.

Embora o presente estudo não tenha sido delineado inicialmente para analisar as relações entre Dufouriini e outras tribos de Dexiinae, essa questão é importante para definir uma amostragem adequada dos táxons do grupo externo com o objetivo de se verificar rigorosamente suas relações internas, bem como a sua monofilia.

O conhecimento prévio da filogenia e hipóteses de homologia, idealmente devem ser incluídos, constituindo os mais razoáveis para verificar hipóteses de relacionamento filogenético, pois, ganha-se em linhas de tempo e prática, por ser desnecessário codificar caracteres e obter táxons de todas as outras tribos de Dexiinae e até mesmo de outras subfamílias de Tachinidae.

À luz dos resultados de Cerretti *et al.* (2014), que obtiveram a parafilia de Duxiinae e de Dufouriini em relação aos Phasiinae, foi feita a escolha de representantes de algumas tribos como grupos externos. A base da parafilia foi obtida a partir de caracteres que juntaram táxons historicamente problemáticos com a tribo do estudo, com as tribos Strongygastrini, Imitomyiini e Catharosiini, além das outras de Phasiinae. Por esse motivo, esses táxons

problemáticos citados, além de um gênero de um Phasiinae típico (*Cylindromyia*) foram amostrados.

Também incluímos espécies de Freraeini, pois seus gêneros que já foram considerados dentro de Dufouriini, espécies de Dexiini, única tribo monofilética de Dexiinae, e espécies de Voriini que possuem posição sistemática incerta dentro da subfamília e, com monofilia não corroborada (Cerretti *et. al.*, 2014). *Xanthozona* foi designado como a raiz para as análises.

3.5. Ilustrações

A captura de fotos foi realizada com o auxílio de câmera digital Leica DFC420 acoplada ao estereomicroscópio Leica MZ16. As imagens foram obtidas por meio do software LAS V4.1, montadas no software Helicon Focus 5.3.14 e editadas nos softwares Adobe Photoshop CS6 e Adobe Illustrator CS6.

Para as microfotografias os ovos e pupários passaram pelo ponto crítico no Balzers CPD 030, posteriormente foram metalizadas no Balzers SCD 050 para serem analisados em microscópio eletrônico de varredura Zeiss DSM 940.

Além disso, foram confeccionados desenhos para melhor visualização de alguns caracteres (e.g., larvas), utilizando para isto o microscópio óptico Leica DM2500 com sua câmara acoplada. Posteriormente, esses desenhos foram vetorizados e editados no software Adobe Illustrator CS6.

3.6. Transcrição de dados das etiquetas dos espécimes

O material examinado foi indicado com o nome do país de origem em letra maiúscula e, logo após o nome da cidade ou província em itálico, em seguida nome da cidade, o nome da localidade (o mais completo possível) e informações adicionais, como coordenadas geográficas, o número de indivíduos, sexo, data, coletor e, por fim, a coleção de depósito entre parênteses. As informações de um indivíduo de mesma localidade foram separadas por

vírgula, enquanto informações de indivíduos de localidades diferentes foram separadas por ponto e vírgula e entre países diferentes por ponto final. Por último, indivíduos com o mesmo coletor e localidade, porém, com datas de coletas diferentes foram separados por “idem”, e em seguida foram indicadas as datas para aqueles espécimes.

4. Resultados

4.1. Lista de caracteres

Foram construídos um total de 185 caracteres, sendo 5 do ovo, 22 do primeiro ínstar larval, 7 do espiráculo posterior do pupário, 67 da morfologia externa, exceto terminália, 53 da terminália masculina, 23 da terminália feminina e 8 da espermateca. As seguintes informações foram apresentadas para os caracteres: número de passos (L), índice de consistência (CI) e índice de retenção (RI). Serão discutidas as otimizações dos caracteres que se mostraram ambíguos. Quando relevante, comentários serão feitos para alguns caracteres. Os caracteres retirados da literatura serão devidamente referenciados com a indicação de seu autor e/ou primeiro observador.

OVO

1. Tipo de ovo (L=2; CI=100; RI=100).

- 0 - Membranoso
- 1 - Macrotipo (Fig. 5)
- 2 - Microtipo (Fig. 6)

Os tipos de ovos são tradicionalmente utilizados para delimitação de alguns grupos, e.g., macrotipo em Phasiinae e Exoristini e microtipo em Goniini (Herting, 1960; Gaponov, 2003). Pela primeira vez foram encontrados ovos microtipos fora de Goniini (Exoristinae), na tribo Oestrophasiini, e esse caráter mostrou-se como sinapomórfico para esta tribo, corroborando a importância dos ovos para a classificação em Tachinidae.

2. Ovo microtipo, pedúnculo com ganchos (L=1; CI=100; RI=100).

- 0 - Ausente (Fig. 7)
- 1 - Presente

A presença desse pedúnculo com ganchos, cuja função é desconhecida, é encontrado somente no gênero *Euoestrophasia*.

3. Ovo microtipo, superfície do córion (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Lisa (Fig. 6)

1 - Saliente

2 - Rede poligonal (Fig. 8)

Carácter de otimização ambígua, porém a otimização ACCTTRAN ou DELTRAN se mostram iguais nesse clado, ou seja, o estado 1 é sinapomórfico de *Euoestrophasia* e 2 é sinapomórfico de *Oestrophasia*. Optou-se por DELTRAN nesse caso.

4. Ovo microtipo, exocóron, pigmentação (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Transparente (Fig. 10)

1 - Marrom escuro (Fig. 9)

Carácter de otimização ambígua, porém na otimização ACCTTRAN ou DELTRAN se mostram iguais nesse clado, ou seja, o estado 1 é sinapomórfico de *Oestrophasia*. Optou-se por DELTRAN nesse caso.

5. Ovo microtipo, poros (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Presente (Fig. 8)

1 - Ausente

Carácter de otimização ambígua, porém na otimização ACCTTRAN ou DELTRAN se mostram iguais nesse clado, ou seja, o estado 1 é sinapomórfico do clado 11. Optou-se por DELTRAN nesse caso.

LARVA

Primero ínstar larval

6. Órgão de Keilin (L=1; não-informativo).

0 - Ausente (Fig. 11)

1 - Presente

Retirado das observações de Thompson (1954). Essa estrutura é mecanorreceptora, (Lakes-Harlan *et. al.*, 1991) e encontrada somente em *Strongygaster*.

7. Cutícula dérmica, forma (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Placa (Fig. 11)

1 - Escama (Fig. 12)

2 - Espiniforme (Fig. 13)

Esse caráter tem em seus estados características biológicas importantes em relação a forma de infecção dos hospedeiros. O estado 0 é encontrado em *Xanthozona* e em espécies que realizam a estratégia de espera passiva do hospedeiro, que é muitas vezes uma lagarta, e assim que a mesma passa, a larva se fixa e infectando-a, e para não sofrer dessecação nessa espera, a larva possui tais placas dérmicas. O estado 1 é encontrado em *Billaea*, *Dexia* e *Prophorostoma*, e é característico de Dexiini (clado 2), que procuram ativamente seu hospedeiro, em sua maioria larvas de coleópteros, e tais escamas dérmicas auxiliam nesta procura, fornecendo atrito com o substrato, que pode ser no solo ou dentro de troncos. Já o estado 2 é encontrado nos outros taquinídeos, são larvas que não sofreram fortes grandes modificações morfológicas, possuindo diversas outras formas de infecção do hospedeiro.

8. Segmento I, antena (L=4; CI=50; RI=80).

0 - Ausente

1 - Presente e desenvolvida

2 - Presente, mas reduzida (Fig. 15)

9. Segmento I, antena, forma, se presente (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Achatada (Fig. 16)

1 - Convexa

2 - Cônica (Fig. 12)

Caráter de otimização ambígua. Quando realizada a otimização ACCTRAN o estado 2 torna-se uma sinapomorfia do clado 5 que contém *Freraeni*, *Oestrophasiini*, e *Dufouriini*, porém, em *Oestrophasiini* e *Freraeni* está codificada como não aplicável “-“, e nessa otimização esse sinapomorfia é espúria. Quando se realiza a otimização DELTRAN, esse estado aparece como uma sinapomorfia de *Ebenia*, *Dufouria*, *Chetoptilia* (clado 15), refletindo a codificação correta, não havendo resultados espúrios, portanto, foi usando DELTRAN nesse caso.

10. Segmento I, estrutura esclerotizada dorsal (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 14)

O estado 1 é autopomórfico de *Freraea*.

11. Segmento I, espinhos (L=2; CI=50; RI=75).

0 - Presente (Fig. 15)

1 - Ausente

12. Segmento I-XII, espinhos (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente (Fig. 16)

1 - Presente (Fig. 14)

13. Segmento II, espinhos, desenvolvimento em relação ao comprimento das microtríquias adjacentes (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Dobro (Fig. 15)

1 - Triplo (Fig. 14)

14. Segmento IV, microtríquia (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Presente

1 - Ausente

15. Segmento V, espinhos, localização (L=2; CI=50; RI=0).

0 - Dorsal e ventral

1 - Somente ventral (Fig. 14)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 0 é uma sinapomorfia do clado *Pandelleia* e *Microsoma*, e o estado 1 é uma homoplasia de *Freraea* e *Eugymnopeza*. Já em DELTRAN o estado 0 surge duas vezes, em *Pandelleia* e *Microsoma*, com isso a sinapomorfia é perdida, por isso, foi preferido ACCTTRAN neste caso.

16. Segmento XII, forma (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Arredondado (Fig. 15)

1 - Cônico (Fig. 16)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para Dufouriini, porém como não há dados de larva para *Rondania* conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se sinapomorfia do clado 14 formado por *Ebenia*, *Dufouria*, *Chetoptilia*, *Comyops*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

17. Segmento XII, pseudópodes (L=1; não-informativo).

0 - Ausente (Fig. 13)

1 - Presente

Retirado das observações de Thompson (1954). O estado 1 é autopomórfico de *Strongygaster*.

18. Segmento XII, estilete sensorial (L=2; CI=50; RI=0).

0 - Ausente

1 - Presente

19. Espiráculo posterior, câmaras de feltro, forma (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Arredondado (Fig. 14)

1 - Cônico (Fig. 15)

2 - Vestigial (reduzido)

Esqueleto cefálico

20. Esclerito da glândula salivar, forma (L=3; CI=100; RI=100).

0 - Reduzido a uma fita estreita (Fig. 11)

1 - Estreito anteriormente, largo posteriormente (Fig. 19)

2 - Arredondado (Fig. 18)

3 - Retangular (Fig. 17)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 2 é a sinapomorfia para Dufouriini, porém como *Rondania* não tem dados de larva conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se sinapomorfia do clado 14, formado por *Ebenia*, *Dufouria*, *Chetoptilia*, *Comyops*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

21. Esclerito acessório, forma (L=4; CI=100; RI=100).

- 0 - Arredondado (Fig. 11)
- 1 - Reduzido a uma fita estreita (Fig. 18)
- 2 - Triangular (Fig. 17)
- 3 - Unciforme (Fig. 13)
- 4 - Falciforme (Fig. 19)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 4 é a sinapomorfia para Dufouriini, porém como *Rondania* não tem dados de larva conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se sinapomorfia do clado 14 formado por *Ebenia*, *Dufouria*, *Chetoptilia*, *Comyops*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

22. Gancho oral, forma (L=1; CI=100; RI=100).

- 0 - Truncado apicalmente
- 1 – Unciforme (Fig. 12)

23. Gancho oral, espessura da sua base em relação ao corno dorsal (L=2; CI=100; RI=100).

- 0 - Mais espesso (Fig. 17)
- 1 - Mesma espessura (Fig. 18)

24. Gancho oral, direção (L=2; não-informativo).

- 0 - Antero ventral
- 1 - Ventral (Fig. 13)

O estado 1 é autopomórfico de *Strongygaster*.

25. Esclerito acessório, disposição em relação ao esclerito da glândula salivar (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ventral (Fig. 19)

1 - Dorsoventralmente (Fig. 17)

26. Região intermediária, alargamento mediano (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente (Fig. 18)

1 - Presente (Fig. 19)

Caráter ambíguo. Na otimização ACCTTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para *Dufouriini*, porém como *Rondania* não tem dados de larva conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se sinapomorfia do clado 14 formado por *Ebenia*, *Dufouria*, *Chetoptilia*, *Comyops*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

27. Corno dorsal, comprimento em relação ao gancho oral (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Mais longo

1 - Mais curto

PUPÁRIO

Espiráculo Posterior

28. Peritrema, divisão em 2 partes (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 – Presente

O estado 1 é autopomórfico para *Voria*.

29. Placa do espiráculo, número de fusão (L=1; CI=100; RI=100).

0 - 1 Região (cf. Figuras 3 e 7 de Draber-Monko, 1994)

1 - 2 Regiões (cf. Figura 2 de Rabaud & Thompson, 1914)

2 - 3 Regiões (cf. Figura 17 de Cerretti & Mei, 2001)

30. Peritrema, completamente fusionado (formando uma estrutura única, não pareada)

(L=5; CI=40; RI=40).

0 - Ausente (cf. Figura 8 de Draber-Monko, 1994)

1 - Presente (Fig. 20)

O estado 1 é sinapomórfico para a tribo Oestrophasiini. A forma do espiráculo posterior (com o peritrema completamente fusionado) é única entre os pupários de Tachinidae conhecidos.

31. Pequeno fragmento do espiráculo [“*Stigmenwulst*” de Ziegler (1998)], forma de gancho (L=2; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente (c.f. Figura 7 de Thompson, 1954)

O estado 1 é autopomórfico em *Strongygaster*.

32. Pequeno fragmento do espiráculo [“*Stigmenwulst*” de Ziegler (1998)], forma (L=5; CI=60; RI=80).

0 - Indiferenciado (cf. Figura 2 de Rabaud & Thompson, 1914)

1 - Arredondado (cf. Figura 17 de Cerretti & Mei, 2001)

2 - Elíptico (cf. Figura 6 de Draber-Monko, 1994)

3 - Irregular (Fig. 21)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para Freaeini, porém como *Pandelleia* possui o pupário desconhecido, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se uma homoplasia do clado formado por *Freraea*, *Microsoma*, *Eugymnopeza*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

33. Fenda espiracular, forma (L=6; CI=66; RI=81).

0 - Sinuosa (cf. Figura 2 de Rabaud & Thompson, 1914)

1 - Arborescente (Fig. 21)

2 - Arredondada (cf. Figura 17 de Cerretti & Mei, 2001)

3 - Retilíneo (cf. Figura 12 de Draber-Monko, 1994)

4 - Pequeno e irregular (cf. Figura 11 de Draber-Monko, 1994)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 2 é a sinapomorfia para Freaeini, porém como *Pandelleia* possui o pupário desconhecido, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se uma homoplasia do clado 7 formado por *Freraea*, *Microsoma*, *Eugymnopeza*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

34. Cicatriz, inserção (L=1; não-informativo).

0 - Periférica (Fig. 20)

1 - Central

O estado 1 é autopomórfico de *Xanthozona*.

ADULTO

Cabeça

35. Olhos, separação, machos holópticos com fêmeas dicópticas (L=2; CI=50; RI=80).

0 - Ausente (Fig. 24)

1 - Presente (Fig. 23)

No estado 0, tanto o macho quanto a fêmea são holópticos ou dicópticos.

36. Achatamento, em perfil (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

37. Olho, sétulas (L=2 CI=50; RI=80).

0 - Ausente (Fig. 27)

1 - Presente (Fig. 22)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapormofia de *Dufouria chalybeata*, *D. nigrita*, *Ebenia*, *Comyops*, e sobre uma reversão ao estado 0 em *D. oclusa*. Já em DELTRAN o estado 1 é uma homoplasia para o clado *D. chalybeata* e *D. nigrita* e *Comyops* e *Ebenia*.

38. Vértice, triângulo ocelar (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Protuberante

1 - Não protuberante (Fig. 27)

39. Cerdas pós-ocelares (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Presente

1 - Ausente (Fig. 30)

40. Placa fronto-orbital, elevação em perfil no eixo antenal, em perfil (L=4; CI=25; RI=62).

0 - Ausente (Fig. 31)

1 - Presente (Fig. 30)

41. Placa fronto-orbital, cor, em machos (L=8; CI=37; RI=61).

0 - Prateado (Fig. 24)

1 - Preto (Fig. 26)

2 - Amarelo (Fig. 23)

3 - Dourado

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 0 é uma homoplasia de *Freraeini*, e sobre uma reversão para o estado 1 em *P. sexpunctata* e *M. exigua*. Já em DELTRAN o caráter 1 é uma homoplasia para o clado 8 (*Freraea* + *Eugymnopeza*) e uma homoplasia (paralelismo) para *Pandelleia* undescribed sp. e *P. dimorphia*.

42. Placa fronto-orbital, sétulas ao longo das cerdas orbitais (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

43. Placa fronto-orbital, várias cerdas na base da antena (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 22)

44. Placa fronto-orbital, cerdas orbitais, fêmeas (L=3; CI=33; RI=50).

0 - Presente

1 - Ausente

45. Placa fronto-orbital, cerdas orbitais proclinadas, fêmeas (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Duas proclinadas

1 - Formando uma fileira de várias cerdas (Fig. 28)

2 - Três proclinadas

46. Vita frontal, largura em relação ao triângulo ocular, fêmeas (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Maior

1 - Menor

47. Vita frontal, largura no terço superior, machos (L=3; CI=33; RI=66).

0 - Larga (vita frontal visível) (Fig. 25)

1 - Estreita (vita frontal invisível) (Fig. 26)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapormofia para o clado 14 e sobre uma reversão para o estado 0 em *Dufouria*. Já em DELTRAN o estado 1 é uma homoplasia para *Chetoptilia* e o clado 16 com *Comyops* + *Ebenia*.

48. Vita frontal, cerdas interfrontais (L=2; CI=50; RI=88).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 25)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTRAN o estado 1 é uma sinapormofia Dufouriini, e sobre uma reversão para o estado 0 em *Chetoptilia*. Já em DELTRAN o estado 1 é uma homoplasia para *Rondania* e o clado *Dufouria*, *Comyops* e *Ebenia*.

49. Parafaciália, sétulas (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

50. Parafaciália, inchaço (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente (Fig. 29)

1 - Presente (Fig. 28)

51. Face, lúnula, sétulas (L=2; CI=50; RI=83).

0 - Ausente

1 - Presente

52. Face, carena facial (L=2; CI=50; RI=66).

0 - Ausente (Fig. 28)

1 - Presente (Fig. 29)

O estado 1 é tradicionalmente reconhecido como comum a membros de Dexiini. *Imitomylia* por possuir esse carácter foi motivo de controvérsias, e.g., a proposta de que seria um Dexiinae altamente modificado (Crosskey, 1976).

53. Antenas, grau de aproximação (L=2; CI=50; RI=66).

0 - Separadas

1 - Juntas (Fig. 24)

54. Antena, pós-pedicelo, forma (L=4; CI=25; RI=62).

0 - Cilíndrico (Fig. 31)

1 - Arredondado (Fig. 25)

55. Antena, arista, setulosidade (L=3; CI=66; RI=92).

0 - Pubescente (Fig. 30)

1 - Micro-pubescente (Fig. 32)

2 - Plumosa (Fig. 31)

56. Vibrissa, grau de diferenciação em relação às subvibrissais (L=2; CI=50; RI=66).

0 - Diferenciada (Fig. 27)

1 - Não diferenciada (Fig. 28)

57. Vibrissa, comprimento (L=3; CI=33; RI=85).

0 - Longa (mais longo do que a antena) (Fig. 31)

1 - Curta (mais curto do que a antena) (Fig. 25)

58. Borda facial, região da inserção da vibrissa, sétulas (L=1; não-informativo).

0 - Somente na base (Fig. 29)

1 - Em toda borda facial (Fig. 22)

59. Palpo, cor diferente ao macho, fêmeas (L=3; CI=33; RI=60).

0 - Mesma cor do macho

1 - Amarelo

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma homoplasia de para Dufouriini, com reversão para o estado 0 em *Dufouria*, *Comyops* e *Ebenia*. Já em DELTRAN é uma homoplasia (paralelismo) para *Rondania* e *Chetoptlia*.

60. Probóscide, haustelo, comprimento em relação á cabeça (L=2; não-informativo).

0 - Menor

1 - 1x

2 - 2x

61. Occipício, cerdas, coloração (L=4; CI=25; RI=40).

0 - Preto

1 - Prateado (Fig. 33)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapormofia de *Ebenia claripennis*, *E. sp 1* e *Comyops*, e sobre uma reversão para o estado 0 em *Ebenia fumata*. Já em DELTRAN o caráter 1 é uma homoplasia para o clado 16 com *Ebenia* + *Comyops*.

Tórax

62. Cerda, forma (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Fina

1 - Robusta (Fig. 35)

63. Lobo pós-pronotal, número de cerdas (L=7; CI=71; RI=71).

0 - 6

1 - 2

2 - 3 (Fig. 36)

3 - 4

4 - 5

5 - 1 (Fig. 35)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTRAN o estado 5 é uma sinapormofia de *Microsoma*, *Freraea* e *Eugymnopeza*, e sobre uma reversão para o estado 2 em *Microsoma*. Já em DELTRAN o estado 5 é uma sinapomorfia para o clado 8 (*Freraea* + *Eugymnopeza*) apenas.

64. Lobo pós-pronotal, pruinossidade (L=4; CI=25; RI=76).

0 - Presente (Fig. 36)

1 - Ausente (Fig. 34)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTRAN o estado 1 é uma homoplasia do clado 5 e para *D. occlusa*, com reversões para o estado 0 em *M. exígua* e em Dufouriini. Já em DELTRAN o estado 0 é uma homoplasia para *Pandelleia*, *Freraea*, *Eugymnopeza*, Oestrophasiini e *D. occlusa*.

65. Notopleura, número de cerdas (L=1; não-informativo).

0 - 2

1 - 3

O estado 1 é autopomórfico para *Xanthozona*.

66. Escuto, cor em machos (L=4; CI=75; RI=88).

0 - Marrom escuro (Fig. 34)

1 - Amarelo com manchas pretas

2 - Preto com listras de pruinoseidade prateada

3 - Inteiramente amarelo (Fig. 37)

67. Escuto, região pré-sutural, cerdas supra-alares (L=1; CI=100; RI=100).

0 - 1

1 - 2

68. Escuto, região pós-sutural, cerdas dorso centrais (L=10; CI=30; RI=58).

0 - 4

1 - 3

2 - 2 (Fig. 37)

3 - 1 (Fig. 34)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 0 é uma homoplasia do clado 5 (*Freraeini* (*Dufouriini* + *Oestrophiini*)), com reversões para o estado 1 no clado 7 (*Microsoma* (*Freraea* + *Eugymnopeza*)), no clado 11 (*Euoestrophasia* (*Jamacaria* + *Cenosoma*)) e no clado 15 (*Dufouria* (*Ebenia* + *Comyops*)), e reversão para o estado 2 no clado 8 (*Eugymnopeza* + *Freraea*) e no clado 16 (*Comyops* + *Ebenia*). Já em DELTRAN o estado 1 é uma homoplasia (paralelismo) para *Microsoma*, *Freraea*, no clado 11 (*Euoestrophasia* (*Jamacaria* + *Cenosoma*)) e *Dufouria*, e o estado 2 é uma outra homoplasia (paralelismo) em *Eugymnopeza*, *Comyops* e *Ebenia*.

69. Escuto, calo pós-alar (L=2; CI=50; RI=0).

0 - 3

1 - 2

70. Escutelo, forma (L=2; CI=50; RI=80).

0 - Arredondado (Fig. 37)

1 - Triangular (Fig. 38)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTRAN o estado 1 é uma sinapormofia de *Chetoptilia*, *Comyops* e *Ebenia*, e sobre para o estado 0 uma reversão em *Dufouria*. Já em DELTRAN o caráter 1 é uma homoplasia para *Chetoptilia* e o clado 16 com *Comyops* e *Ebenia*.

71. Escutelo, cerda subapical (L=3; CI=33; RI=33).

0 - Presente (Fig. 39)

1 - Ausente

72. Escutelo, cerda discal (L=3; CI=33; RI=33).

0 - Presente (Fig. 39)

1 - Ausente

73. Pós-noto, cor (L=3; CI=33; RI=0).

0 - Preto (Fig. 39)

1 - Amarelo

74. Prosterno, sétulas (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 40)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapormofia de *Ebenia claripennis*, *E. sp 1* e *Comyops*, e sofre uma reversão para o estado 0 em *Ebenia fumata*. Já em DELTRAN o estado 0 é uma homoplasia para o clado 16 com *Ebenia* e *Comyops*.

75. Espiráculo anterior (L=2; CI=50; RI=80).

0 - Fenda fechada pelos pêlos da franja (Fig. 41)

1 - Fenda não fechada pelos pêlos da franja (Fig. 42)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapormofia de Oestrophasiini e Freraeini, Dufouriini com clado 3 (Phasiinae) exceto *Imitomyia*, que sofre uma reversão para o estado 0. Já em DELTRAN o estado 1 é uma homoplasia para o clado *Strongygaster*, *Catahrosia* e *Cylindromyia* e no clado 5 (Freraeini (Oestrophasiini + Dufouriini)).

76. Catepisterno, número de cerdas (L=2; CI=100; RI=100).

0 - 3 (em posição 1+1+1)

1 - 2 (em posição 1+1, Fig. 43)

2 - 1 (cerda posterior)

77. Anepímero, cerdas, grau de desenvolvimento (L=3; CI=66; RI=91).

0 - Forte

1 - Grossas (Fig. 43)

2 - Finas

78. Espiráculo posterior, disposição das franjas (L=2; CI=50; RI=91).

0 - Principalmente da região posterior (Fig. 44)

1 - Igualmente distribuída em ambos os lados (Fig. 45)

O'Hara (2002) relata que o estado das franjas igualmente distribuídas em ambos os lados é frequentemente associado a espécies de pequeno tamanho, porém no presente estudo tanto táxons de tamanho pequeno (*Freraea*) quanto grande (*Dufouria*) possuem esse estado de caráter.

Perna

79. Fêmur II, cerdas antero-dorsais submedias, fêmeas (L=7; CI=57; RI=80).

0 - 4

1 - 2

2 - 3 (Fig. 43)

3 - 1

4 - Ausente

Asa

80. Membrana alar, máculas (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 47)

81. Membrana, esfumaçada (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Presente

1 - Ausente

82. Tégula, cor (L=3; CI=33; RI=33).

0 - Marrom escuro (Fig. 49)

1 - Amarelo

83. Veia costal, cerdas, grau de desenvolvimento (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Desenvolvidas

1 - Pouco desenvolvidas (Fig. 46)

84. Espinho costal (L=4; CI=25; RI=81).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 48)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma homoplasia de Oestrophasiini e Dufouriini com uma reversão para o estado 1 em *Rondania* e *Ebenia* sp1. Já em DELTRAN o estado 0 é uma homoplasia para Oestrophasiini e para os gêneros: *Chetoptilia*, *Dufouria* e *Comyops* e para a espécie: *Ebenia claripennis*.

85. Nó da Rs, setulosidade dorsal (L=2; CI=50; RI=75).

0 - Presente (Fig. 48)

1 - Ausente

86. Nó da Rs, setulosidade ventral (L=4; CI=25; RI=25).

0 - Ausente

1 - Presente

87. Veia R4+5, setulosidade dorsal (L=4; CI=25; RI=62).

0 - Somente no nó da Rs

1 - Mais adiante do nó da Rs (Fig. 48)

88. Curvatura da M, ângulo (L=1; CI=100; RI=100).

1 - Presente

0 - Ausente (Fig. 46)

89. M2, traço (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente

O estado 1 é autopomórfico para *Imitomyia*.

90. Veia transversal dm-cu, forma (L=2; CI=50; RI=87).

0 - Reta (Fig. 47)

1 - Sinuosa

Abdômen

91. Tergitos, comprimento (L=1; CI=100; RI=100).

0 – Todos de tamanho igual

1 – Ao menos um de tamanho diferente

Retirado das observações de Mesnil (1975).

92. Sintergito 1+2, escavação mediana (Cerretti *et. al.*, 2014) (L=3; CI=66; RI=75).

0 - Até a margem posterior

1 - Até 7/8 da margem posterior (Fig. 50)

2 - Até a metade da margem posterior (Fig. 52)

93. Tergitos, pruinosidade (L=9; CI=33; RI=50).

0 - Ausente (Fig. 51)

1 - Todos tergitos

2 – Somente na margem anterior

3 - Na margem anterior, somente lateralmente

94. Cerdas (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Presente

1 - Ausente (Fig. 51)

95. Cerdas, organização (L=3; CI=33; RI=60).

0 - Organizadas em marginais e laterais

1 - Por todo o tergito (Fig. 52)

96. Tergitos, pares de manchas arredondadas marrom escuras dorsalmente (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

97. Sintergito I+II, cerda marginal lateral (L=4; CI=25; RI=72).

0 - Presente (Fig. 54)

1 - Ausente

98. Tergito III, cerdas (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Um par de marginais e laterais (Fig. 54)

1 - Fileira de marginais

2 - Mediais discais (Fig. 53)

99. Tergito IV, cerdas (L=7; CI=42; RI=66).

0 - Fileira de marginais

1 - Fileira de mediais discais (Fig. 53)

2 - Um par de mediais discais

3 - Amplamente distribuída

100. Tergito V, par de macha arredondadas marrom escuro na região póstero ventral

(L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 54)

101. Tegumento, cor, amarelo (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

Terminália masculina

102. Tergito 5, fusão com tergitto 6 (L=1; não-fusionado).

0 - Não fusionado

1 - Fusionado medialmente

O estado 1 é autopomórfico para *Catharosia*.

103. Tergito 6, conexão com o Segmento 7+8 (L=6; CI=50; RI=82).

0 - Separado (Fig. 55)

1 - Fusionado

2 - Fusionado, mas com sutura visível (linha mediana divisória presente)

3 - Fusionado, mas com limites distinguíveis (a partir de proeminências laterais) (Fig. 56)

104. Tergito 6, na forma de dois hemitergitos degenerados (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente

Retirado das observações de Tschorsnig (1985). O estado 1 é autopomórfico para *Voria*.

105. Esternito 5, linha membranosa lateral (L=3; CI=33; RI=87).

0 - Presente (Fig. 57)

1 - Ausente (Fig. 58)

Na chave dicotômica da terminália masculina, Tschorsnig (1985) relata que em quase todos os Dufouriini e em Phasiinae, a linha membranosa lateral está ausente. Na presente análise essa ausência é uma sinapomorfia para o clado 4 (Phasiinae (Freraeini (Dufouriini + Oestrophasiini))), sofrendo reversões no clado 7 (*Microsoma* (*Freraea* + *Eugymnopeza*)) e no clado 14 (*Chetoptilia* (*Dufouria* (*Comyops* + *Ebenia*))).

Na análise cladística de Cerretti *et al.* (2014) esse caráter resultou como uma das duas homoplasias que juntaram Dufouriini *sensu lato* com Phasiinae, porém, quando as espécies de *Chetoptilia* e *Dufouria* foram observadas, constatamos um erro de codificação. Essa "janela" mediana basal membranosa no esternito 5 (caráter 90:1 de Cerretti *et al.*, 2014) está presente nos dois gêneros, porém, na matriz de caracteres foi codificada como ausente.

106. Esternito 5, lóbulos (L=2; CI=50; RI=87).

0 - Presente (Fig. 57)

1 - Ausente (Fig. 58)

107. Esternito 5, lóbulos, desenvolvimento (L=2; CI=50; RI=75).

0 - Bem desenvolvidos (Fig. 57)

1 - Pouco desenvolvidos (Fig. 59)

108. Esternito 5, sensila "trichodea" (L=2; CI=50; RI=85).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 57)

109. Esternito 6, sobreposto com o Segmento 7 do lado direito (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente

Retirado das observações de Tschorsnig (1985). O estado 1 é autopomórfico de *Voria*.

110. Epândrio, fusão com o Segmento 7+8 (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 60)

111. Epândrio, lobos laterais (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

Na chave dicotômica da terminália masculina Tschorsnig (1985) relata que em quase todos os Dufouriini não possuem esses lobos laterais. Na presente análise essa característica foi recuperada como uma sinapomorfia do clado 9 (Dufouriini + Oestrophasiini).

112. Epândrio, zona de projeção posterior (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente (Fig. 60)

1 - Presente (Fig. 62)

113. Cercos, fusão (L=3; CI=66; RI=0).

0 - Parcial

1 - Ausente (Fig. 62)

2 - Completa

114. Cerco, expansão globosa (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 61)

115. Cerco, curvatura da região distal, em vista lateral (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Anterior

1 - Posterior

116. Surstilo (L=1; não-informativo).

0 - Presente

1 - Ausente (c.f. Figura 87 de Rubtzov, 1951)

O estado 1 é autopomórfico para *Catharosia*.

117. Surstilo, forma (L=3; CI=33; RI=50).

0 - Amplo, massivo

1 - Estreito, fino (Fig. 61)

Retirado das observações de Tschorsnig (1985).

118. Surstilo, fusão ao epândrio (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente

O estado 1 é autopomórfico para *Strongygaster*.

119. Surstilo, cerdas laterais (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Curtas

1 - Longas (Fig. 61)

120. Surstilo, espinhos apicais (L=2; CI=50; RI=75).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 62)

121. Braço do hipândrio (L=2; CI=50; RI=75).

0 - Presente (Fig. 66)

1 - Ausente (Fig. 63)

Retirado das observações de Tschorsnig (1985).

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapomorfia de *Freraeini*, e sobre uma reversão para o estado 0 em *M. exigua*. Já em DELTRAN o estado 1 é uma homoplasia para o clado 8 com *Freraea* e *Eugymnopeza* e para *Pandelleia*.

122. Braço do hipândrio, abertura (L=1; não-informativo).

0 - Ausente (fechado) (Fig. 65)

1 - Presente

O estado 0 é autopomórfico para *Xanthozona*.

123. Apódema do hipândrio, limite com a placa do hipândrio (L=3; CI=66; RI=85).

0 - Pouco desenvolvido (Fig. 65)

1 - Desenvolvido

2 - Indistinto (Fig. 66)

124. Hipândrio, placa mediana, comprimento (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Curta (Fig. 63)

1 - Alongada (Fig. 64)

Retirado das observações de Tschorsnig (1985). O hipândrio com a placa mediana alongada foi a única sinapomorfia putativa para Phasiinae encontrado por Tschorsnig (1985). Na presente análise esse estado de caráter foi corroborado, sendo uma sinapomorfia para o clado 3, com os Phasiinae aqui incluídos (*Imitomyia*, *Strongygaster*, *Catharosia* e *Cylindromyia*).

125. *Processus longus*, forma (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Forma de bastão (Fig. 64)

1 - Forma de placa

2 - Forma sinuosa

126. Falopódema, ápice em forma de leque (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 68)

127. Falopódema, comprimento, em relação ao hipândrio (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Mesmo comprimento

1 - Mais comprido do que hipândrio (Fig. 67)

128. Falopódema, depressão central (L=2; CI=50; RI=66).

0 - Presente

1 - Ausente

129. Edeago, esclerotização, forma (L=1; não-informativo).

0 - Bem diferenciado em distifalo e basifalo

1 - Reduzido em um anel basal e dorsal (Fig. 69)

Retirado das observações de Tschorsnig (1985). O estado 1 é autapomórfico de *Strongygaster*.

130. Ligação membranosa do basifalo (esclerito dorsal) com distifalo (L=1; não-informativo).

0 - Ausente (Fig. 70)

1 - Presente (Fig. 71)

Verbeke (1962; 1963) foi o primeiro autor a reconhecer o valor taxonômico dessa característica, que separava Dexiinae e, as então subfamílias, Voriinae e Dufouriinae dos outros taquinídeos a partir da presença da ligação entre o basifalo e distifalo que é "indireta e móvel" (tipo II).

Tschorsnig (1985) reconheceu esse carácter como uma sinapomorfia putativa de Dexiinae, que continha as tribos Dexiini, Voriini e Dufouriini.

Com base nesse carácter, Wood (1987) e autores subsequentes consideraram Dexiinae como um possível grupo monofilético dentro de Tachinidae. Porém, na primeira análise cladística da família (Cerretti, *et. al.*, 2014) o mesmo foi considerado como tendo sofrido uma reversão em Phasiinae, não corroborando a monofilia de Dexiinae.

Na presente análise, também não resultou uma sinapomorfia de Dexiinae, surgindo de maneira independente no clado 1 (Dexiini + Voriini) e no clado 5 (Freraeini (Dufouriini + Oestrophiini)), corroborando que se trata de uma carácter homoplástico.

131. Ligação membranosa do basifalo (esclerito dorsal) com distifalo, capacidade de movimentação em 180° (L=2; CI=50; RI=75).

0 - Sem movimentação (Fig. 70)

1 - Passível de movimentação (Fig. 71)

Uma das sinapomorfias putativas de Dexiinae, Voriinae e Dufouriinae (Dexiinae *sensu* Herting [1984]), sugeridas por Verbeke (1962; 1963) seria que a ligação membranosa do basifalo (esclerito dorsal) com o distifalo, estaria associada com a capacidade de movimentação do distifalo. Porém alguns táxons com posição sistemática incerta, como *Imitomyia*, possuem essa ligação membranosa, porém, sem movimentação (em 180°).

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapomorfia de Dexiinae (clado 1) e para Freraeini, Oestrophasiini e Dufouriini (clado 5), sofrendo uma reversão em Phasiinae (clado 3). Já em DELTRAN o caráter 1 é uma homoplasia para Phasiinae (clado 3) e para Freraeini, Oestrophasiini e Dufouriini (clado 5).

132. Basifalo, segmentado dorsalmente (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 72)

133. Basifalo, comprimento (L=2; CI=50; RI=83).

0 - Longo (Fig. 69)

1 - Curto

134. Epifalo (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Presente (Fig. 72)

1 - Ausente (Fig. 67)

135. Epifalo, comprimento (L=2; CI=50; RI=0).

0 - Curto

1 - Longo (Fig. 72)

136. Distifalo, segmentação (L=1; não-informativo).

0 - Trisegmentado

1 - Unisegmentado

O estado 0 é autopomórfico para *Xanthozona*.

137. Distifalo, extensão do esclerito dorsal, comprimento em relação à barra mediana (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Menos que a metade

1 - Mais da metade (Fig. 71)

2 - Mesmo comprimento

138. Distifalo, extensão do esclerito dorsal, fusão com à barra mediana (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

139. Distifalo, esclerito ventral, projeção dorsal (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 72)

140. Distifalo, estrutura granular (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

Retirado das observações de Tschorsnig (1985). Na chave dicotômica da terminália masculina, Tschorsnig (1985) relata que em quase todos os Dexiini, essa estrutura granular no distifalo está presente. Na presente análise essa sinapomorfia putativa foi corroborada, sendo uma sinapomorfia para os Dexiini aqui incluídos (*Billaea*, *Prophorostoma*, *Dexia*). Na análise de Cerreti *et al.* (2014) esse estado de caráter foi corroborado como uma sinapomorfia para os Dexiini Paleárticos.

141. Distifalo, assimetria (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente

O estado 1 é autopomórfico para *Catharosia*.

142. Distifalo, margem anterior, esclerotização (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Forte

1 - Fraca, com margem anterior completamente esclerotizada

2 - Fraca, com margem anterior parcialmente esclerotozada

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapomorfia de Oestrophasiini e Dufouriini, e sobre uma transformação para o estado 2 em Dufouriini. Já em DELTRAN o caráter 1 é uma sinapomorfia de Oestrophasiini e o caráter 2 é uma sinapomorfia de Dufouriini.

143. Distifalo, microtríquias (L=2; CI=50; RI=80).

0 - Presente

1 - Ausente

Verbeke (1962; 1963), em sua definição das subfamílias a partir da terminália masculina, definiu o tipo POS [= *Phasia*, *Ocyptera*, *Strongygaster*] como não havendo

microtríquias no distifalo (143:1) e pertencendo a Phasiinae. Porém, como Tschorsnig (1985) observou, esse não é um bom estado carácter para a subfamília, sendo corroborado nesse estudo, visto que em *Rondania* (que não pertence a Phasiinae) também está ausente.

144. Distifalo, porção distal (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente

145. Apódema ejaculatório (L=1; não-informativo).

0 - Presente

1 - Ausente (cf. Figura 160 de Tschorsnig, 1985)

Retirado das observações de Tschorsnig (1985). O estado 1 é autopomórfico de *Strongygaster*.

146. Apódema ejaculatório, forma (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Estreito

1 - Leque (Fig. 73)

147. Pré-gonito, fusão com o pós-gonito (L=2; CI=50; RI=66).

0 - Ausente (Fig. 76)

1 - Presente (Fig. 75)

Rubtzov (1951) foi o primeiro a comentar que a fusão dos gonitos seria característico de Phasiinae. Na presente análise, todos os Phasiinae aqui incluídos possuem esse estado de carácter exceto *Imitomylia*, embora os gonitos estejam muito próximos e articulados entre si.

148. Pré-gonito, inserção ao braço do hipândrio (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Anterior

1 - Posterior

Retirado das observações de Tschorsnig (1985).

149. Pré-gonito, curvatura marcante (L=2; CI=50; RI=0).

0 - Presente

1 - Ausente

O estado 1 é autopomórfico de *Xanthozona*.

150. Pré-gonitos, fusão (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Separados um do outro (Fig. 75)

1 - Parcialmente fusionados (Fig. 77)

2 - Totalmente fusionados (Fig. 78)

O'Hara & Wood (2004) corroborando o posicionamento de Tschorsnig (1985), restringiram a definição de Dufouriini (incluindo os Oestrophasiini) neárticos somente para os táxons que possuem os pré-gonitos fundidos, assim excluindo gêneros tradicionalmente considerados na tribo, como *Freraea* e *Microsoma*. Na presente análise, esse caráter foi analisado e redefinido para incluir mais uma contição: se a fusão é completa (sinapomorfia de Oestrophasiini) ou incompleta (sinapomorfia de Dufouriini).

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTAN o estado 2 é uma sinapomorfia de Oestrophasiini e Dufouriini, e sobre uma transformação para o estado 1 em Dufouriini. Já em DELTRAN o caráter 1 é uma sinapomorfia de Dufouriini e o caráter 2 é uma sinapomorfia de Oestrophasiini.

151. Pré-gonito, quando fusionados entre si, ápice direcionado para baixo (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Presente (Fig. 77)

1 - Ausente (Fig. 78)

Carácter de otimização ambígua, porém a otimização ACCTTRAN ou DELTRAN se mostram iguais nesse clado, ou seja, o estado 1 é uma sinapomorfia de *Oestrophasiini*. Optou-se por DELTRAN nesse caso.

152. Pré-gonito, margem posterior fundida ao hipândrio (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 63)

153. Pós-gonito, margem anterior, esclerotização (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Fraca (Fig. 74)

1 - Forte

154. Pós-gonito, articulação com o pré-gonito (L=1; não-informativo).

0 - Não articulado

1 - Articulado (Fig. 76)

O estado 1 é autopomórfico de *Imitomyia*.

Terminália feminina

155. Tergito 5, espinhos curtos (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente (cf. Figura 92 de Rubtzov, 1951)

O estado 1 é autopomórfico de *Catharosia*.

156. Tergito 6 (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Presente

1 - Ausente

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para *Jamacaria* e *Cenosoma*, porém como *Jamacaria* não tem dados de genitália feminina conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se uma sinapomorfia para *Cenosoma*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

157. Tergito 6, alongado dorsalmente (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 79)

158. Tergito 6, cerdas (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Presente

1 - Ausente

159. Sintergoesternito 6 (tergito 6 fundido como esternito 6) (L=3; CI=66; RI=85).

0 - Separados

1 - Fundidas parcialmente

2 - Fundidas completamente (Fig. 80)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Sendo considerados as duas formas, ou seja, em ACCTTRAN o estado 2 é uma homoplasia de *Freraeini*, e sobre uma transformação para o estado em 1 no clado 7 (*Microsoma* (*Freraea* + *Eugymnopeza*)). Já em DELTRAN o caráter 2 é uma homoplasia (paralelismo) de *Pandelleia*.

160. Tergito 6, direção (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Anterior

1 - Posterior (Fig. 52)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para Oestrophasiini e Dufouriini, porém como as duas tribos são inaplicáveis para esse caráter, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se uma sinapomorfia para *Rondania*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

161. Tergito 7, placa bem desenvolvida (cobrindo demais segmentos posteriores) (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 84)

O estado 1 é autopomórfico de *Imitomyia*.

162. Tergito 7, espinhos (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 84)

O estado 1 é autopomórfico de *Imitomyia*.

163. Esternito 7, bipartido (L=1; não-informativo).

0 - Ausente

1 - Presente (cf. Figura 16 D de Herting, 1957)

Retirado das observações de Herting (1957). O estado 1 é autopomórfico de *Catharosia*.

164. Sintergoesternito 7 (tergito 7 fundido como esternito 7) (L=5; CI=20; RI=66).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 80)

165. Sintergoesternito 7 (tergito 7 fundido como esternito 7), forma (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Tubo (Fig. 80)

1 - Anel

166. Tergito 8 (L=2; CI=50; RI=0).

0 - Presente (Fig. 84)

1 - Ausente

167. Tergito 8, forma, quando livre (L=4; CI=100; RI=100).

0 - Placa larga

1 - Placa estreita

2 - Tubo curvo (Fig. 84)

3 - Alongada (Fig. 80)

4 - Filiforme (cf. Figura 16 D de Herting, 1957)

Caráter de otimização ambígua, porém a otimização ACCTRAN ou DELTRAN se mostram iguais nesse clado, ou seja, o estado 3 é sinapomórfico do clado 5 (Oestrophiini, Freraeini e Dufouriini). Optou-se por DELTRAN nesse caso.

168. Tergito 8, fusão com esternito 8 (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 82)

Retirado das observações de Herting (1957).

169. Tergito 8, forma da fusão com o esternito 8 (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Forma de cone (voltado posteriormente) (Fig. 82)

1 - Forma de bico (voltado ventralmente) (Fig. 83)

Retirado das observações de Herting (1957). Carácter de otimização ambígua, porém a otimização ACCTRAN ou DELTRAN se mostram iguais nesse clado, ou seja, o estado 1 é uma sinapomorfia de *Chetoptilia*. Optou-se por DELTRAN nesse caso.

170. Tergito 8, fusão do esternito 8 com lingulae (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 79)

171. Esternito 8 (L=1; não-informativo).

0 - Peça única

1 - Peça pareada

O estado 1 é autopomórfico para *Strongygaster*.

172. Esternito 8, forma (L=4; CI=75; RI=90).

0 - Semi-quadricular

1 - Pontaguda (Fig. 79)

2 - Alongada (Fig. 80)

3 - Bulboso (Fig. 81)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para *Jamacaria* e *Cenosoma*, porém como está inaplicável em *Jamacaria*, para esse caráter, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se uma sinapomorfia para *Cenosoma*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

173. Sintergito 9 + 10 (L=2; CI=50; RI=66).

0 - Presente

1 - Ausente

Herting (1957) determinou com uma característica de Dexiinae a ausência do sintergito 9 + 10 (tergito final). No presente estudo, essa informação foi corroborada em partes, pois um membro de Phasiinae (*Imitomyia*) também não possui essa estrutura. Embora todos os membros de Dexiinae (clado 1) e Freraini, Oestrophasiini e Dufouriini (clado 5) também não apresentem essa estrutura, e ratifiquem a proposta do autor.

174. Esternito 10, forma (L=8; CI=62; RI=82).

0 - Quadrada

1 - Estreita e longa (Fig. 83)

2 - Estreita e curta (Fig. 80)

3 - Reduzida

4 - Pontiaguda e curvada (Fig. 81)

5 - Pontiaguda e retilínea

Carácter de otimização ambígua, porém a otimização ACCTTRAN ou DELTRAN mostram-se iguais nesse clado, ou seja, o estado 3 é uma homoplasia para o clado 6 (*Pandelleia* (*Microsoma* (*Freraea* + *Eugymnopeza*))). Optou-se por DELTRAN nesse caso.

175. Lingulae (L=2; CI=50; RI=80).

0 - Presente

1 - Ausente

O estado 1 foi elaborado a partir da observação esternito 8, que é alongado longitudinalmente, e não possui o lingulae visível, por isso foi considerado como tendo ocorrido uma fusão completo com o esternito 8. Já no estado 0 o lingulae sempre é facilmente diferenciado das outras estruturas (usualmente muito próximo de esternito 8).

176. Cercos, comprimento (L=2; CI=50; RI=83).

0 – Alongado (mais longo que o esternito 8)

1 – Curto (mais curto que o esternito 8)

177. Espiráculo, número (L=1; CI=100; RI=100).

0 - 2 (Fig. 82)

1 - 1 (Fig. 81)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para *Jamacaria* e *Cenosoma*, porém como *Jamacaria* não tem dados de genitália feminina conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se uma sinapomorfia para *Cenosoma*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

Espermateca

178. Número (L=1; CI=100; RI=100).

0 - 3

1 - 2

Microsoma e *Freraea* possuem somente 2 espermatecas, porém, em Cerretti *et al.* (2014) foram codificados como possuindo 3 (caráter 135:0 de Cerretti *et al.*, 2014).

179. Poros (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 87)

180. Superfície (L=4; CI=75; RI=75).

0 - Estriada (Fig. 89)

1 - Rugosa (Fig. 87)

2 - Muito rugosa (Fig. 85)

3 - Lisa

181. Cílios (L=2; CI=50; RI=83).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 86)

182. Concavidade (em ao menos uma das espermatecas) (L=2; CI=50; RI=83).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 86)

183. Assimetria entre as espermatecas (em sua forma) (L=3; CI=33; RI=77).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 86)

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 0 é a homoplasia para *Jamacaria* e *Cenosoma*, porém como *Jamacaria* não tem dados de genitália feminina conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se em

uma homoplasia para *Cenosoma*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

184. Forma (quando não há assimetria) (L=3; CI=66; RI=0).

0 - Redonda

1 - Pirifome

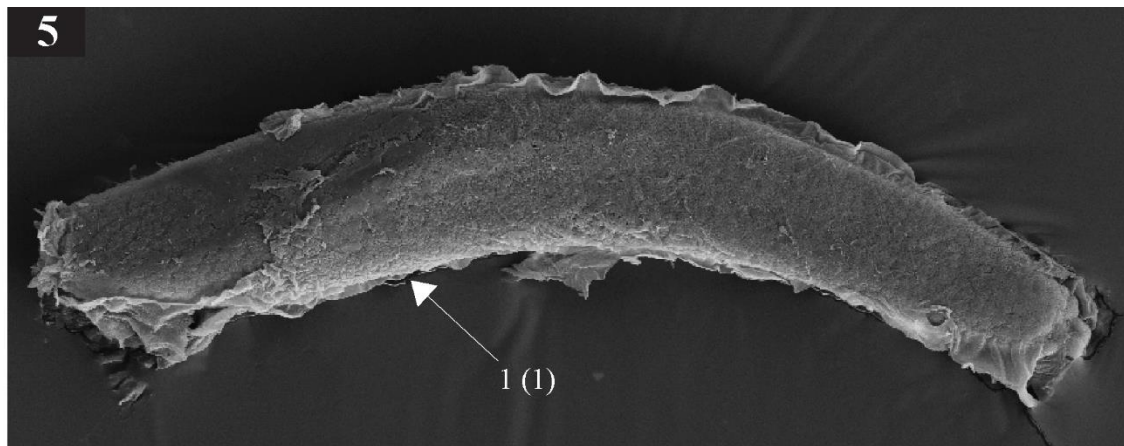
2 - Riniforme (Fig. 88)

185. Microtríquias (L=1; não-informativo).

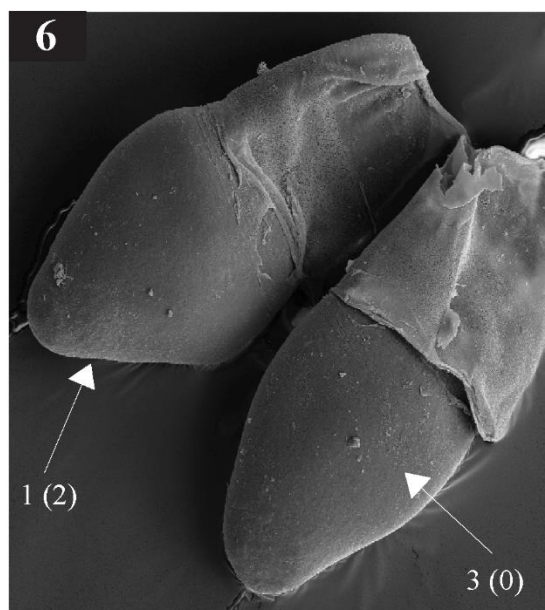
0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 90)

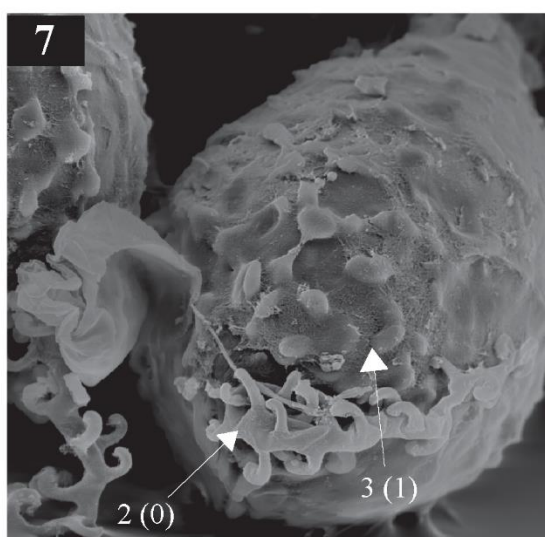
O estado 1 é autopomórfico de *Imitomyia*.



0,02 mm

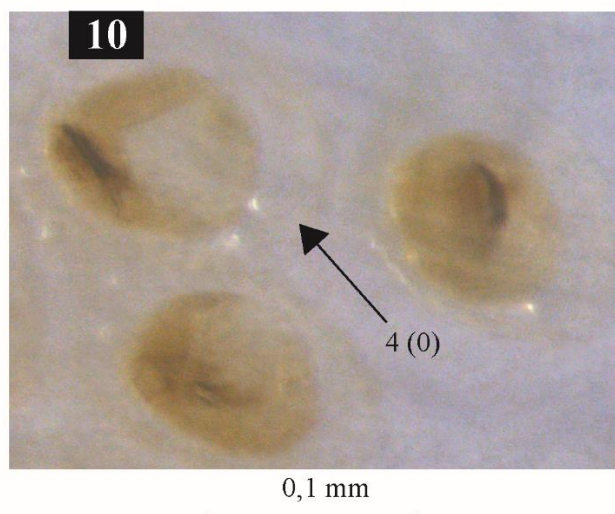
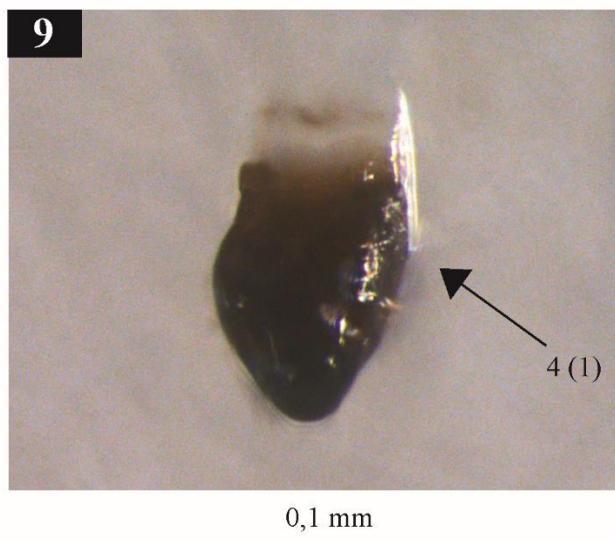
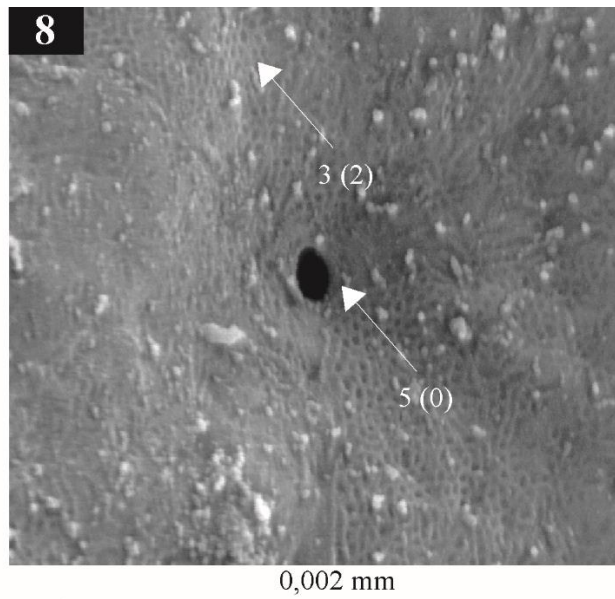


0,02 mm

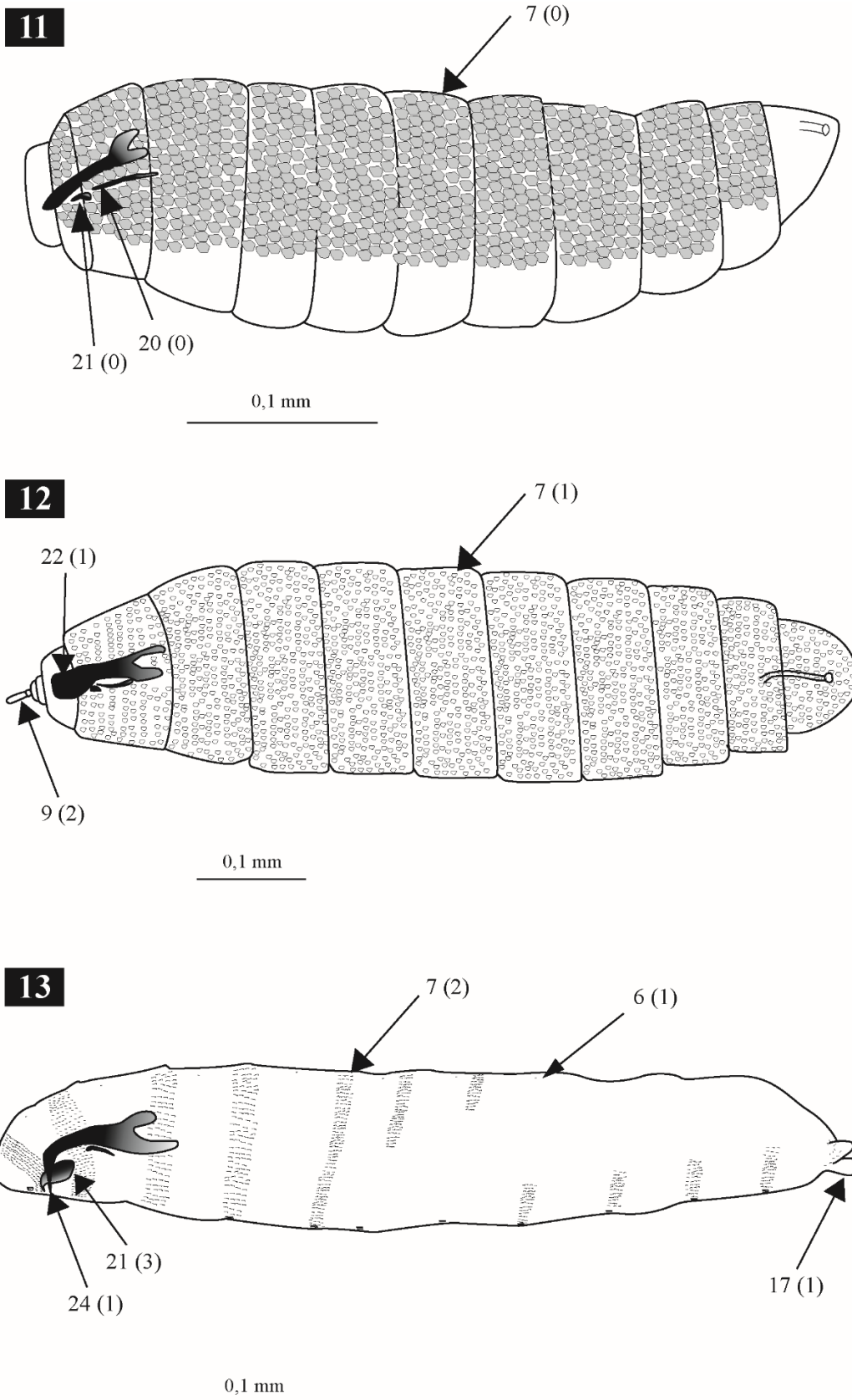


0,02 mm

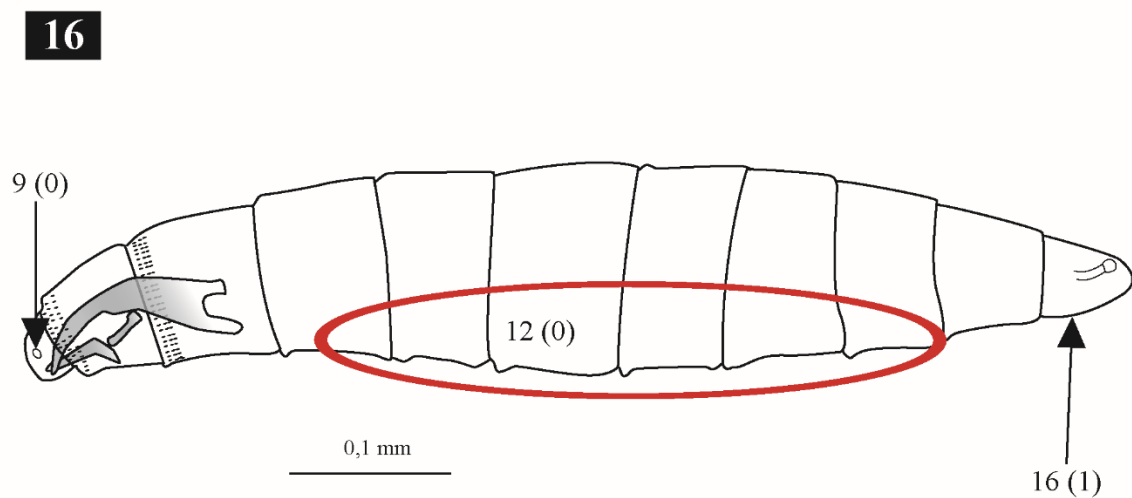
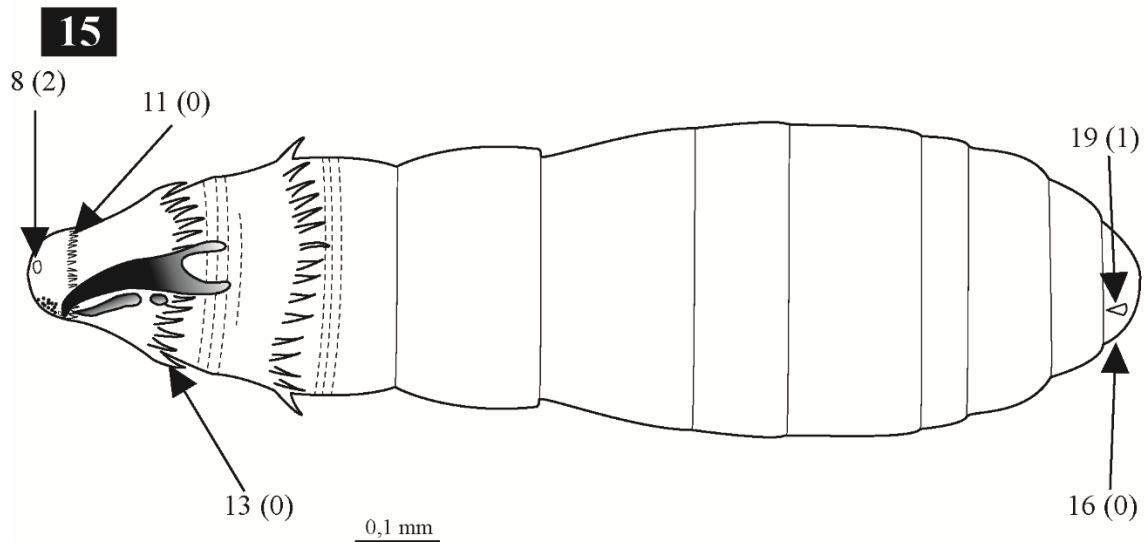
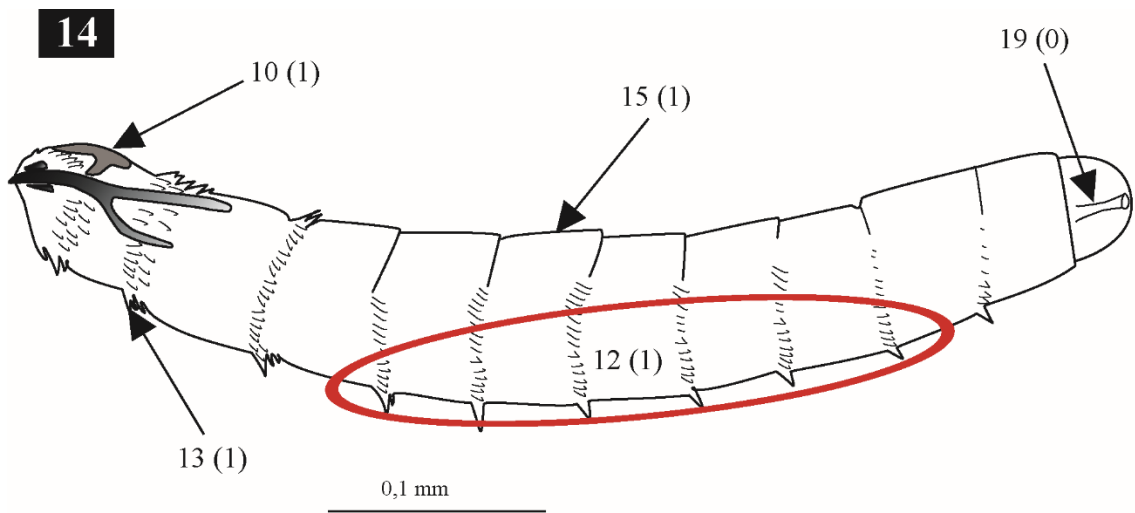
Figuras 5–7. Caracteres do ovo. **5.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863). **6.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **7.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



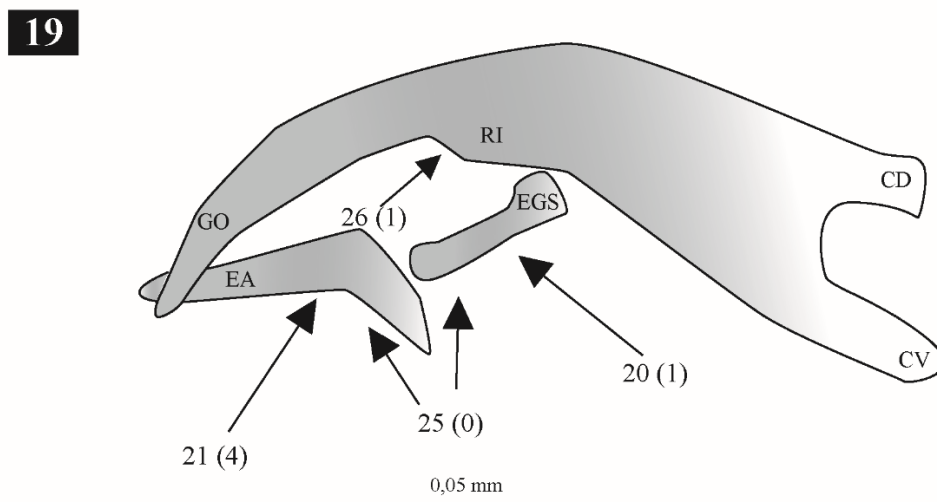
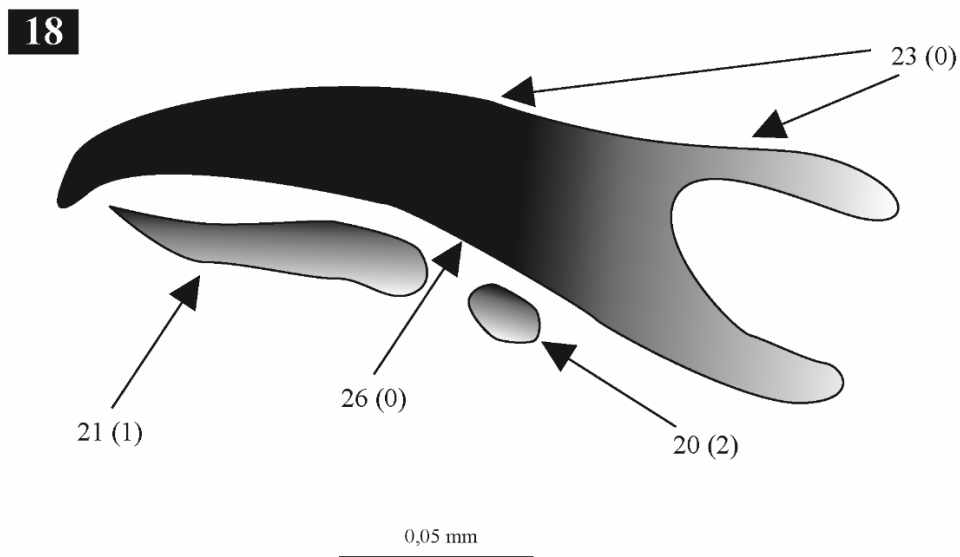
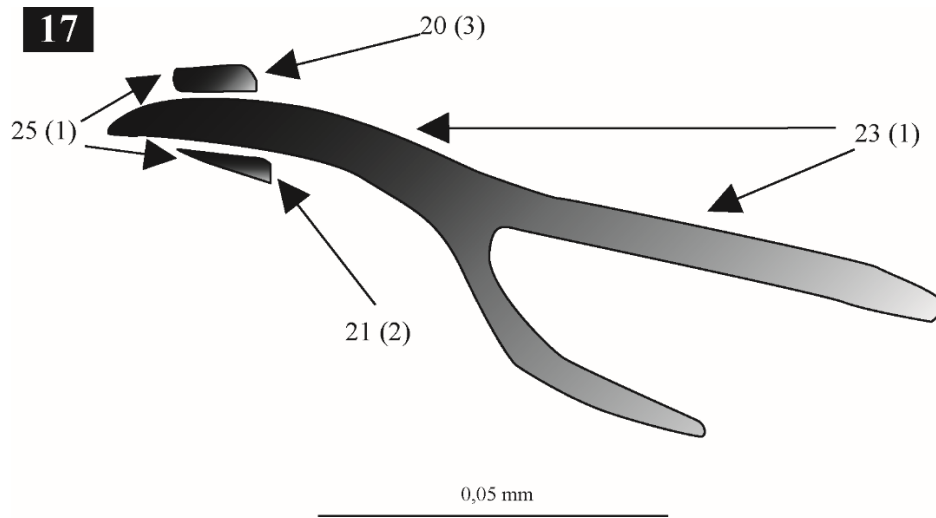
Figuras 8–10. Caracteres do ovo. **8 e 9.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902. **10.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



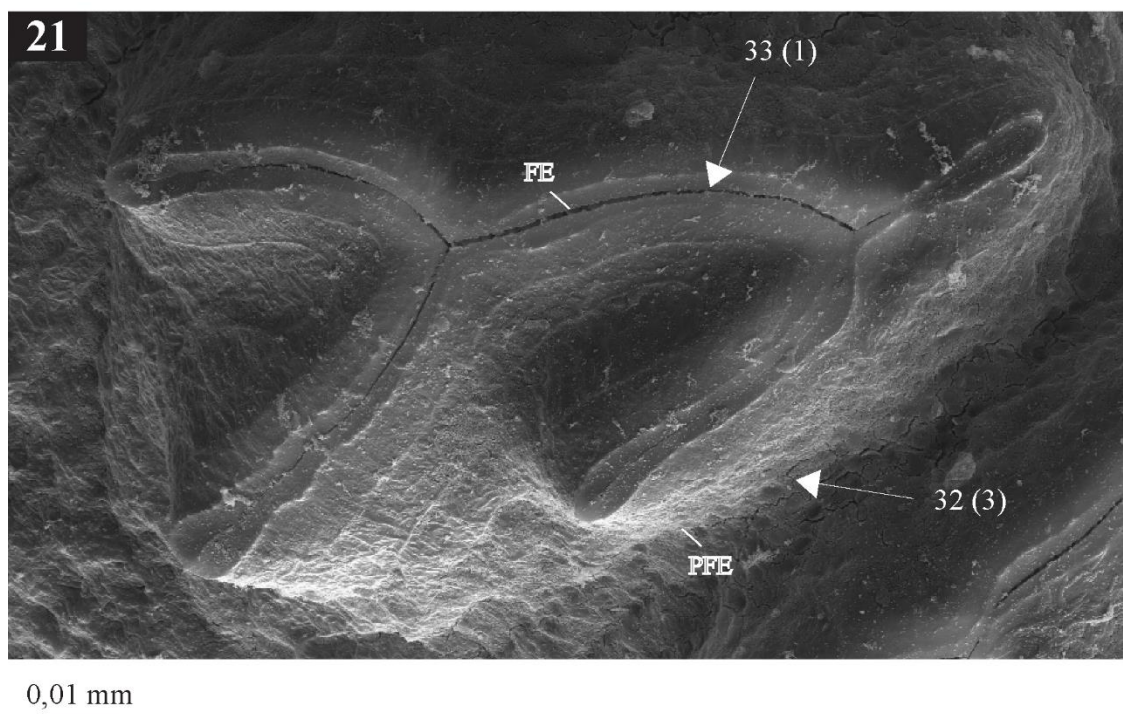
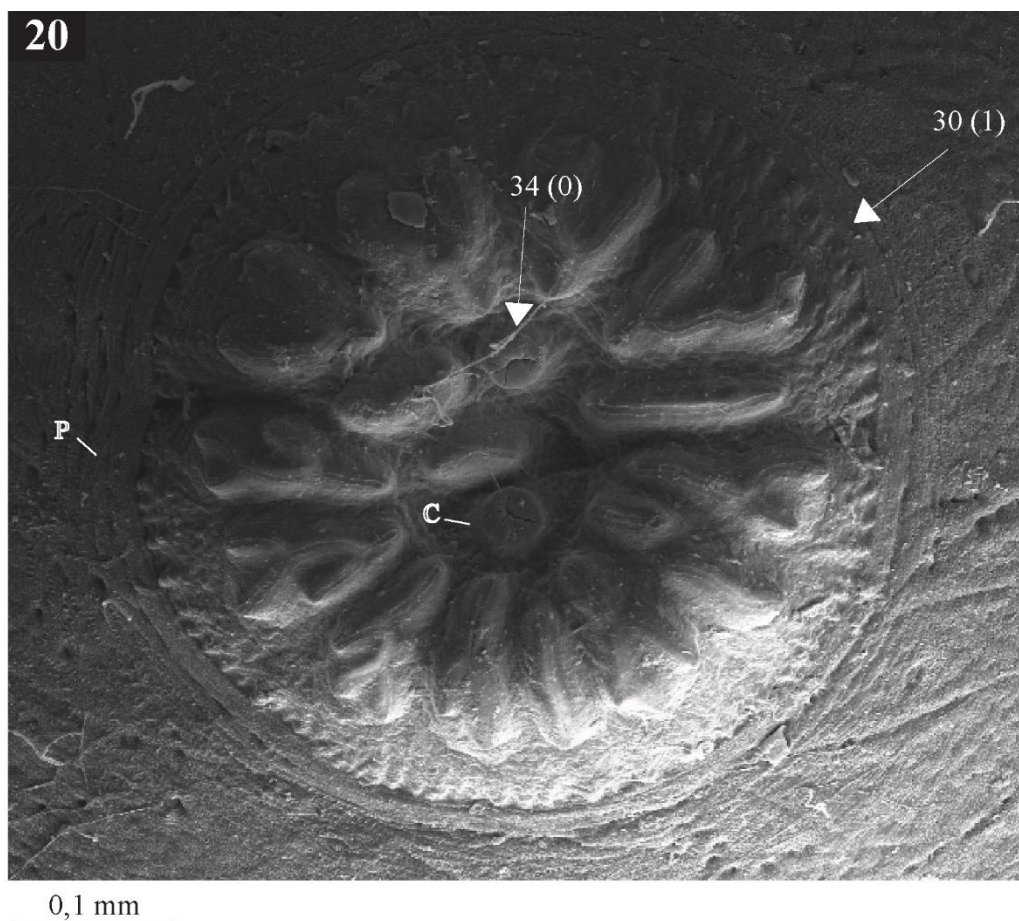
Figuras 11–13. Caracteres da larva. **11.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **12.** *Prophorostoma pulchra* Townsend, 1927. **13.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



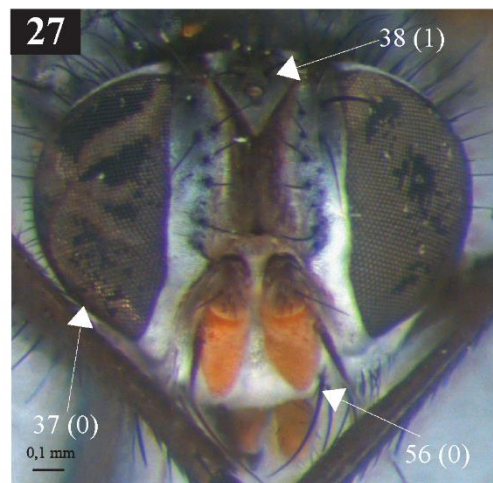
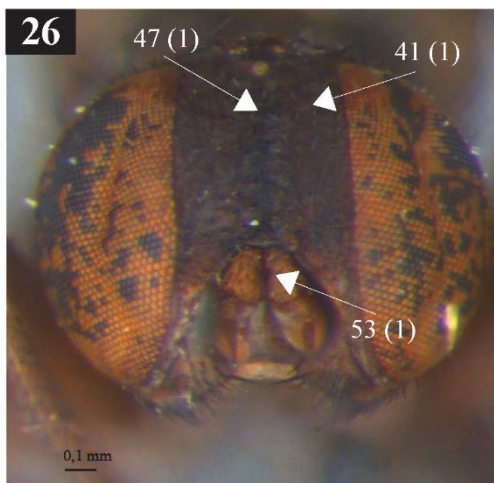
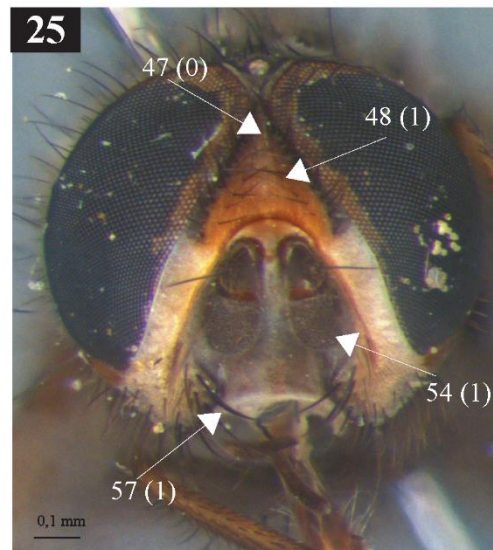
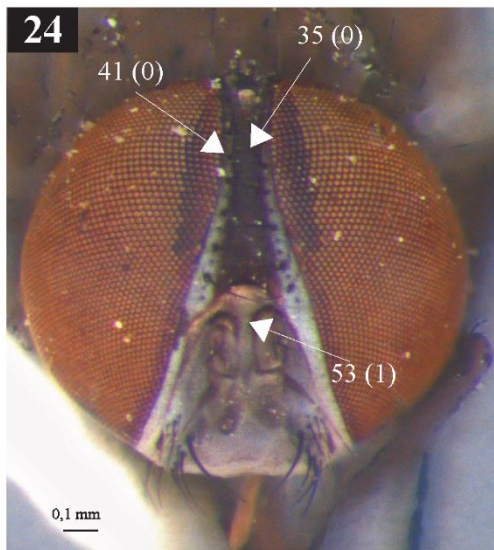
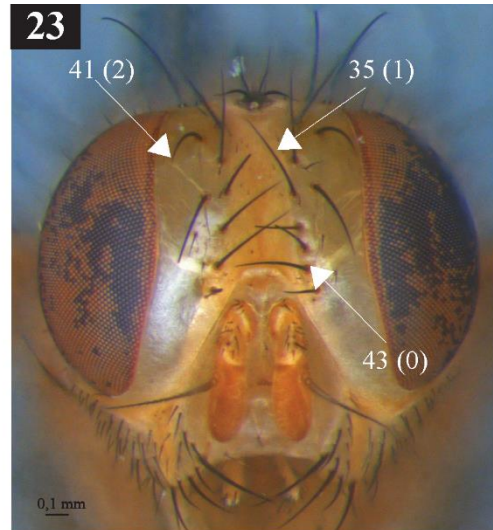
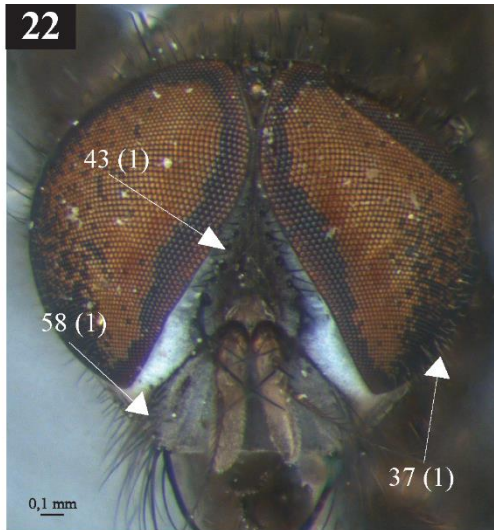
Figuras 14–16. Caracteres da larva. **14.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830. **15.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **16.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



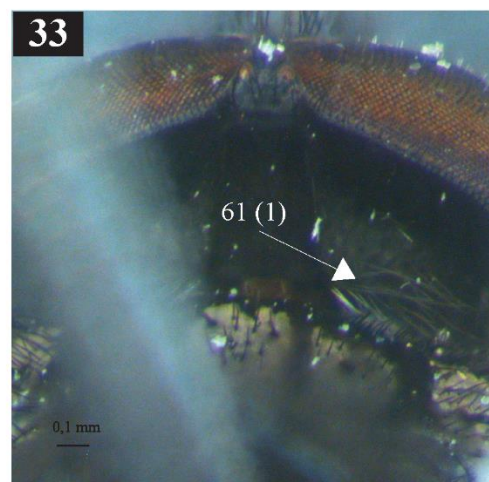
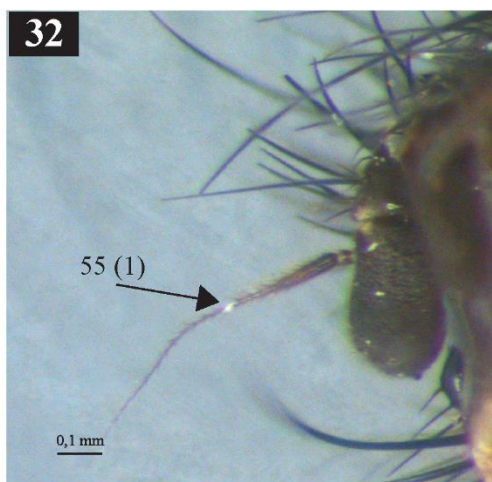
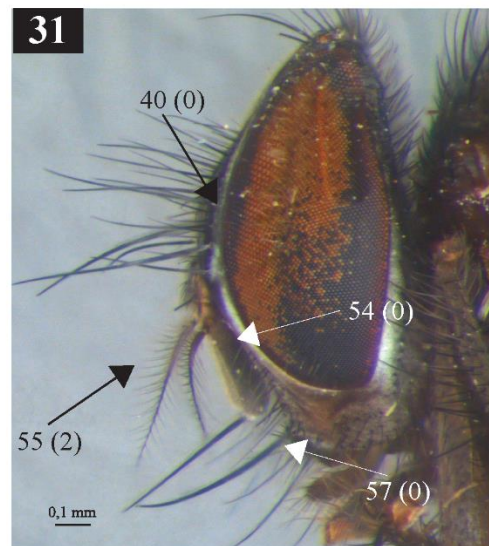
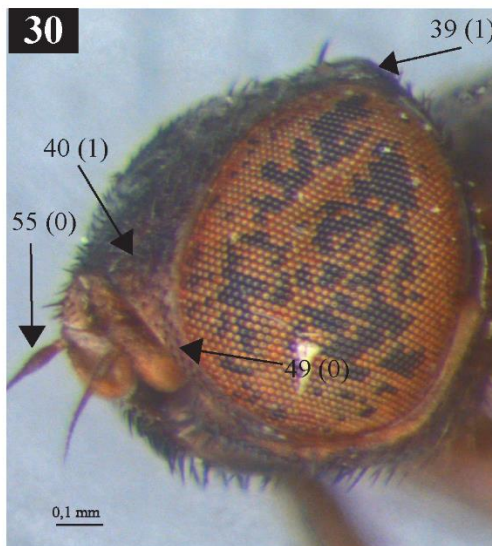
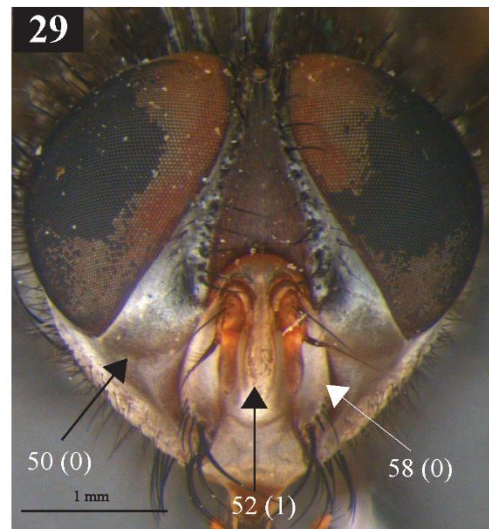
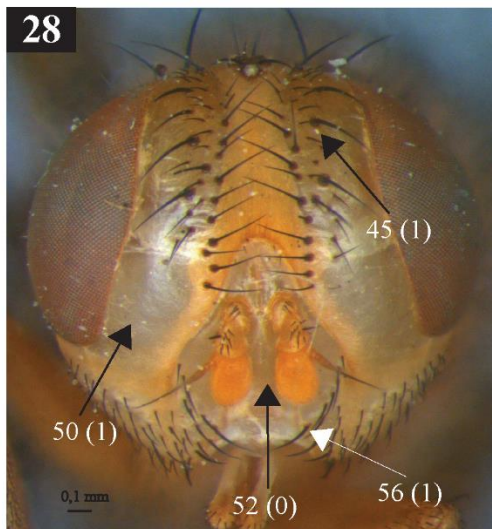
Figuras 17–19. Caracteres da larva. **17.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830. **18.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **19.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: CD, corno dorsal; CV, corno ventral; EGS, esclerito da glândula acessória; GO, gancho oral; RI, região intermediária).



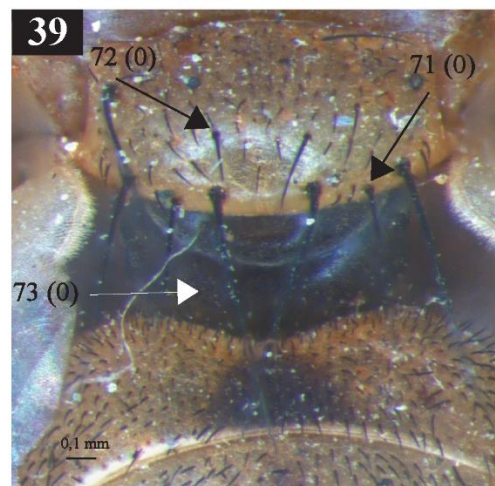
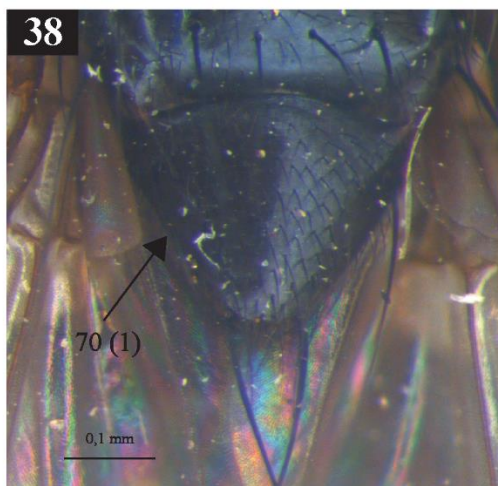
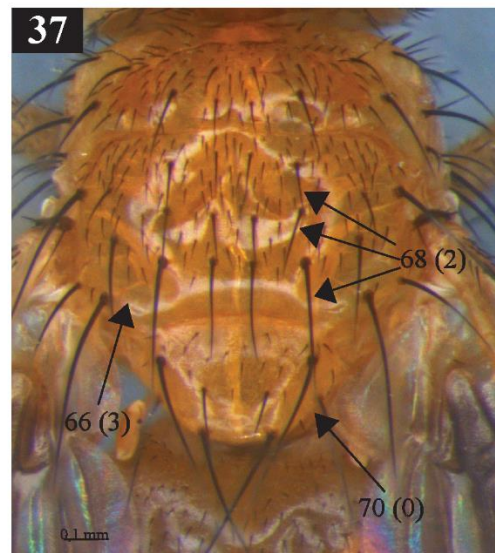
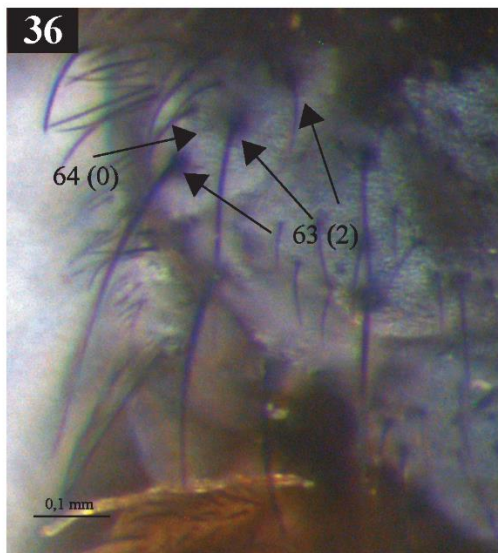
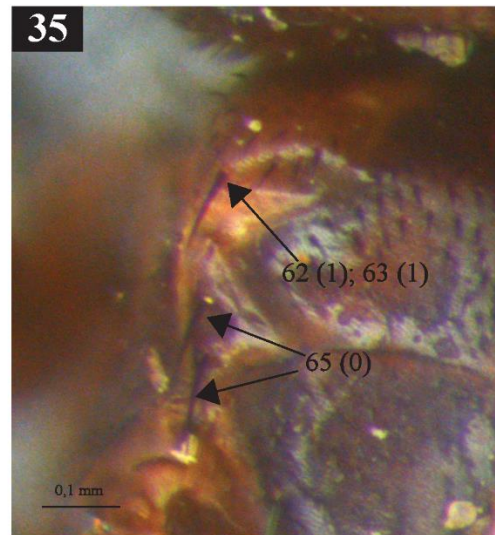
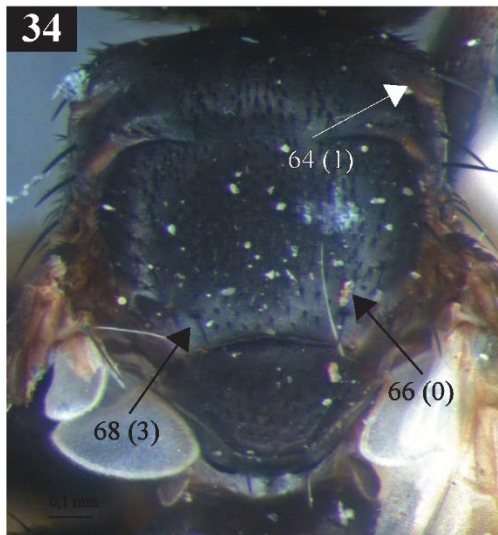
Figuras 20–21. Caracteres do pupário. **20 e 21.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: *C*, cicatriz; *FE*, fenda espiracular; *P*, peritrema; *PFE*, pequeno fragmento do espiráculo).



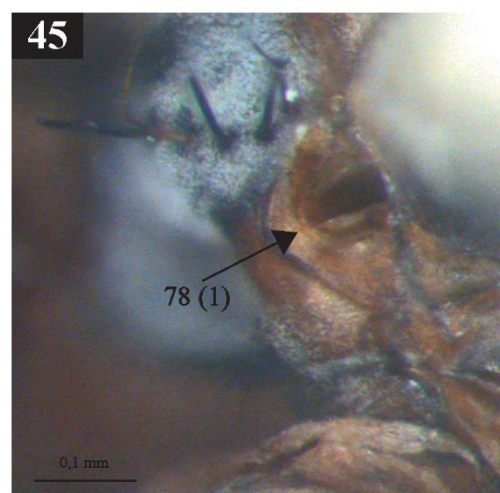
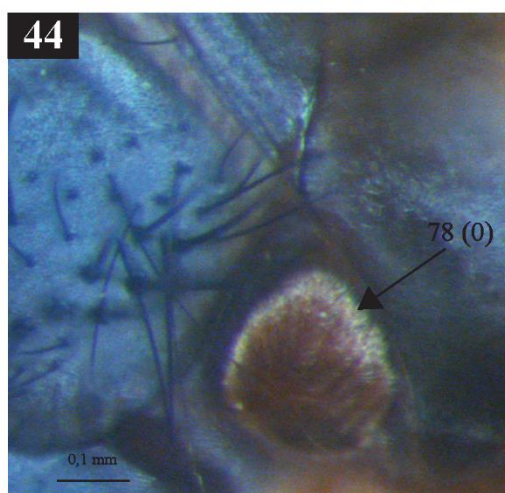
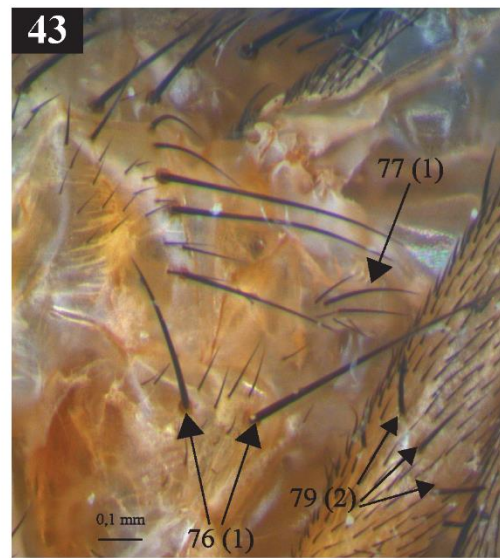
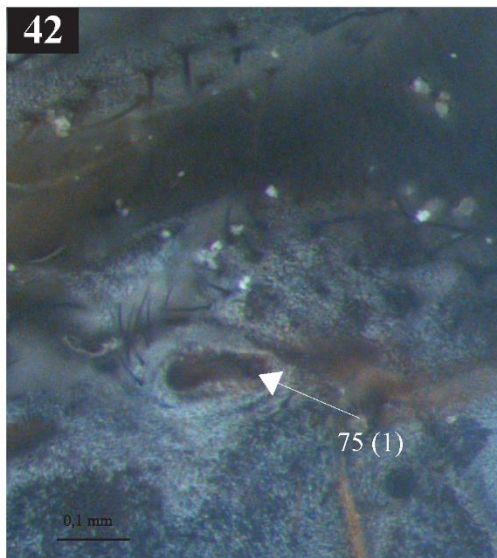
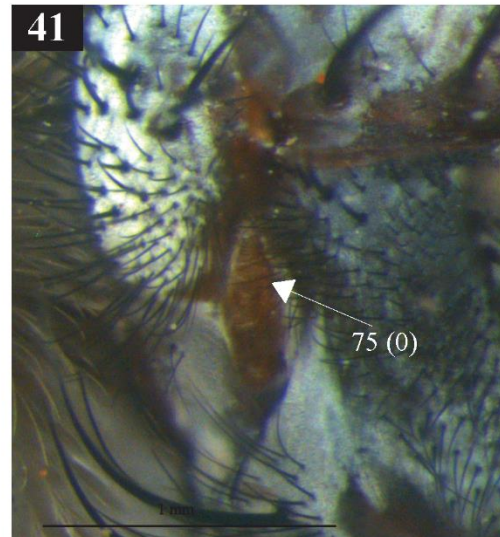
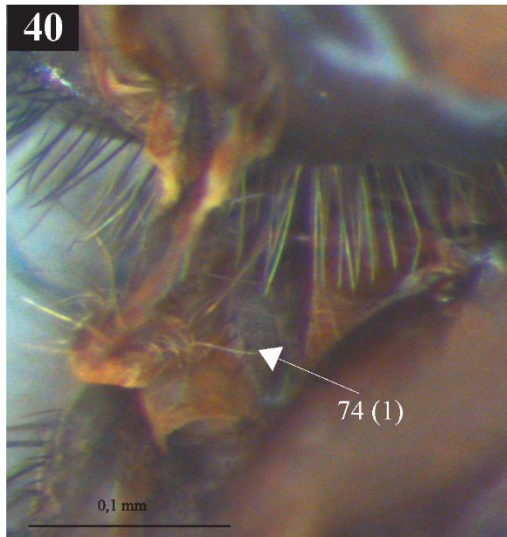
Figuras 22–27. Caracteres da cabeça. **22.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891 ♂. **23.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀ **24.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863) ♂. **25.** *Rondania fasciata* (Macquart, 1834) ♀. **26.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **27.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824) ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



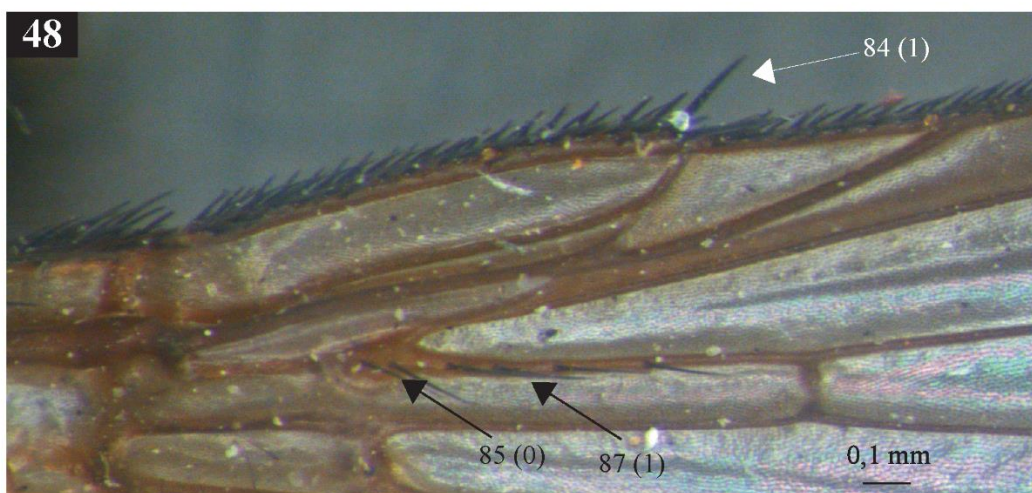
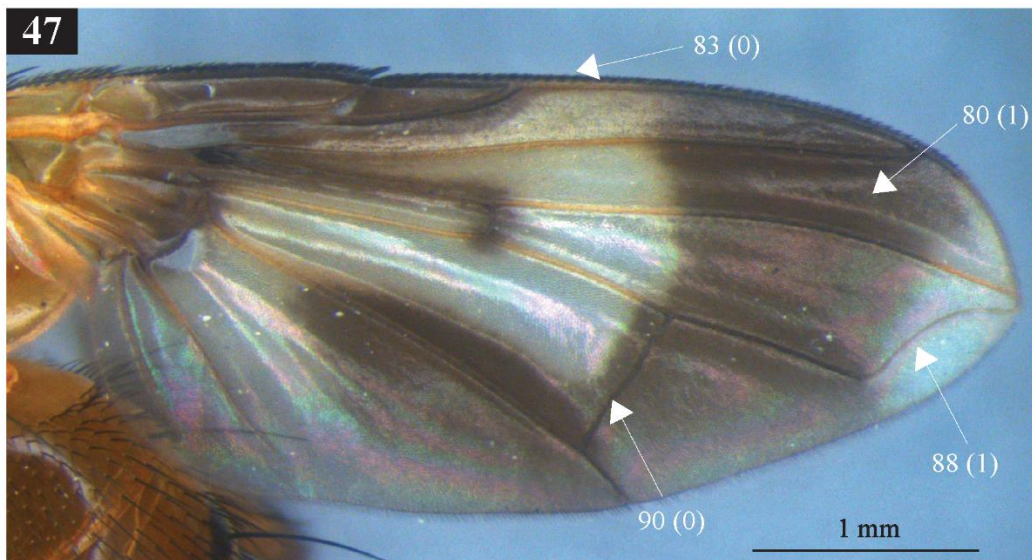
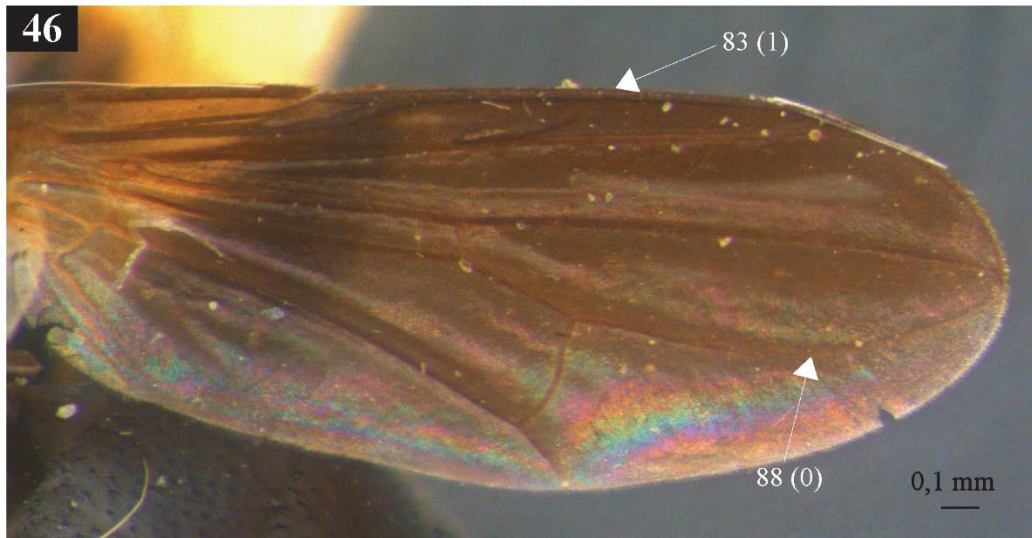
Figuras 28–33. Caracteres da cabeça. **28.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902 ♀. **29.** *Prophorostoma pulchra* Townsend, 1927 ♂. **30.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **31.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891 ♂. **32.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824) ♂. **33.** *Ebenia claripennis* Macquart, 1846 ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



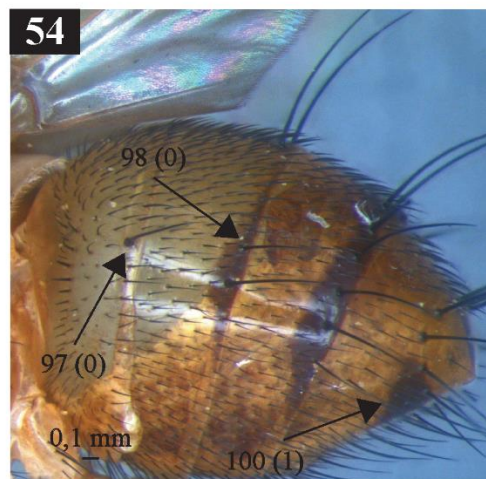
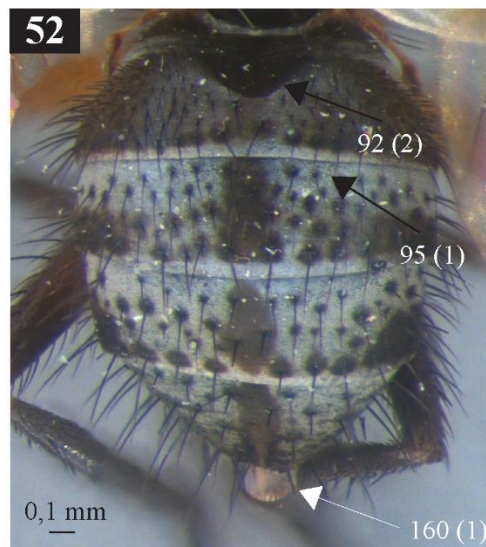
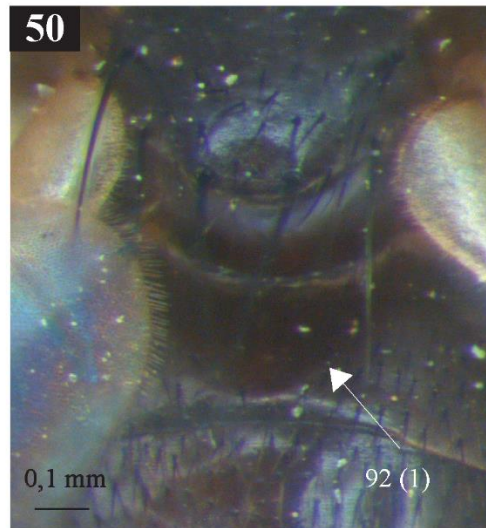
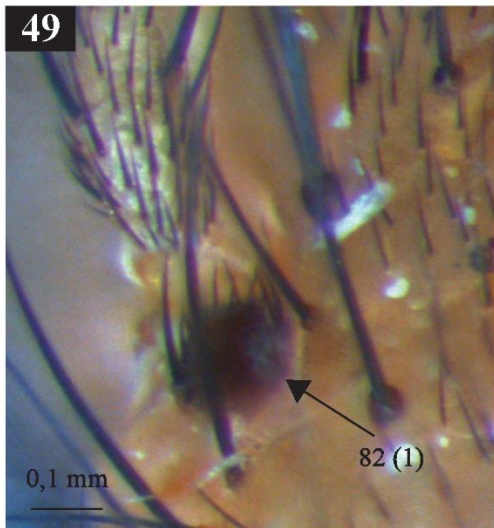
Figuras 34–39. Caracteres do tórax. **34 e 35.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **36.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824) ♀. **37.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977 ♂. **38.** *Ebenia claripennis* Macquart, 1846 ♂. **39.** *Euoestrophasia aperta* Brauer & Bergenstamm, 1889 ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



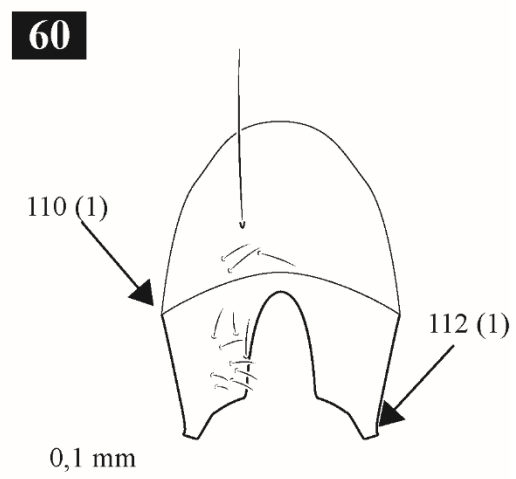
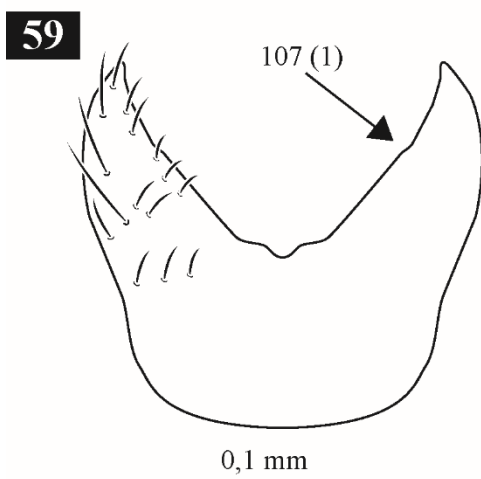
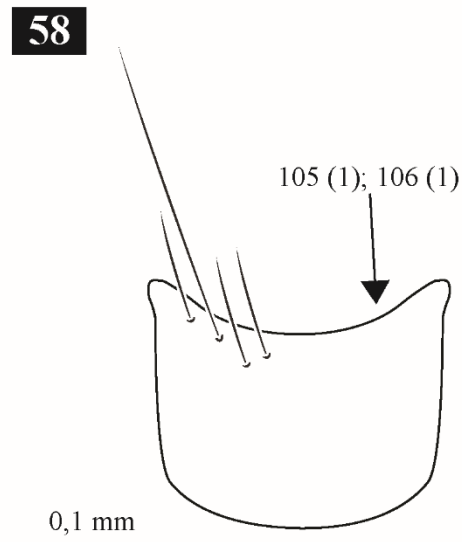
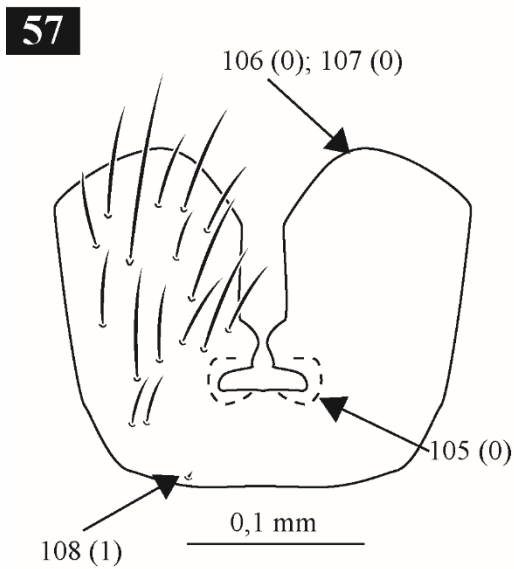
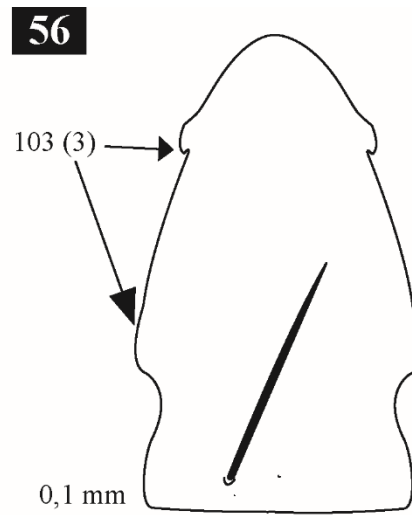
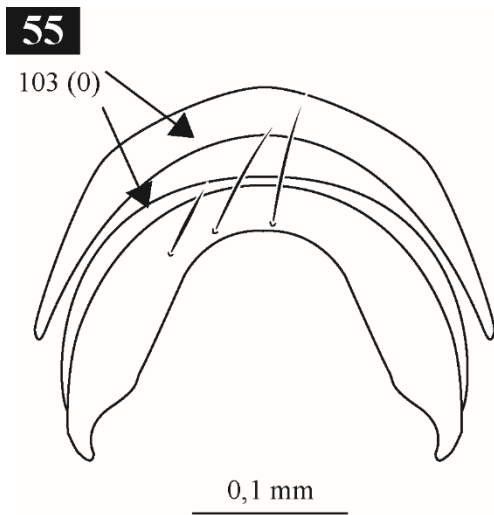
Figuras 40–45. Caracteres do tórax. **40.** *Ebenia claripennis* Macquart, 1846 ♂. **41 e 44.** *Prophorostoma pulchra* Townsend, 1927 ♂. **42 e 45.** *Rondania dimidiata* (Meigen, 1824) ♀. **43.** *Euostrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



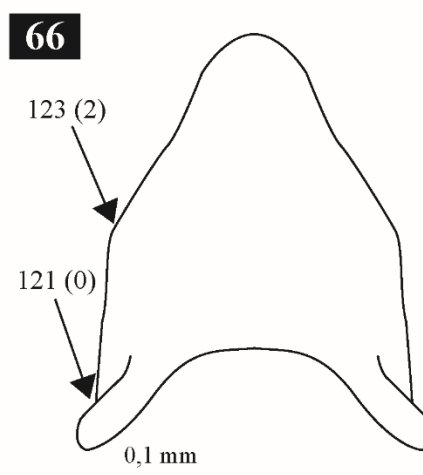
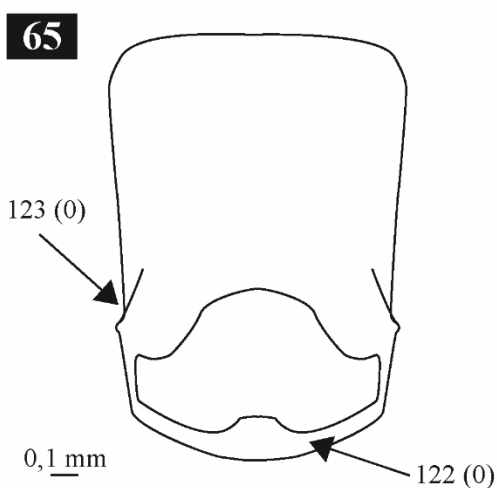
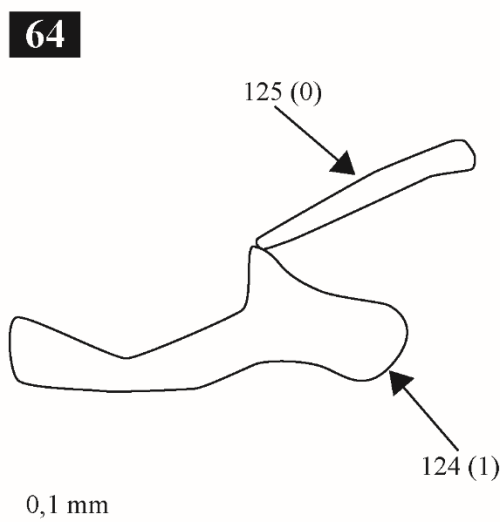
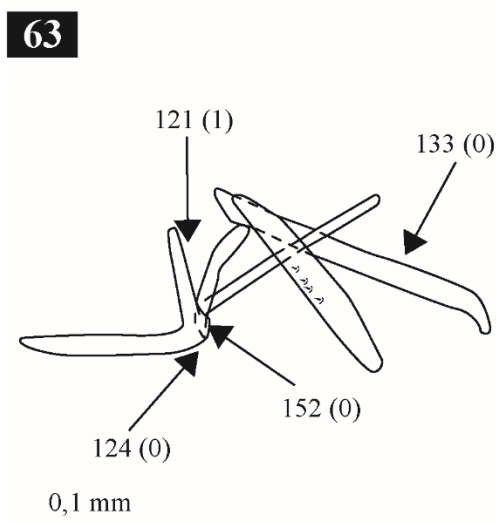
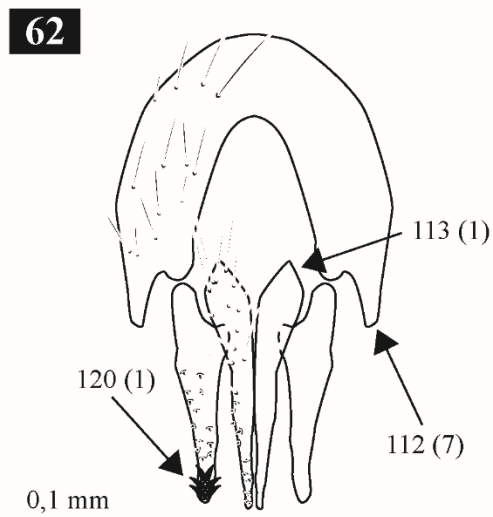
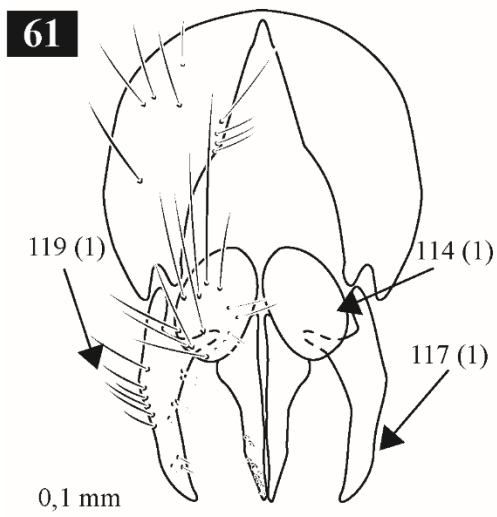
Figuras 46–48. Caracteres da asa. **46.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **47.** *Eoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. **48.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824) ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



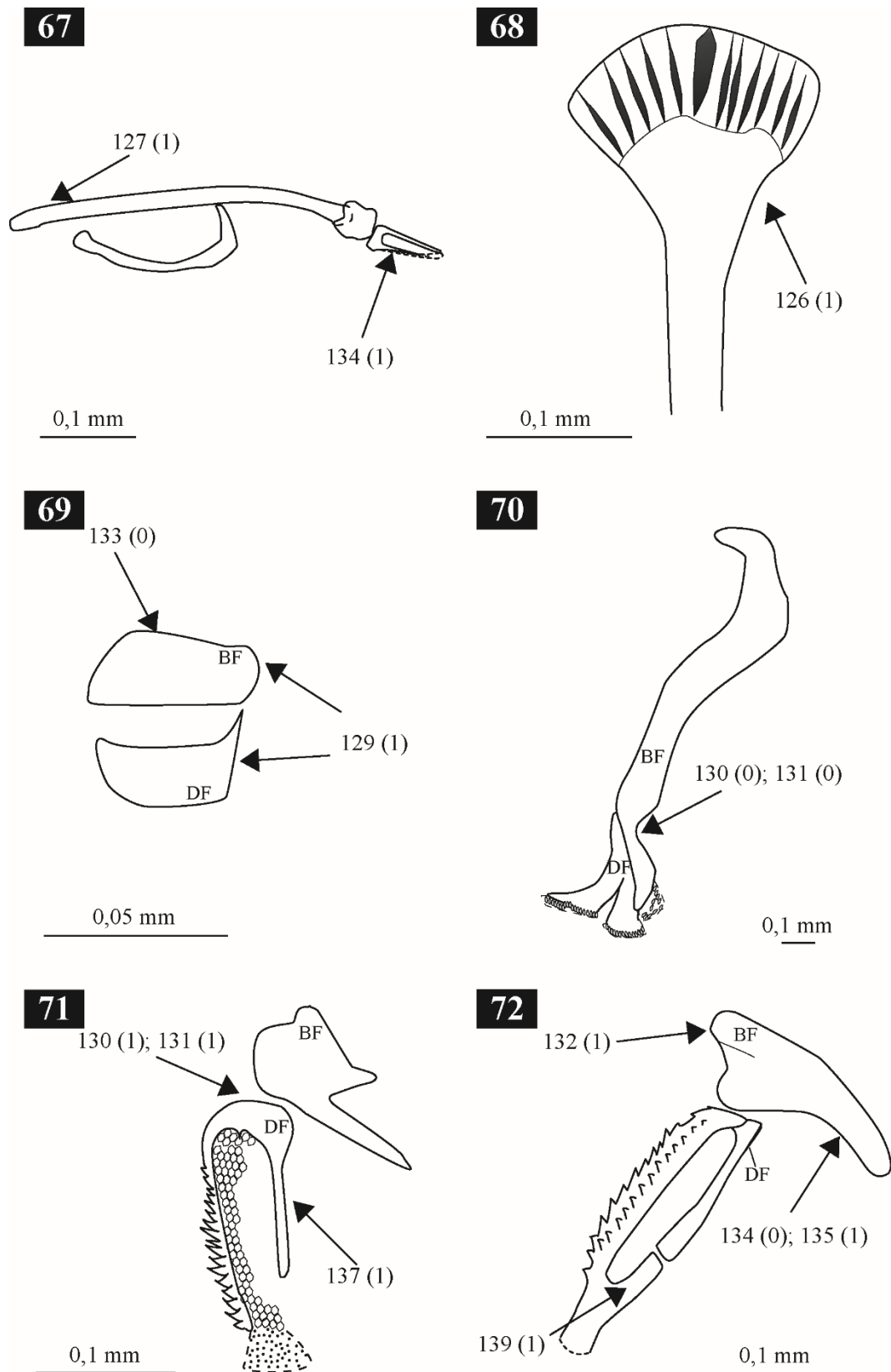
Figuras 49–54. Caracteres do abdômen. **49.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977 ♂. **50.** *Chetoptilia puella* (Rondani, 1962) ♀. **51.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830 ♀. **52.** *Rondania dimidiata* (Meigen, 1824) ♀. **53.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824) ♂. **54.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



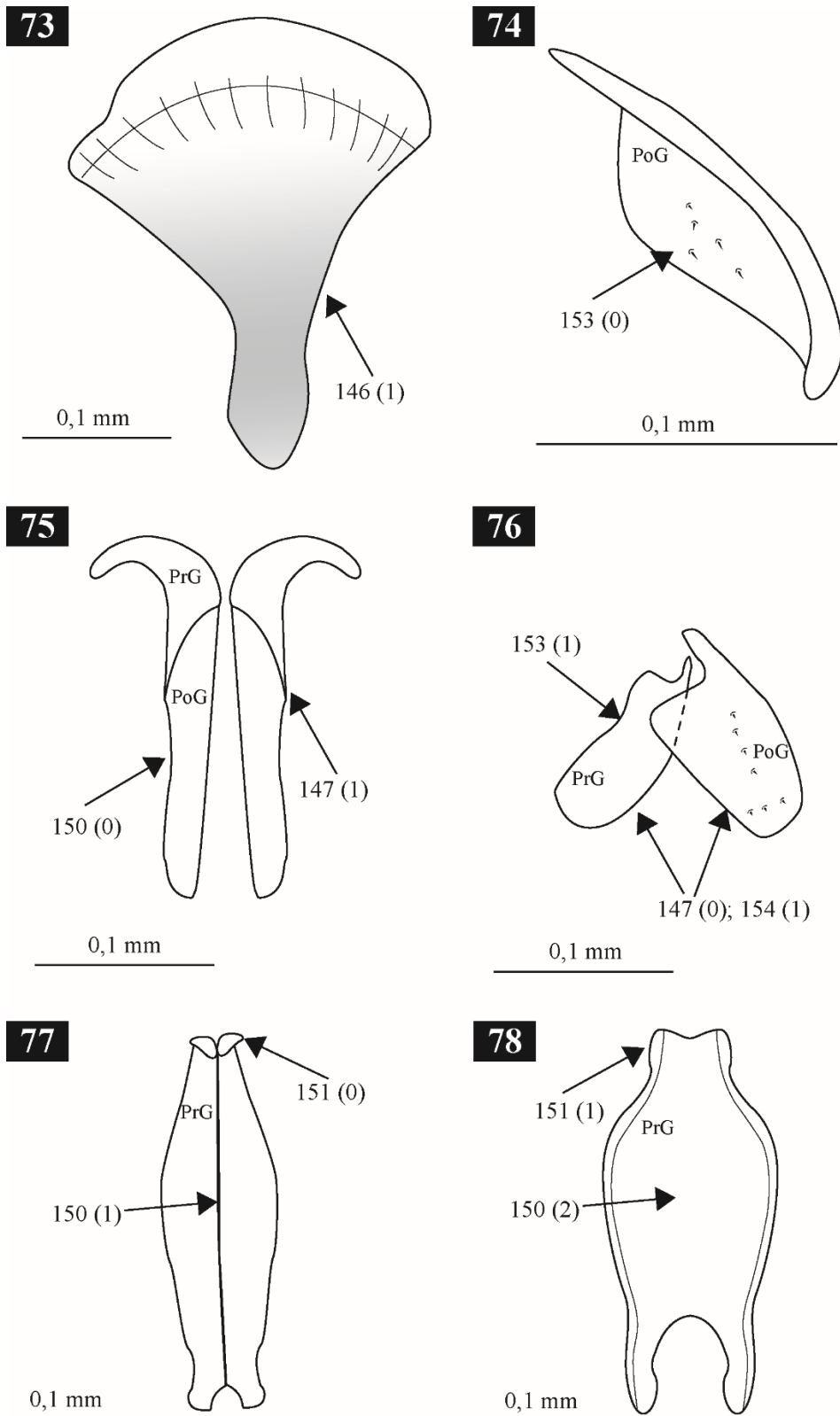
Figuras 55–60. Caracteres da terminália masculina. **55.** *Ebenia fumata* (Townsend, 1919). **56 e 58** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902. **57.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **59 e 60.** *Pandelleia* undescribed sp. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



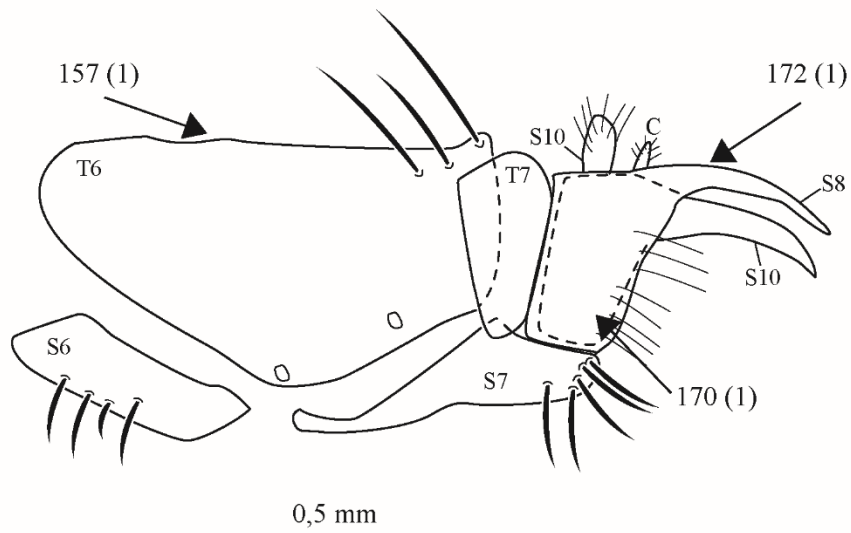
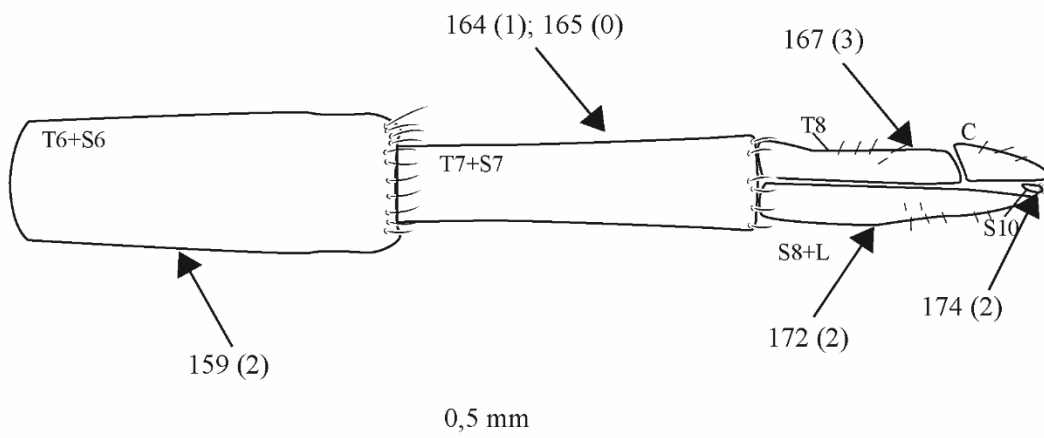
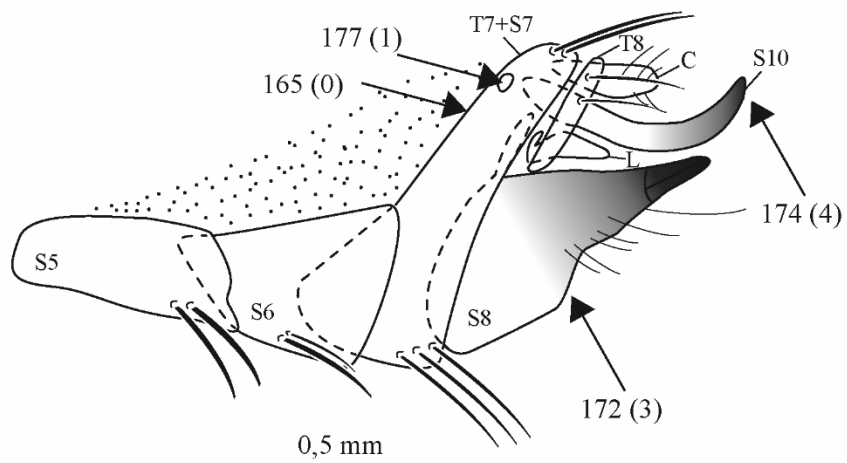
Figuras 61–66. Caracteres da terminália masculina. **61.** *Ebenia fumata* (Townsend, 1919). **62.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). **63.** *Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830. **64.** *Imitomyia sugens* (Loew, 1863). **65.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **66.** *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



Figuras 67–72. Caracteres da terminália masculina. **67.** *Rondania fasciata* (Macquart, 1834). **68.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). **69.** *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863). **70.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **71.** *Oestrophasia uncana* (Fabricius, 1805). **72.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: BF, basifalo; DF, distifalo).

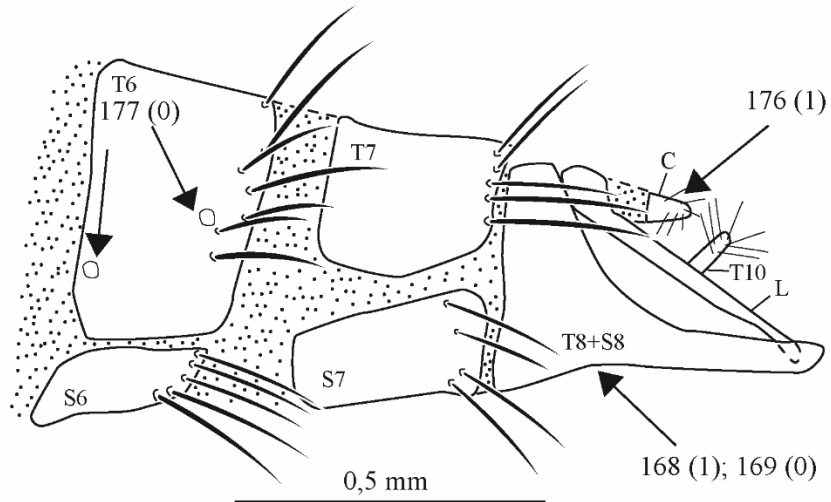


Figuras 73–78. Caracteres da terminália masculina. **73.** *Comyops nigripennis* Wulp, 1891. **74.** *Oestrophasia uncana* (Fabricius, 1805). **75.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **76.** *Imitomyia sugens* (Loew, 1863). **77.** *Chetoptilia puella* (Rondani, 1962). **78.** *Euoestrophasia aperta* Brauer & Bergenstamm, 1889. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: PoG: pós-gonito; PrG, pré-gonito).

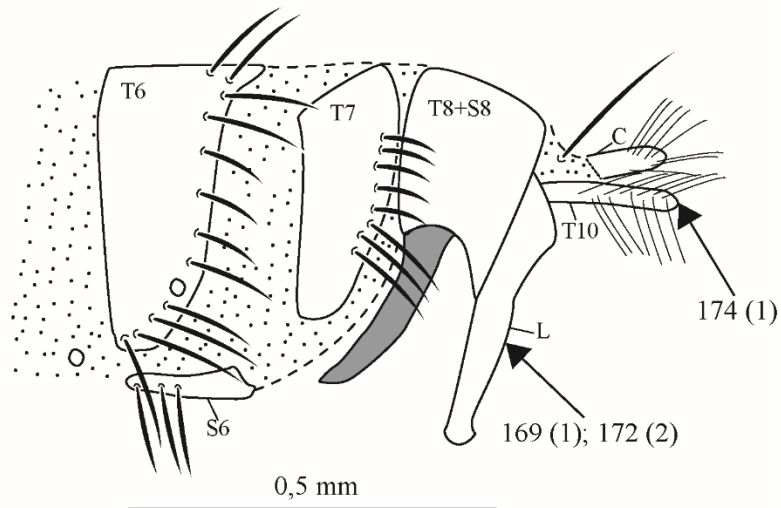
79**80****81**

Figuras 79–81. Caracteres da terminália feminina. **79.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **80.** *Rondania fasciata* (Macquart, 1834). **81.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: C, cerco; L, lingulae; S, esternito; T, tergito).

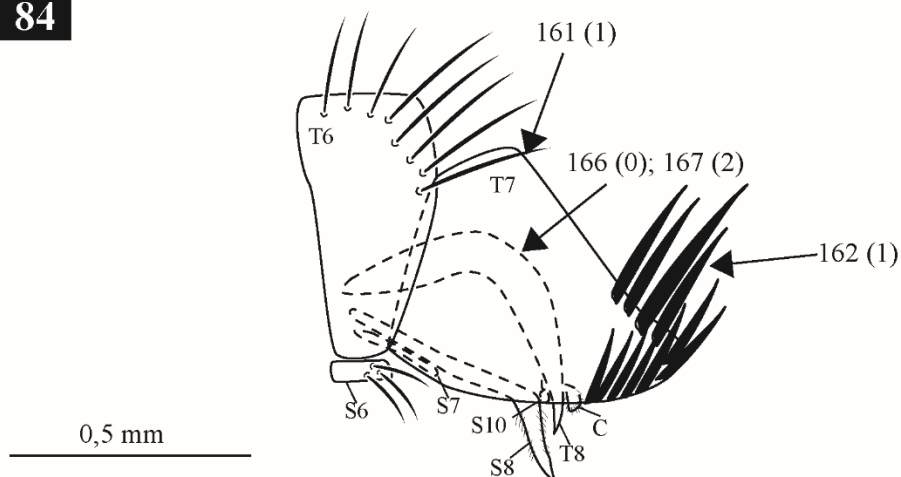
82



83

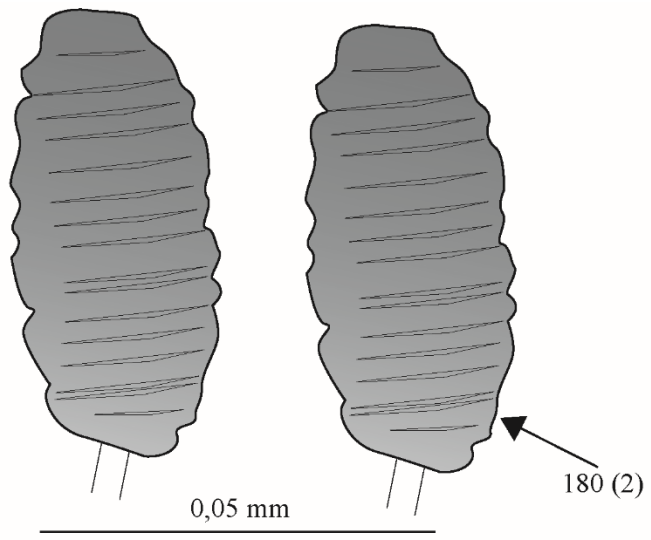


84

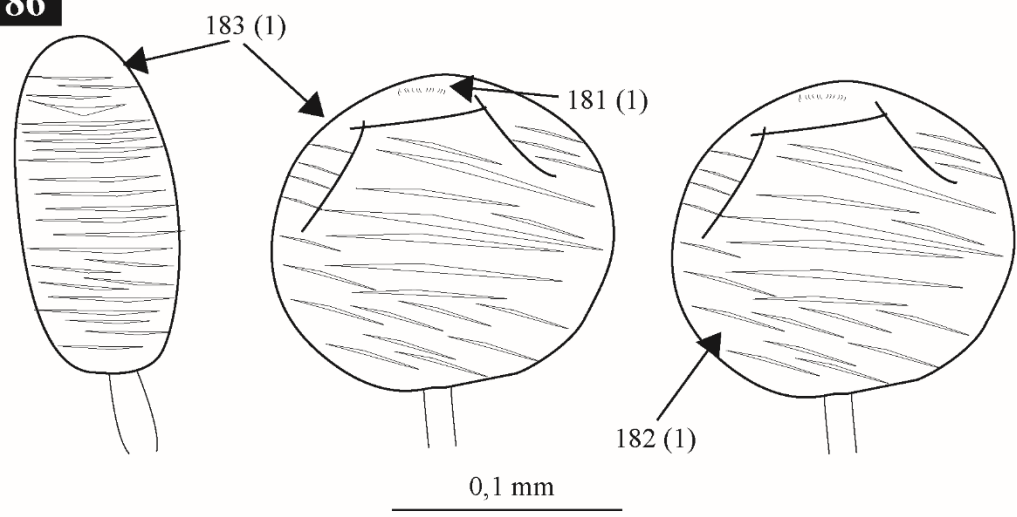


Figuras 82–84. Caracteres da terminália feminina. **82.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). **83.** *Chetoptilia puella* (Rondani, 1962). **84.** *Imitomys sugens* (Loew, 1863). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas. (Legendas: C, cerco; L, lingulae; S, esternito; T, tergito).

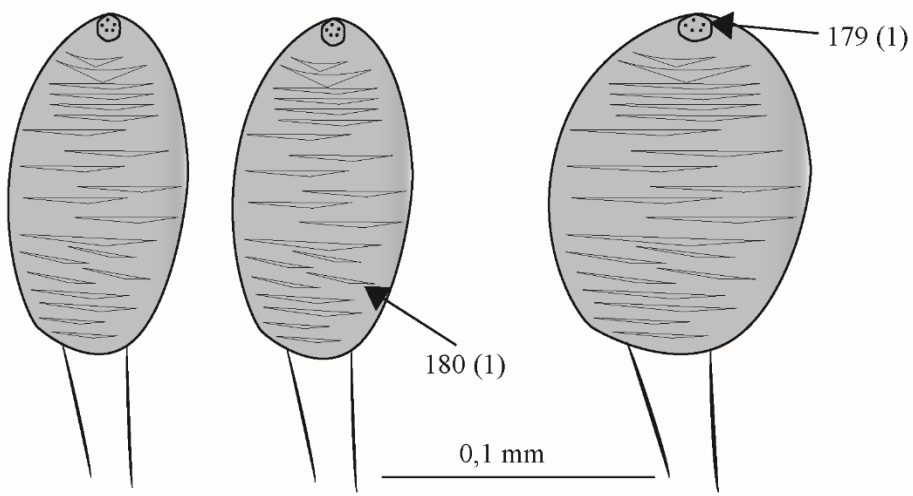
85



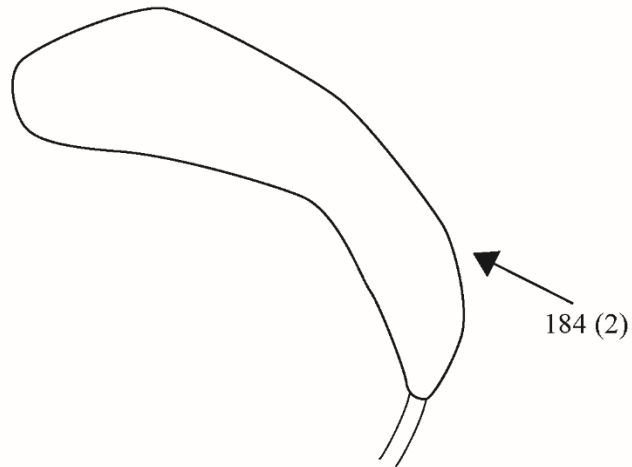
86



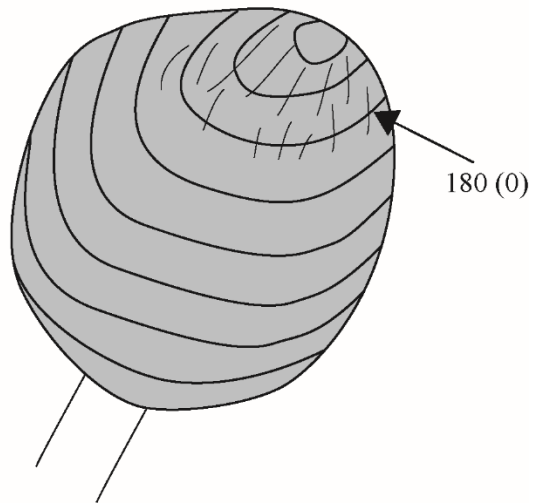
87



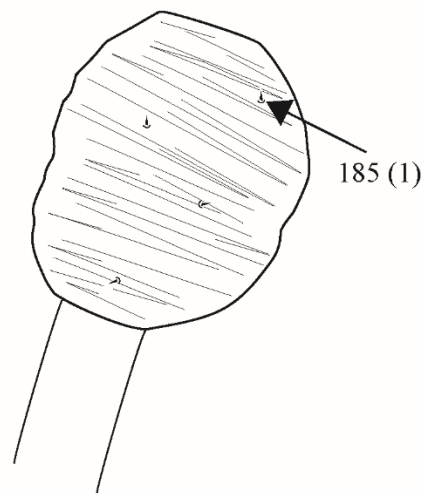
Figuras 85–87. Caracteres da espermateca. **85.** *Microsoma exiguum* (Meigen, 1824). **86.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977. **87.** *Dufouria chalybeata* (Meigen, 1824). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

88

0,1 mm

89

0,1 mm

90

0,05 mm

Figuras 88–90. Caracteres da espermateca. **88.** *Billaea claripalpis* (Wulp, 1895). **89.** *Xanthozona melanopyga* (Wiedmann, 1830). **90.** *Imitomyia sugens* (Loew, 1863). O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

4.2. Análise cladística

A análise cladística com pesos iguais resultou em uma única árvore mais parcimoniosa (L= 391; CI=63; RI=83). A pesagem implícita, que resultou em uma única árvore, não mostrou mudanças na topologia, mas sim de alguns caracteres homoplásticos. A única árvore mais parcimoniosa com pesagem igual, com os caracteres não-ambíguos será utilizada na discussão. Dufouriini *sensu lato*, com todos os seus gêneros tradicionalmente considerados (tabela 1), mostrou-se parafilético.

Clado 4 (Phasiinae + Dufouriinae)

Phasiinae (clado 3) foi recuperado como grupo-irmão do clado 5 Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini, possui um bom índice de Bremer, 5, e é suportado por 9 caracteres não-ambíguos, sendo 7 sinapomorfias: larva com o esclerito acessório reduzido a uma fita estreita (21:1); gancho oral unciforme (22:1); vibrissa curta (57:1); catepisterno com duas cerdas (76:1); anepímeron com cerdas finas (77:2); espiráculo posterior com as franjas igualmente distribuídas em ambos os lados (78:1) e a terminália masculina com o esternito 5 com a linha membranosa lateral presente (105:0). Além de 2 homoplasias: antena com o pós-pedicelo arredondado (54:1) e sintergito I+II com a cerda marginal lateral presente (97:0). Além de ser suportado por 1 caráter ambíguo quando em otimização ACCTAN: espiráculo anterior com a fenda aberta (75:1).

Clado 9 (Dufouriini + Oestrophasiini)

Dufouriini é grupo-irmão de Oestrophasiini, e esse agrupamento (clado 9) possui um bom índice de Bremer, 5, e é suportado por 7 sinapomorfias não-ambíguas: terminália masculina, epândrio com lobos laterais (111:1); epândrio com a zona de projeção posterior (112:1); falopódema mais comprido do que o hipândrio (127:1); basifalo segmentado dorsalmente (132:1); apódema ejaculatório em leque (146:1); pós-gonito com a margem anterior com esclerotização fraca (153:1); espermoteca assimétrica (183:1). Além dos 4 caracteres ambíguos suportados quando em otimização ACCTAN: presença de espinho costal (84:1) [homoplástico]; terminália masculina com distifalo com margem anterior

completamente esclerotizada (142:1); pré-gonito parcialmente fusionado (150:1) e a terminália feminina com o tergito 6 posicionado posteriormente (160:1).

Clado 5 (Freraeini (Dufouriini + Oestrophasiini) - Dufouriinae

Freraeini é grupo-irmão de Dufouriini + Oestrophasiini, e as três tribos (clado 5), juntas formam o grupo aqui considerado como a subfamília Dufouriinae. A subfamília é suportada 6 caracteres não-ambíguos, sendo 4 sinapomorfias: apódema do hipândrio indistinto com a placa do hipândrio (123:2); distifalo com a extensão do esclerito dorsal, mais da metade em relação da barra mediana (137:1); sintergoesternito 7 (tergito 7 fundido como esternito 7) presente (164:1); tergito 8 alongado (167:3). Além de 2 homoplasias: machos holópticos com fêmeas dicópticas (35:1) e esternito 10 reduzido (174:3).

Além desses, 4 caracteres ambíguos são suportados quando em ACCTTRAN: occipício com cerdas pretas (64:0) [homoplástico]; região pós-sutural com 4 cerdas dorso-centrais (68:0) [homoplástico]; esternito 8 alongado (172:2). E 2 quando em DELTRAN: espiráculo anterior coma fenda não fechada pelos pêlos da franja (75:1) [homoplástico] e ligação membranosa do basifalo (esclerito dorsal) com distifalo, com capacidade de movimentação em 180° (131:1) [homoplástico].

Dufouriini

A tribo Dufouriini como definida aqui (clado 13) é monofilético e contém os seguintes gêneros: *Chetoptilia* Rondani, 1862, *Comyops* Wulp 1891, *Dufouria* Robineau-Desvoidy, 1830, *Ebenia* Macquart, 1846 e *Rondania* Robineau-Desvoidy, 1850. *Microsoma* Macquart 1855 e *Pandelleia* Villeneuve, 1907 que pertenciam a Dufouriini, agora pertencem a Freraeini e todos os gêneros da tribo Oestrophasiini *sensu* Guimarães (1977) que também pertenciam a Dufouriini agora pertencem a Oestrophasiini. A tribo, mesmo possuindo um baixo índice de Bremer, de 1, é suportada por 3 sinapomorfias não-ambíguas: antena com a arista micro pubescente (55:1) e a presença de poros na espermateca (179:1), genitália masculina com distifalo com margem anterior parcialmente esclerotozada (142:2) otimizado com DELTRAN. Além de ser suportado por 5 caracteres ambíguos, destes, 3 suportados quando em otimização ACCTTRAN: vita frontal com cerdas interfrontais (48:1); palpo com a cor amarela em fêmeas (59:1) [homoplástico] e o lobo pós-pronotal com pruinosidade (64:0)

[homoplástico]. E 2 caracteres quando em DELTRAN: pré-gonito parcialmente fusionados (150:1) e o esternito 8 com a forma alongada (172:2) [homoplástico].

Em resumo, são 3 caracteres não-ambíguos, e 5 ambíguos, totalizando 8. Destes, 4 são da morfologia externa, exceto genitália; 2 da genitália masculina e 1 da feminina e 1 caráter da espermateca. Assim, a tribo é corroborada por 2 fontes de evidências diferentes, sendo 1 da morfologia externa, na forma de semaforontes (ovos, larvas, pupários e adultos) e 1 da morfologia interna (espermateca).

Oestrophasiini

A tribo *Oestrophasiini* (clado 10) é aqui revalidada, sendo retirada de *Dufouriini*, e contém os gêneros *sensu* Guimarães (1977): *Cenosoma* Wulp, 1890, *Euoestrophasia* Townsend, 1892, *Jamacaria* Curran, 1928 e *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm, 1889. A tribo possui um alto índice de Bremer, 9, e é suportada por 26 caracteres não-ambíguos, sendo 21 sinapomorfias: ovo microtipo (1:2); larva com segmento I com antena reduzida (8:2); segmento II com espinho com o triplo do desenvolvimento em relação ao comprimento das microquias adjacentes (13:1); espiráculo posterior com as câmaras de feltro cônicas (19:1); esclerito da glândula salivar arredondado (20:2); pupário com peritrema completamente fusionado (30:1); fenda espiracular arborescente (33:1); morfologia externa, exceto genitália, placa fronto-orbital amarela em machos (41:2); face com sétulas na lúnula (51:1); escuto amarelo com manchas pretas em machos (66:1); anepímeron com cerdas grossas (77:1); fêmur II da perna, com 3 cerdas antero-dorsais submedias, em fêmeas (79:2); membrana da asa com máculas (80:1); abdômen com o tergito V com um par de macha arredondada marrom escuro na região póstero ventral (100:1); tegumento amarelo (101:1); genitália masculina com o tergito 6 fusionado com limites distinguíveis com o segmento 7+8 (103:3); terminália feminina com o tergito 6 sem cerdas (158:1); sintergoesternito 7 em anel (165:1); tergito 8 em placa estreita (167:1). Além de conter 5 homoplasias: pequeno fragmento do espiráculo irregular (32:3); esternito 5 sem lóbulos (106:1); esternito 10 estreito e curto (174:2); espermateca com presença de cílios (181:1) e presença de concavidade (ao menos uma das três) (182:1).

Assim, 2 caracteres, que são sinapomorfias, otimizados com DELTRAN: pré-gonito totalmente fusionados (150:2), pré-gonito fusionado e com ápice direcionado para baixo, quando fusionado (151:1). E é suportado por 4 caracteres ambíguos, destes, 1 suportado

quando em otimização ACCTAN: terminália feminina com o esternito 8 com forma semi quadrangular (172:0) [homoplástico]. E suportado por 3 caracteres quando em DELTRAN: lobo pós-pronotal sem pruinosa (64:1) [homoplástico]; presença do espinho costal (84:1) [homoplástica] e a genitália masculina com o distifalo com margem anterior completamente esclerotizada (142:1).

Em resumo, são 26 caracteres não-ambíguos, e 4 ambíguos, totalizando 30. Destes, 1 é do ovo; 4 são das larvas, 3 são do pupários; 10 são da morfologia externa, exceto genitália; 5 da terminália masculina; 5 da terminália feminina e 2 da espermateca. Assim, sendo 4 da morfologia externa, na forma de semaforantes (ovos, larvas, pupários e adultos) e uma da morfologia interna (espermateca).

Freraeini

A tribo Freraeini (clado 6) se mostrou monofilética contendo os seguintes gêneros: *Eugymnopeza* Townsend, 1933, *Freraea* Robineau-Desvoidy 1830, *Microsoma* Macquart 1855 e *Pandelleia* Villeneuve, 1907. A tribo possui um alto índice de Bremer de 8, e é suportada por 12 caracteres não-ambíguos, sendo 8 sinapomorfias: segmento I-XII com espinhos (12:1); esclerito da glândula salivar retangular (20:3); esclerito acessório triangular (21:2); gancho oral de mesma espessura em relação ao corno dorsal, próximo a base (23:1); esclerito acessório, mesmo comprimento dorsal e ventral em relação ao esclerito da glândula salivar (25:1); corno dorsal, mais logo em relação ao gancho da boca (27:1); vértice com triângulo ocelar não protuberante (38:1) e terminália feminina com o tergito 8 fundido com esternito 8 e lingulae (170:1). Além de 4 homoplasias: larva com o segmento I sem antena (8:0); abdômen com tergito IV com cerdas amplamente distribuídas (99:3); terminália masculina com o tergito 6 fundido com o segmento 7+8 com sutura visível (103:2) e basifalo longo (133:0).

Além disso, 5 caracteres, que são sinapomorfias, otimizados com ACCTAN: placa fronto-orbital preto em machos (41:1); ausência do braço do hipândrio (121:1); sintergoesternito 6 (tergito 6 fundido como esternito 6) fundido completamente (150:2) [homoplástico]. E 1 caráter é suportado quando em DELTRAN: terminália feminina, esternito 8 alongado (172:2) [homoplástico];

Em resumo, são 12 caracteres não-ambíguos, e 5 ambíguos, totalizando 17. Destes, 7 são da larva, 3 da morfologia externa, exceto genitália, 3 da terminália masculina e 3 da terminália feminina. Assim, a tribo é corroborada por 2 fontes de evidência diferentes da morfologia externa na forma de semaforontes (larvas e adultos).

Relações internas em Dufouriini

Rondania é grupo-irmão dos outros gêneros da tribo. Os gêneros *Chetoptilia*, *Dufouria*, *Comyops* e *Ebenia* formam um grupo monofilético (clado 14), possui um bom índice de Bremer, 4, e é suportado por 12 caracteres não-ambíguos, sendo 7 sinapomorfias: larva com o segmento I com antena achatada (9:0) com otimização DELTRAN; segmento XII cônico (16:1) com otimização DELTRAN; esclerito da glândula salivar estreito anteriormente e largo posteriormente (20:4) com otimização DELTRAN; região intermediária com alargamento mediano (26:1) com otimização DELTRAN; tergito 8 com fusão com o esternito 8 (168:1); esternito 10 estreito e longo (174:1). Além de 5 homoplasias: pupário com a placa do espiráculo fusionado em 2 regiões (29:1); pequeno fragmento do espiráculo indiferenciado (32:2); vibrissa longa (mais longo do que a antena) (57:0); terminália masculina com o esternito 5 com linha membranosa lateral (105:0) e terminália feminina com o sintergoesternito 7 (tergito 7 fundido como esternito 7) (164:1). Além desses, 2 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização ACCTRAN: vita frontal estreita (invisível) em machos (47:1) [homoplástico]; escutelo triangular (70:1). E 1 quando em DELTRAN: presença de espinho costal (84:1) [homoplástico].

Em resumo, são 12 caracteres não-ambíguos, e 3 ambíguos, totalizando 15. Destes, 4 são das larvas, 2 dos pupários, 3 da morfologia externa, exceto genitália, 1 da terminália masculina e 3 da terminália feminina. Assim, o clado é corroborado por 3 fontes de evidências diferentes da morfologia externa na forma de semaforontes (larvas, pupários e adultos).

Rondania foi recuperado como um gênero monofilético, com um bom índice de Bremer, 7, e é suportado por 8 caracteres não-ambíguos, sendo 2 sinapomorfias: cerco com uma curvatura posterior da região distal, em vista lateral (116:1) e tergito 6 direcionado posteriormente (160:1). Além desses, 1 caráter ambíguo é suportado quando em otimização

ACCTTRAN: ausência de espinho costal (84:0) [homoplástico]. E 2 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização DELTRAN: vita frontal com cerdas interfrontais (48:1) [homoplástico] e palpo amarelo em fêmeas (59:1) [homoplástico]. Além de 6 homoplasias: terminália masculina com o tergito 6 fusionado completamente com o segmento 7+8 (103:1); cerdas por todo o tergito (95:1); tergito IV com cerdas amplamente distribuídas (99:3); distifalo sem microtríquia (143:1); terminália feminina fundida completamente com o sintergoesternito 6 (tergito 6 fundido como esternito 6) (159:2) e ausência de lingulae (175:1). Em resumo, são 8 caracteres não-ambíguos, e 3 ambíguos, totalizando 11. Destes, 5 são da morfologia externa, exceto genitália, 3 da terminália masculina e 3 da terminália feminina.

Clado 14 (Chetoptilia (Dufouria (Comyops+Ebenia)

Chetoptilia é grupo-irmão de *Dufouria*, *Comyops* e *Ebenia* (clado 15). Esse agrupamento possui um bom índice de Bremer, 4, e é suportado por 6 caracteres não-ambíguos, sendo 4 sinapomorfias: placa fronto-orbital com várias cerdas na base da antena (43:1); falopódema com forma do ápice em leque (126:1); distifalo com esclerito ventral com projeção dorsal (139:1) e distifalo com porção distal (144:1). Além desses, 2 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização ACCTTRAN: olho com sétulas (37:1); região pós-sutural com 3 cerdas dorso centrais (68:1) [homoplástico]. E 2 caracteres em DELTRAN: vita frontal com cerdas interfrontais (48:1) [homoplástico] e palpo com mesma cor em machos como em fêmeas (59:0) [homoplástico]. Além de 2 homoplasias: veia dm-cu sinuosa (90:1) e terminália masculina com o esternito 5 com sensila “trichodea” (108:1). Em resumo, são 6 caracteres não-ambíguos, e 4 ambíguos, totalizando 10. Destes, 6 da morfologia externa, exceto genitália e 4 da terminália masculina.

Chetoptilia foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer de 2, e é suportado por 3 caracteres não-ambíguos, sendo 2 sinapomorfias: sintergito 1+2 com a escavação até 7/8 da margem posterior (92:1) e com a terminália feminina com o tergito 8 com a fusão em forma de bico com o esternito 8 (169:1). Além desses, 1 caráter ambíguo é suportado quando em otimização ACCTTRAN: vita frontal com cerdas interfrontais (48:1) [homoplástico]. E 3 caracteres quando em DELTRAN: vita frontal com o terço superior estreito em machos (47:1) [homoplástico]; palpo com mesma cor em machos como

em fêmeas (59:0) [homoplástico] e escutelo triangular (70:1) [homoplástico]. Além de 1 homoplasia: fêmur II com 2 cerdas submedianas antero dorsal em fêmeas (79:1). Em resumo, são 3 caracteres não-ambíguos, e 4 ambíguos, totalizando 7. Destes, 5 da morfologia externa, exceto genitália e 1 da terminália feminina.

Clado 15 (Dufouria (Comyops + Ebenia)

Dufouria é grupo-irmão de *Comyops + Ebenia* (clado 16). Esse agrupamento possui um índice de Bremer 4, e é suportado por 5 caracteres não-ambíguos, sendo 1 sinapomorfia: terminália masculina com o surstilo com cerdas laterais longas (119:1). Finalmente um caráter que é ambíguo, porém é suportado pelas duas otimizações: região pós-sutural com 2 cerdas dorso-centrais (68:2) [homoplástico]. Além desses, 2 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização ACCTAN: occipício com cerdas com coloração prateada (61:0) [homoplástico] e prosterno com sétulas (74:1). E 3 caracteres quando em DELTRAN: olho com sétulas (37:1) [homoplástico]; vita frontal com o terço superior estreito em machos (47:1) [homoplástico] e escutelo triangular (70:1) [homoplástico]. Além de 4 homoplasias: antena com pós-pedicelo cilíndrico (54:0); antena com arista plumosa (55:2) e abdômen com pruinose em toda a margem anterior (93:0).

Em resumo, são 5 caracteres não-ambíguos, e 5 ambíguos, totalizando 10. Destes, 9 da morfologia externa, exceto genitália e 1 da terminália masculina.

Dufouria foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer de 4, e é suportado por 5 caracteres não-ambíguos, sendo 2 sinapomorfias: tergitos com tamanhos iguais (91:0); tergito III com cerdas mediais discais (98:2) e com a terminália masculina com o surstilo com espinhos apicais (120:1). Além desses, 2 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização ACCTAN: vita frontal com o terço superior largo em machos (47:1) [homoplástico]; escutelo arredondado (70:1) [homoplástico]. E 1 caráter quando em DELTRAN: região pós-sutural com 3 cerdas dorso-centrais (68:1) [homoplástico]. Além de 3 homoplasias: fêmur II com 1 cerda submediana antero dorsal em fêmeas (79:3) e tergito IV com um par de cerdas mediais discais (99:2). Em resumo, são 5 caracteres não-ambíguos, e 3 ambíguos, totalizando 8. Destes, 7 da morfologia externa, exceto genitália e 1 da terminália masculina.

Comyops e *Ebenia* monofiléticos (clado 16)

Comyops é grupo-irmão de *Ebenia*, e foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer baixo, 1, e é suportado por uma autapomorfia: borda facial com região da inserção da vibrissa com sétulas em toda borda facial (58:1). Além desses, 2 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização DELTRAN: occipício com cerdas prateadas (61:1) [homoplástico] e prosterno com sétulas (74:1) [homoplástico].

Ebenia (incluído a espécie do gênero *Comyopsis* que nesse estudo foi sinonizado com *Ebenia*) foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer baixo, 1, e é suportado por 1 sinapomorfia, além de 2 homoplasias, totalizando 3 caracteres não-ambíguos: larva com o segmento IV sem microtríquia (14:0) [homoplástico]; R4+5 com setulosidade dorsal mais adiante do nó da Rs (87:1) [homoplástico] e terminália masculina com o cerco com expansão globosa (114:1). Em resumo, são 3 caracteres não-ambíguos. Destes, 1 caráter é da larva, 1 da morfologia externa, exceto genitália e 1 da terminália masculina. Assim, o gênero é corroborado por 2 fontes de evidências diferentes da morfologia externa, na forma de semaforontes (larvas e adultos).

Relações internas em Oestrophasiini

Oestrophasia é grupo-irmão dos outros gêneros da tribo. Os gêneros *Cenosoma*, *Euoestrophasia*, e *Jamacaria* formam um grupo monofilético (clado 11), com um índice de Bremer de 2, e é suportado por 4 caracteres não-ambíguos, sendo 2 sinapomorfias: ovo microtipo sem poros (5:1) com otimização DELTRAN e cabeça com achatamento em perfil (36:1). Finalmente um caráter que é ambíguo, porém é suportado pelas duas otimizações: região pós-sutural com 3 cerdas dorso-centrais (68:1) [homoplástico]. Além de 2 homoplasias: segmento I com espinhos (11:0) e sintergito I+II com cerda marginal lateral (97:0).

Em resumo, são 4 caracteres não-ambíguos, e 1 ambíguo, totalizando 5. Destes, 1 é do ovo; 1 é da larva e 3 são da morfologia externa, exceto genitália. Assim, o clado é corroborado por 3 fontes de evidências diferentes da morfologia externa na forma de semaforontes (larvas, pupários e adultos).

Oestrophasis foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer de 4, e é suportado por 6 caracteres não-ambíguos, sendo 4 sinapomorfias: ovo microtipo com a superfície do córion com rede poligonal (3:2) com otimização DELTRAN; ovo microtipo com exocóron marrom escuro (4:1) com otimização DELTRAN; placa fronto-orbital com uma fileira de cerdas orbitais proclinadas, em fêmeas (45:1) e parafaciália com inchaço (50:1). Além de 2 homoplasias: vibrissa não diferenciada em relação às subvibrissais (56:1) e tégula amarela (82:1). Em resumo, são 6 caracteres não-ambíguos. Destes, 2 são dos ovos, 4 da morfologia externa, exceto genitália e 3 da terminália masculina. Assim, a tribo é corroborada por 2 fontes de evidências diferentes da morfologia externa na forma de semaforontes (ovos e adultos).

Clado 11 (Euoestrophasia (Jamacaria + Cenosoma))

Euoestrophasia é grupo-irmão de *Jamacaria* e *Cenosoma* (clado 12). Esse agrupamento, possui índice de Bremer de 2, e é suportado por 1 sinapomorfia não-ambígua: placa fronto-orbital com 3 cerdas orbitais proclinadas, em fêmeas (45:2).

Euoestrophasia foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer de 2, e é suportado por 4 caracteres não-ambíguos, sendo 2 sinapomorfias: ovo microtipo com pedúnculo com ganchos (2:1) e ovo microtipo com a superfície do córion saliente (3:1) com otimização DELTRAN. Além de 2 homoplasias: R4+5 com setulosidade dorsal mais adiante do nó da Rs (87:1) e terminália feminina com ausência de sintergoesternito 7 (tergito 7 fundido como esternito 7) (164:0). Em resumo, são 4 caracteres não-ambíguos. Destes, 2 são das larvas, 1 da morfologia externa, exceto genitália e 1 da terminália feminina. Assim, a tribo é corroborada por 2 fontes de evidências diferentes da morfologia externa na forma de semaforontes (larvas e adultos).

Jamacaria e Cenosoma monofiléticos (clado 12)

Jamacaria é grupo-irmão de *Cenosoma*, e foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer de 2, e é suportado por 1 autapomorfia e 1 homoplasia, totalizando 2 caracteres não-ambíguos: face com lúnula sem sétulas (51:0) [homoplástico] e tergito III com cerdas formando uma fileira de marginais (98:1).

Cenosoma foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer de 2, e é suportado por 3 sinapomorfias, além de 1 homoplasia, totalizando 4 caracteres não-ambíguos: ausência do tergito 6 (156:1) quando em otimização DELTRAN; esternito 8 bulboso (172:3) quando em otimização DELTRAN; esternito 10 pontiagudo e curvado (174:4); terminália feminina com um espiráculo (177:1) e espermateca com presença de assimetria (183:1) [homoplástico] quando em otimização DELTRAN.

Relações internas em Freraeini

Pandelleia é grupo-irmão dos outros gêneros da tribo. Os gêneros *Microsoma*, *Freraea*, e *Eugymnopeza* formam um grupo monofilético (clado 7), com um índice de Bremer de 3, e é suportado por 10 caracteres não-ambíguos, sendo 7 sinapomorfias: pupário com o pequeno fragmento do espiráculo arredondado (32:1) quando em otimização DELTRAN; vita frontal com largura menor ao triângulo ocelar, em fêmeas (46:1); curvatura da M sem ângulo (88:1); ausência de cerdas no abdômen (94:1); terminália feminina com sintergoesternito 6 (tergito 6 fundido com esternito 6) fundidas parcialmente (159:1) quando em DELTRAN; duas espermatecas (178:1) e espermateca com a superfície muito rugosa (180:2). Além 3 homoplasias: fenda do espiracular arredondada (33:2) quando em otimização DELTRAN; terminália masculina com o esternito 5 com linha membranosa lateral (105:0) e falopódema sem depressão central (128:1). Além desses, 2 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização ACCTAN: lobo pós-pronotal com 1 cerda (63:5) e região pós-sutural com 3 cerdas dorso centrais (68:1) [homoplástico].

Em resumo, são 10 caracteres não-ambíguos, e 2 ambíguos, totalizando 12. Destes, 2 são do pupário, 5 da morfologia externa, exceto genitália, 2 da terminália masculina, 1 da terminália feminina e 2 da espermateca. Assim, o clado é corroborado por 3 fontes de evidência diferentes, sendo 2 da morfologia externa, na forma de semaforontes (pupários e adultos) e uma da morfologia interna (espermateca).

Pandelleia foi recuperado como um gênero monofilético, com um índice de Bremer de 4, e é suportado por 3 caracteres não-ambíguos, sendo 2 sinapomorfias: epândrio fundido com o segmento 7+8 (110:1) e distifalo com a extensão do esclerito dorsal fusionado com a barra mediana (138:1). Além de 1 homoplasia: terminália masculina com o esternito 5 com lóbulos pouco desenvolvidos (107:1). Além desses, 3 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização DELTRAN: lobo pós-pronotal sem pruinose (64:1) [homoplástico]; ausência do braço do hipândrio (121:1) [homoplástico] e sintergoesternito 6 (tergito 6 fundido com esternito 6) fundido completamente (159:2) [homoplástico]. Em resumo, são 3 caracteres não-ambíguos, e 3 ambíguos, totalizando 6. Destes, 1 da morfologia externa, exceto genitália, 4 da terminália masculina e 1 da terminália feminina.

Clado 7 (Microsoma (Freraea + Eugymnopeza)

Microsoma é grupo-irmão de *Freraea* e *Eugymnopeza* (clado 8). Esse agrupamento, com um índice de Bremer de 3, é suportado por 12 caracteres não-ambíguos, sendo 5 sinapomorfias: ausência de cerdas pós-ocelares (39:1); parafaciália com sétulas (49:1); cerda robusta (62:1); catepisterno com uma cerda (posterior) (76:1); veia costal com cerdas pouco desenvolvidas (83:1). Além desses, 1 caráter é suportado quando em otimização ACCTAN: região pós-sutural com 2 cerdas dorso centrais (68:2) [homoplástico]. E 3 caracteres quando em otimização DELTRAN: lobo pós-pronotal com uma cerda (63:5); lobo pós-pronotal sem pruinose (64:1) [homoplástico] e terminália masculina com ausência do braço do hipândrio (121:1) [homoplástico]. Além de 7 homoplasias: larva com o segmento V com espinhos somente ventralmente (15:1); placa fronto-orbital sem elevação em perfil no eixo antenal (40:0); placa fronto-orbital sem cerdas orbitais, em fêmeas (44:1); antenas juntas (53:1); escutelo sem cerda subapical (71:1); escutelo sem cerda discal (72:1) e terminália masculina com o pré-gonito com a margem posterior fundida ao hipândrio (152:1).

Em resumo, são 12 caracteres não-ambíguos, e 4 ambíguos, totalizando 16. Destes, 1 é da larva, 13 da morfologia externa, exceto genitália e 2 da terminália masculina. Assim, o clado é corroborado por 2 fontes de evidências diferentes da morfologia externa na forma de semaforontes (larvas e adultos).

Microsoma foi recuperado como um gênero monofilético suportado por 8 caracteres não-ambíguos, sendo 1 autapomorfia: terminália feminina com o tergito 6 alongado dorsalmente (157:1). Além desses, 3 caracteres ambíguos são suportados quando em otimização ACCTTRAN: placa fronto-orbital prateada em machos (41:1) [homoplástico]; o lobo pós-pronotal com pruinose (64:0) [homoplástico]; presença do braço do hipândrio (121:0) [homoplástico]. E 1 caráter em DELTRAN: região pós-sutural com 3 cerdas dorso-centrais (68:1) [homoplástico]. Além de 7 homoplasias: palpo com a cor amarela em fêmeas (59:0); lobo pós-pronotal com duas cerdas (63:2) quando em DELTRAN; fêmur II da perna com 1 cerda submediana antero dorsal, em fêmeas (79:3); abdômen com pruinose na margem anterior, somente lateralmente (93:3); terminália masculina com o esternito 5 com sensila “trichodea” (108:1); pré-gonito fusionado com pós-gonito (147:1) e ausência de sintergoesternito 7 (tergito 7 fundido como esternito 7(164:0)). Em resumo, são 8 caracteres não-ambíguos, e 4 ambíguos, totalizando 12. Destes, 7 da morfologia externa, exceto genitália, 3 da terminália masculina e 2 da terminália feminina.

Freraea e *Eugymnopeza* monofiléticos (clado 8)

Freraea é grupo-irmão de *Eugymnopeza*, e foi recuperado como um gênero monofilético, com um bom índice de Bremer, 11, e é suportado por 5 caracteres não-ambíguos, sendo 2 autapomorfias: larva com o segmento I com estrutura esclerotizada dorsal (10:1) e região pós-sutural com 1 cerda dorso-central (68:3) em DELTRAN. Além de 3 homoplasias: vita frontal estreita (insível) em machos (47:1); nó da Rs sem setulosidade dorsal (85:1) e nó da Rs sem setulosidade ventral (86:1). Portanto, são 5 caracteres não-ambíguos. Destes, 1 é da larva e 4 da morfologia externa, exceto genitália. Assim, o clado é corroborado por 2 fontes de evidências diferentes da morfologia externa na forma de semaforontes (larva e adultos).

Eugymnopeza foi recuperado como um gênero monofilético suportado por 1 homoplasia quando em otimização ACCTTRAN: região pós-sutural com 2 cerdas dorso-centrais (68:2) [homoplástico].

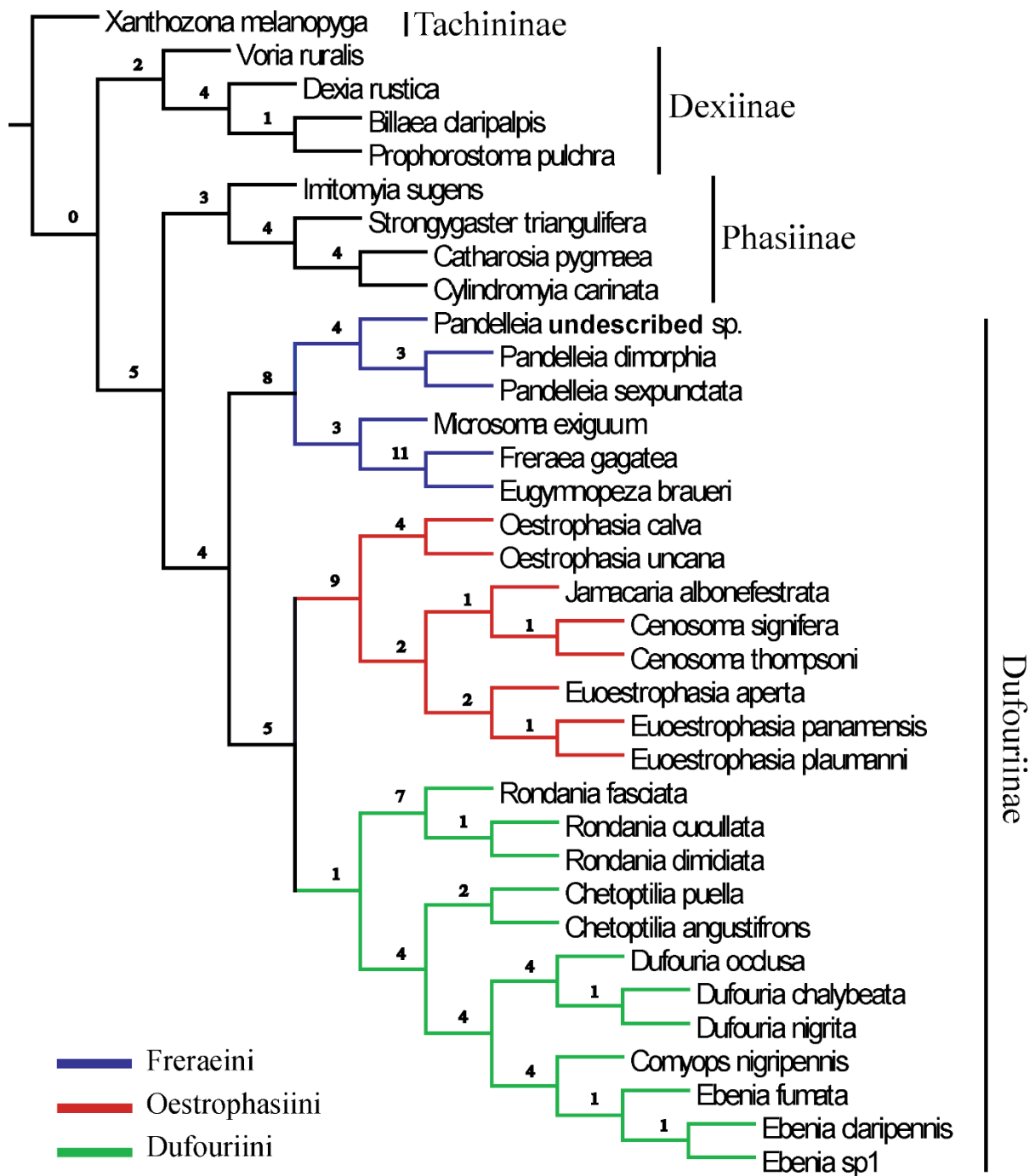


Figura 91. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres. Os números acima dos nós representam o índice de Bremer (1994) de cada clado.

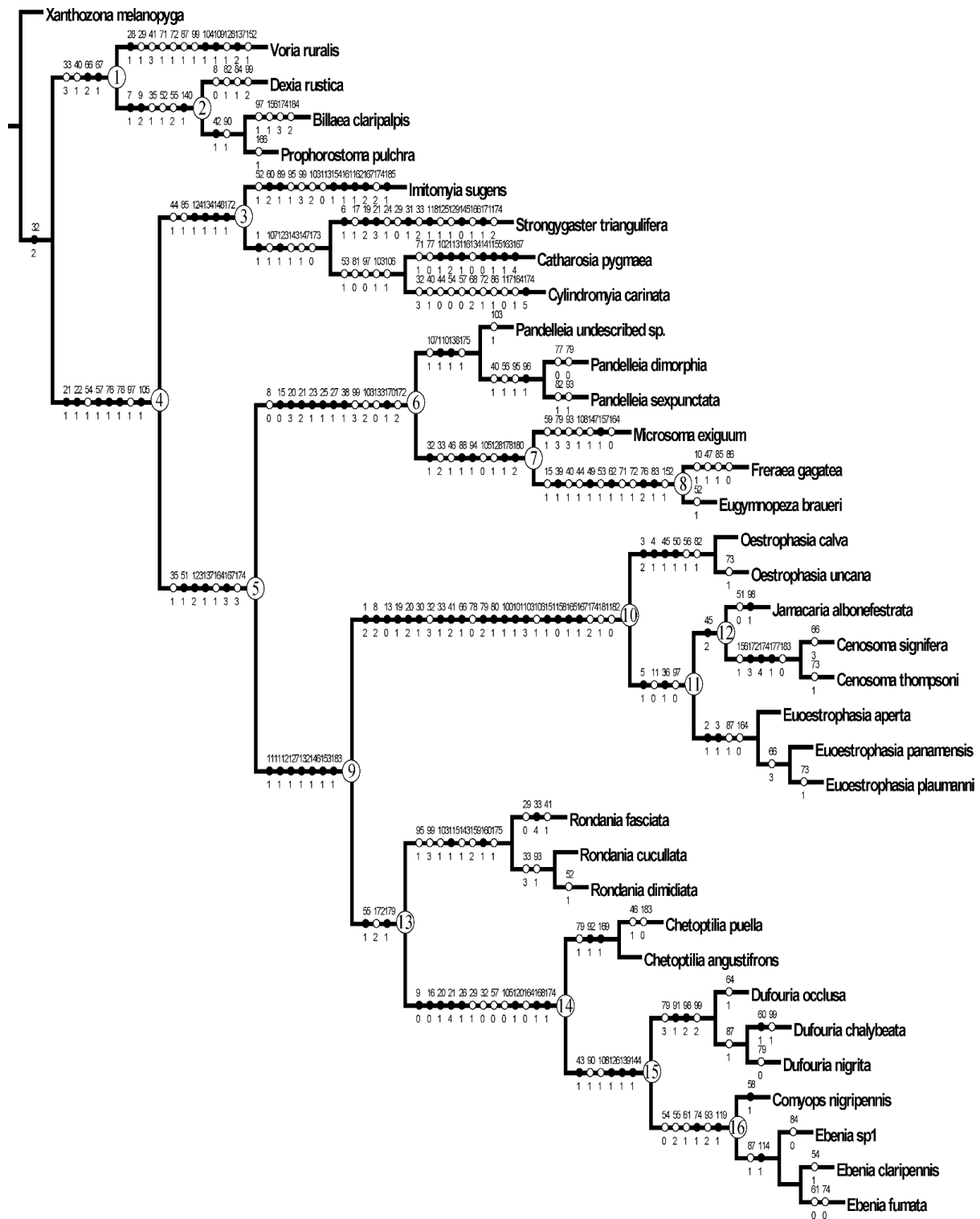


Figura 92. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização não-ambígua. Os números nos nós de cada clado são utilizados para discussão de cada um desses clados no texto.

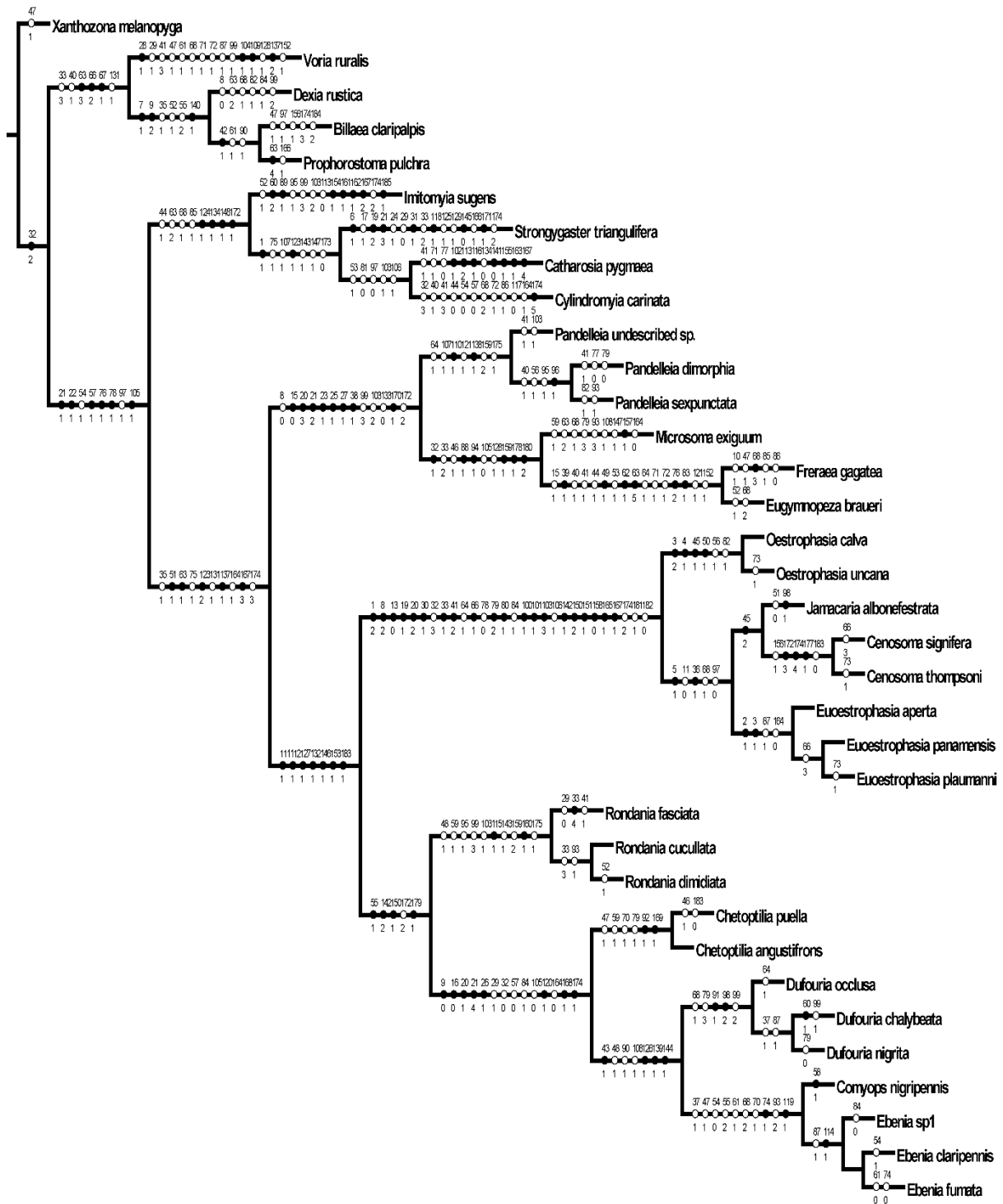


Figura 94. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização DELTRAN.

5. Discussão

5.1. Posicionamento sistemático de *Mesnilana* Emden e *Rhinophoroides* Barraclough

Os gêneros *Mesnilana* Emden, 1945, monotípico, com a espécie *M. bevisi* Emden e *Rhinophoroides* Barraclough, 2005, também monotípico, com a espécie *R. minutus* Barraclough, ambos Afrotropicais, foram incluídos em Dufouriini por seus autores.

Emden (1945) erigiu o gênero *Mesnilana* a partir de uma fêmea proveniente da África do Sul e o incluiu, considerando a classificação de Mesnil (1939), na tribo Dufouriini - na época em Phasiinae. Na descrição genérica, o autor comenta que (1945: 414): “*The longer antenna would seem to approach this genus to the Ocypterini [Cylindromyiini, em parte], but the general appearance, genitalia, dark occipital hairs, etc. make it more closely related with Diplopota [= Imitomylia Townsend]*”. Deste modo, *Imitomylia*, hoje classificado em sua própria tribo (Imitomyiini) em Phasiinae, seria o gênero mais próximo de *Mesnilana*.

Crosskey (1980; 1984) listou esse gênero em Dufouriini, mantendo o posicionamento de Emden.

Barraclough (2005) realizou uma revisão da fauna Afrotropical de Dufouriini. Nesse trabalho o autor descreve um novo gênero, *Rhinophoroides* Barraclough, e o posiciona na tribo, pois apresenta grande semelhança com *Mesnilana*. Além disso, Barraclough relata que não observou nenhuma relação com outros gêneros de Dufouriini Afrotropicais (2005: 381): “*I have compared Rhinophoroides with nearly all Palaearctic dufouriine genera [Microsoma Macquart; Rondania Robineau-Desvoidy; Dufouria Robineau-Desvoidy; Freraea Robineau-Desvoidy], and there are also no close relationships evident.*”. Portanto, o autor incluiu esse gênero em Dufouriini somente pela semelhança com *Mesnilana*.

Ao observar atentamente a descrição de Emden e Barraclough, constatamos que várias características descritas não correspondem com as da tribo redefinida no presente estudo: a parafaciália possui várias sétulas; o cume facial é nu; possuem três cerdas no catepisterno; a caliptra inferior é pequena e em forma de língua; possuem uma cerda bem desenvolvida no anepímeron. Além da morfologia externa, uma outra evidência na biologia confere uma diferença importante: os dois gêneros foram coletados na luz, em uma armadilha luminosa, o que sugere que seus hospedeiros são ativos à noite (Barraclough, 2005). Esse comportamento é ausente nos outros membros da tribo e incomum na Família (ocorrendo na tribo Ormiini).

No último catálogo de Tachinidae Afrotropical, O'Hara & Cerretti (2016) consideraram *Mesnilana* como pertencendo a Dufouriini, porém, com o seu posicionamento na tribo incerta, e comentam que *Rhinophoroides* pode ser um sinônimo júnior de *Mesnilana*.

Com base nessas observações, os dois gêneros são aqui retirados da tribo Dufouriini, e são considerados com posicionamento incerto na subfamília Dexiinae.

É essencial que sejam realizadas coletas adicionais na África do Sul para se obter mais exemplares dos dois gêneros. O conhecimento de machos de *M. bevisi* (atualmente só existe o Holótipo ♀ no BMNH e um exemplar de fêmea no NMSA) e da fêmea de *R. minutus* (só existe o Holótipo macho no NMSA) associado ao estudo e dissecação da genitália do macho e da fêmea de ambas as espécies, além do conhecimento de larvas, irá certamente reforçar a sua caracterização morfológica e poderá permitir uma decisão mais conclusiva sobre sua posição sistemática.

5.2. Relacionamento de Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini com relação a Phasiinae

As três tribos aqui consideradas (Oestrophasiini, Dufouriini e Freraeini) formaram um clado monofilético (clado 5) grupo-irmão de Phasiinae (clado 3). Esse clado 5 é aqui definido como a subfamília Dufouriinae e é suportado por 4 sinapomorfias, além de 2 homoplasias, totalizando 6 caracteres não-ambíguos. O clado 4 (Phasiinae + Dufouriinae) é suportado por 7 sinapomorfias, além de 2 homoplasias, totalizando 9 caracteres não-ambíguos.

Por muito tempo Dufouriini foi considerado como uma tribo ou subtribo de Phasiinae. Foi inicialmente alocado como uma subtribo em Phasiini (Mesnil, 1939) e Emden (1945; 1950) posicionou como uma tribo em Phasiinae, mantendo esse posicionamento baseado principalmente na quetotaxia.

Verbeke (1962; 1963) considerou a tribo como uma nova subfamília, Dufouriinae, contendo Dufouriini e Macquartiini (este último atualmente em Tachininae), baseado principalmente a partir dos pós-gonitos do tipo intermediário (entre o sensorial e o conectivo), pelo edeago do tipo II, e distifalo do subtipo de DEG. Para o autor essa subfamília seria o centro dispersor de Tachinidae, com Dufouriini sendo uma ponte da origem de Dexiinae e Voriinae. Com isso, corroborando que a tribo não pertence a Phasiinae, porém notou semelhanças entre o pós-abdômen dos machos de Dufouriini com membros dessa subfamília. E por último, argumentou que os Dufouriini parasitam insetos (Coleoptera) adultos, assim como Phasiinae (Heteroptera), a partir de especializações da terminália feminina, seria um traço de uma proximidade filogenética entre os dois grupos.

Crosskey (1976; 1980) também considera Dufouriini como uma subfamília, agora contendo as tribos Imitomyiini e Dufouriini, pois essas duas estariam excluídas de Phasiinae e Dexiinae, havendo, assim, necessidade de se considerar uma outra subfamília, Dufouriinae no caso.

Tschorsnig (1985), seguindo catálogo de Herting (1984) considera Dufouriini como uma tribo de Dexiinae, e esta subfamília foi considerada como um grupo provavelmente monofilético baseado na sinapomorfia putativa da terminália masculina: ligação membranosa do basifalo (esclerito dorsal) com o distifalo. Embora Tschorsnig (1985) reconheça que Dexiinae, assim definida, é muito inconsistente levando em consideração sua biologia e caracteres externos do adulto.

Essa sinapomorfia putativa que por muito tempo foi definidora de Dexiinae, igualmente aos resultados de Cerretti *et al.* (2014), não foi considerado como um estado de caráter sinapomórfico nesse estudo, e além disso, se mostrou ambíguo. Em ACCTAN o estado 1, a presença da sinapomorfia putativa, é uma sinapomorfia de Dexiini + Voriini “Dexiinae” (clado 1) e (Freraeini (Oestrophasiini + Dufouriini)), sofrendo uma reversão em Phasiinae (clado 3), dessa forma repetindo o resultado dos autores. Já em DELTRAN o caráter 1 é uma homoplasia para Phasiinae e para (Freraeini (Oestrophasiini + Dufouriini)).

Tschorsnig (1985) também reconheceu várias semelhanças entre a terminália masculina de Dufouriini e os de Phasiinae, relatando que somente o pré-gonito e o edeago o posicionariam perto de Dexiinae. Considerando a chave dicotômica da terminália masculina de Tachinidae, no passo para Dufouriini e para Phasiinae, se encontram várias características, na maioria das vezes, em comum a ambos: esternito 5 sem lóbulos e sem a linha membranosa lateral; conexão entre esternito 5 e esternito 6 membranosa; tergito 6 fundido ao segmento 7+8.

Cantrell (1988) concordando com Crosskey (1976; 1980) afirma que (1988:147): “*The affinities of the Dufouriinae appear to be intermediate between those of the Phasiinae and Dexiinae and deserve further study.*”

Shima (1989) publicou um artigo geral sobre Tachinidae destinado a um público amador, e baseado no hábito de ovoposição, elaborou uma filogenia que constava com os dois ramos da família constituindo: Exoristinae + Tachininae e Dexiinae + Phasiinae. Sendo mais uma proposição da proximidade filogenética entre esses táxons.

Barraclough (1992) relata, considerando as modificações terminália feminina (tergito 8 alongado formando lamelas dorsais) dos Dufouriini Paleárticos, que não pertencem a Dexiinae. E, posteriormente relata que (1992:1152): “*...the Dufouriini belong in neither the Phasiinae or Dexiinae.*”

Corroborando os resultados desses autores, Cerretti *et al.* (2014), realizaram a primeira análise cladística da família, e obtiveram como resultado a parafilia de Dufouriini em relação a Phasiinae. Porém, esse resultado foi considerado somente a partir de duas homoplasias: comprimento do sexto setor costal ausente (caráter 73:3 de Cerretti *et al.*, 2014) e membrana mediobasal "janela" no esternito 5 ausente (caráter 90:1 de Cerretti *et al.*, 2014). Com isso, mostrando mais uma evidência que esses grupos de Tachinidae possuem um

relacionamento filogenético muito próximo. Porém, uma das dificuldades já discutidas foi o problema da amostragem, portanto, nenhum táxon Neotropical foi incluído na análise.

Realizando uma análise mais fina dos caracteres, com a inclusão dos Dufouriini Neotropicais (*Oestrophasiini*, *Comyops*, *Comyopsis* e *Ebenia*) e considerando ovos, larvas pupários, genitálias de machos e fêmeas e da morfologia interna, o presente estudo confirmou a proximidade dos táxons em questão. Porém, sem a parafilia com relação a Phasiinae, e agora Dufouriini, possuindo um bom suporte de Bremer de 5, está dividido em outras duas tribos, *Oestrophasiini* e *Freraeini*, representando a subfamília *Dufouriinae*, e se encontra como grupo-irmão dos Phasiinae (clado 3) aqui incluídos (*Catharosia*, *Cylindromyia*, *Imitomyia* e *Strongygaster*), suportado por 7 sinapomorfias não-ambíguas, incluindo a homoplasia de Cerretti *et al.* (2014) membrana mediobasal "janela" no esternito 5 ausente (caráter 90:1 de Cerretti *et al.*, 2014) que foi recuperada como uma sinapomorfia (105:1), na presente análise. Essa ausência é uma sinapomorfia para o clado 4 (Phasiinae (*Freraeini* (*Dufouriini* + *Oestrophasiini*))), sofrendo reversões no clado 7 (*Microsoma* (*Freraea* + *Eugymnopeza*)) e no clado 14 (*Chetoptilia* (*Dufouria* (*Comyops* + *Ebenia*))).

Além das sinapomorfias discutidas na análise cladística, as três tribos compartilham uma característica da sua biologia importante: parasitam os mesmos hospedeiros, sempre atacam coleópteros adultos, diferentemente dos outros membros das tribos de Dexiinae, que atacam larvas de Lepidoptera ou de Coleoptera. Esse seria um dos motivos para Crosskey (1976) e Barraclough (1992) de considerarem o correspondente dessas três tribos, como uma subfamília, *Dufouriinae*.

A parafilia de Dexiinae recuperada por Cerretti *et al.* (2014), foi mantida na presente análise. Os Dexiini (*Billaea*, *Dexia* e *Prophorostoma*) + Voriini (*Voria*) aqui incluídos (clado 1) foram recuperados como grupo-irmão com o clado: (Phasiinae (*Freraeini* (*Oestrophasiini* + *Dufouriini*))) (clado 4), que antes da presente análise, pertenciam a Dexiinae.

O posicionamento de Crosskey (1976; 1980) em relação a *Imitomyiini* (como um membro de *Dufouriinae*), não foi mantido, visto que não está relacionado com *Dufouriini*. A posição de que *Imitomyiini* está relacionado a Phasiinae foi corroborada no presente estudo (clado 3), como proposto por Herting (1984), Tschorsnig (1985), Richter (1987) e Barraclough (1992). Cerretti *et al.* (2014) preferiram não posicionar em nenhuma subfamília esta tribo, porém recuperaram *Imitomyiini* como pertencendo a Phasiinae.

E, finalmente, corrobora-se a visão inicial de Verbeke (1962) seguida posteriormente por Crosskey (1976; 1980), Cantrell (1988) e de Barraclough (1992), em relação a Dufouriini, que não pertencem a Dexiinae e nem a Phasiinae. Por conta da coerência com os resultados obtidos, junto com as observações realizadas pelos autores citados anteriormente, além de se constatar a necessidade da sistemática filogenética de somente serem considerados grupos monofiléticos, ficam retirados de Dexiinae: Oestrophasiini, Freraeini e Dufouriini, que agora passam a constituir sua própria subfamília, Dufouriinae (status revalidado) sendo grupo-irmão de Phasiinae. Com isso, Dexiinae, como representado e analisado em Cerreti *et al.* (2014), torna-se um grupo monofilético, sendo retirado da parafilia com Phasiinae, e a família Tachinidae volta a possuir 5 subfamílias.

5.3. Monofilia de Dufouriini

Dufouriini *sensu lato* (tabela 1) foi considerado parafilético, corroborando as ideias de Ziegler (1998), Barraclough (2005), Cantrell & Bruwell (2010) e Cerretti *et al.* (2014). Porém, depois que seus gêneros foram realocados (*Cenosoma* Wulp, 1890, *Euoestrophasia* Townsend, 1892, *Jamacaria* Curran, 1928 e *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm, 1889 em Oestrophasiini; *Mesnilana* Emden, 1945 e *Rhinophoroides* Barraclough, 2005 *incertae sedis* de Dexiinae e *Microsoma* Macquart 1855 e *Pandelleia* Villeneuve, 1907 em Freraeini), a tribo se mostrou monofilética (clado 13).

Herting (1957; 1960; 1984) reuniu, em seu conceito que a terminália feminina refletiria melhor as relações filogenéticas (Herting, 1983: 2), os gêneros que possuíam ovopositores altamente modificados e sem o tergito final, i.e., sintergito 9+10, ou seja, os Dufouriini Paleárticos com os gêneros: *Chetoptilia* Rondani, 1862; *Dufouria* Robineau-Desvoidy, 1830, *Eugymnopeza* Townsend, 1932, *Freraea* Robineau-Desvoidy, 1830, *Microsoma* Macquart 1855, *Pandelleia* Villeneuve, 1907 e *Rondania* Robineau-Desvoidy, 1850. Porém, a homologia entre os ovopositores desses gêneros não tinha sido demonstrada conclusivamente (O'Hara & Wood, 2004), sendo que no presente estudo, foram considerados como não-homólogos. Por exemplo, o ovopositor em forma de tubo de *Rondania* é direcionado posteriormente, possui o sintergoesternito 6 e 7 completamente fundidos, e com a lingulae ausente, enquanto o ovopositor em forma de tubo de *Freraea* é direcionado anteriormente, possui o sintergoesternito 6 e 7 parcialmente fundidos, e lingulae presente e bem desenvolvida. Com isso, Herting (1984) chegou perto da classificação proposta nesse

estudo, porém considerou duas tribos diferentes, Dufouriini (clado 13) com *Chetoptilia*; *Dufouria* e *Rondania* e Freraeini (clado 6) com *Eugymnopeza*; *Freraea*, *Microsoma* e *Pandelleia*, como uma só.

A configuração de gêneros recuperada no presente estudo concorda grandemente com a proposta de Verbeke (1962), com o grupo *Dufouria* dentro do seu Dufouriines (Dufouriini), que continha somente os gêneros Paleárticos, *Chetoptilia*; *Dufouria* e *Rondania*. Essa configuração foi baseada considerando a terminália masculina (estrutura truncada do pós-gonito e a redução do basifalo, em particular do epifalo).

O primeiro autor a considerar gêneros Neotropicais com um possível parentesco com Dufouriini foi Thompson (1962) em seu trabalho sobre os taquinídeos de Trinidad e Tobago. Discutiu um provável relacionamento de *Comyops* Wulp, 1891, *Comyopsis* Townsend, 1919, e *Ebenia* Macquart, 1846 (Ebeniini, em parte) com o gênero *Dufouria*. Para isso, o autor considerou caracteres da anatomia larval e do esqueleto céfalo-faríngeo (sendo parecido com o de *Dufouria chalybeata* Meigen) além da terminália masculina (*Comyopsis* sendo parecido com a genitália de *Dufouria occlusa* (Robineau-Desvoidy, 1863) ilustrada por Verbeke [1962]). Essa proposta de relacionamento se mostrou correta de acordo com o presente estudo, pois *Comyops* (*Comyopsis* Townsend, 1919 foi considerado sinônimo júnior de *Comyops*), e *Ebenia* foram recuperados dentro de Dufouriini e formam um grupo monofilético (clado 16) que é grupo-irmão de *Dufouria* (clado 15).

Mesnil (1975) delimitou bem finamente Dufouriini que foi então dividido em três subtribos: Dufouriina, contendo somente o gênero *Dufouria* Robineu-Desvoidy; Campogastrina, contendo 5 gêneros: *Chetoptilia*, *Afrophasia* Curran (sinônimo júnior de *Pandelleia*), *Pandelleia*, *Rondania* e *Microsoma*, e por último, Freraeina, com *Eugymnopeza* e *Freraea*. Sua Dufouriina concorda com Thompson (1962) que *Comyops*, *Comyopsis* Townsend 1919, e *Ebenia* pertenceriam a sua subtribo, sendo também corroborado no presente estudo (clado 15). Sua Campostrina não se mostrou bem delimitada, visto que alguns gêneros pertencem a Dufouriini (*Chetoptilia*, *Rondania*) e outros em Freraeini (*Pandelleia* e *Microsoma*).

Não foi mantido o posicionamento de Ziegler (1998), baseado no esqueleto cefálico, que *Rondonia* e *Microsoma* estariam dentro de Voriini, sendo corroborado, na presente análise, o posicionamento do primeiro em Dufouriini e o segundo foi realocado em Freraeini.

O'Hara & Wood (2004) caracterizaram membros de Dufouriini por possuírem um pré-gonito fusionado (150:1). Por não possuírem esse caráter, retiraram *Microsoma* e *Freraea* da tribo, posicionando esse último gênero em sua própria tribo, Freraeini.

Corroborando os resultados aqui obtidos, Cerretti *et al.* (2014) não recuperaram Dufouriini como um grupo monofilético. *Chetoptilia* foi recuperado como grupo-irmão de Phasiinae com os outros Dufouriini (no estudo dos autores, incluindo Freraeini), sendo mantido (sem sinapomorfias) somente por uma homoplasia: ausência de cerdas acrosticais pré-suturais (caráter 45:0 de Cerretti *et al.*, 2014), caráter não muito confiável, visto que, surgiu de maneira independente em vários outros táxons. *Dufouria* foi recuperado como grupo-irmão do clado P (*Pandelleia* + *Rondania* (*Microsoma* (*Eugymnopeza* + *Freraea*))) + Q (Phasiinae) de Cerretti *et al.* (2014) a partir de duas homoplasias: comprimento da veia M entre as veias transversais r-m e dm-cu visivelmente menor (caráter 74:2 de Cerretti *et al.*, 2014) e a conexão dos tergitos abdominais fusionada (caráter 84:1 de Cerretti *et al.*, 2014). Porém, como dito anteriormente, Dufouriini foi considerado monofilético (clado 13), com *Chetoptilia* grupo-irmão do clado (15) com (*Dufouria* (*Comyops* + *Ebenia*)) suportado, agora, por 4 sinapomorfias não-ambíguas. Portanto, a parafilia de Cerretti *et al.* (2014) foi resolvida, removendo alguns gêneros, e.g., *Pandelleia*, e adicionando outros, e.g., *Ebenia*, tornando-a por fim uma tribo monofilética.

5.4. Monofilia de Freraeini

Essa tribo foi recuperada como monofilética (clado 6) abrigando além dos gêneros Paleárticos primeiramente delimitados por Townsend (1936a) na criação de Freraeini, *Eugymnopeza* Townsend e *Freraea* Robineu-Desvoidy (clado 8), juntamente com outros 3 gêneros (*Gymnopeza* Zetterstedt, 1838; *Gymnophania* Brauer & Bergenstamm, 1889 e *Eugymnogaster* Townsend, 1931) que são considerados sinônimos juniores de *Freraea*, além de *Pandelleia* Villeneuve e *Microsoma* Macquart.

Herting (1957; 1960; 1984), como discutido anteriormente, reuniu *Eugymnopeza* e *Freraea* em Dufouriini baseado na estrutura do ovopositor, invalidando assim, Freraeini.

A configuração recuperada de gêneros no presente estudo concorda parcialmente com a proposta de Verbeke (1962), com o grupo *Freraea* dentro do seu Dufouriines (Dufouriini), que continha somente os gêneros: *Freraea*, *Litophasia* e *Microsoma*, e um grupo somente

para o gênero *Pandelleia*. Essa configuração também foi baseada considerando a terminália masculina, o primeiro por ter o distifalo fino e alongado e o segundo por ter o basifalo reduzido e subretangular. Com exceção de *Litophasia* que pertence a Catharosiini, Phasiinae, a proposta do autor de deixar esses gêneros de fora do grupo *Dufouria*, se mostrou correta de acordo com o presente estudo, tendo em vista que Dufouriini, em sua conformação atual (monofilético), não possui *Freraea*, *Pandelleia* e *Microsoma*, mas sim, esses três gêneros pertencem a Freraeini, juntamente a *Eugymnopeza* não estudado pelo autor.

Mesnil (1975) considerou a sua subtribo Freraeina com os mesmos gêneros que Townsend (1936a), somente com *Eugymnopeza* e *Freraea*. Sua subtribo se mostrou parafilética na análise cladística, sendo monofilética quando se adicionou *Pandelleia* e *Microsoma* (clado 6). Mesmo não incluindo *Microsoma*, o autor comenta que ele estariam muito perto filogeneticamente de Freraeina, posição esta que se mostrou correta de acordo com o presente estudo, constituindo um grupo-irmão de *Freraea* + *Eugymnopeza* (clado 7).

O'Hara & Wood (2004) baseados na presença de pré-gonito fusionado (150:1), retiraram *Microsoma* e *Freraea* de Dufouriini, posicionando esse último gênero em Freraeini, juntamente com *Eugymnopeza* (O'Hara *et al.*, 2009), concordando assim, com a proposta inicial de Townsend (1936a) e a posterior de Mesnil (1975).

Na análise cladística de Cerretti *et al.* (2014) foi recuperado o clado com os gêneros na seguinte configuração: (*Pandelleia* + *Rondania* (*Microsoma* (*Eugymnopeza* + *Freraea*))). Esse grupo é sustentado pelo caráter da terminália feminina (caráter 128:1 de Cerretti *et al.*, 2004): tergito 6 longo e tubular. Porém, na presente análise, esse caráter não se mostrou sinapomórfico para os táxons em questão, visto que, embora *Pandelleia* e *Rondania* tenham o tergito 6 longo e tubular, o de *Pandelleia* é direcionado anteriormente (160:0) e o de *Rondania* é posteriormente (160:1), além de somente *Rondania* possuir a terminália inteiramente telescópica. A configuração obtida pelos autores se aproxima do presente estudo, diferindo somente pela ausência de *Rondania* dentro de um clado contendo *Pandelleia*, *Microsoma*, *Eugymnopeza* e *Freraea*, que constitui, aqui, a tribo Freraeini (clado 6). *Rondania* foi recuperado em Dufouriini por causa das 3 sinapomorfias não-ambíguas compartilhados com os outros gêneros da tribo.

O agrupamento (*Microsoma* (*Eugymnopeza* + *Freraea*)) obtido por Cerretti *et al.* (2014) a partir da sinapomorfia da posição do tergito V curvado anteriormente (caráter 126:1 de Cerretti *et al.*, 2014), foi recuperado na presente análise (clado 7), adicionando mais 6

sinapomorfias não-ambíguas a esse clado. Por último, os autores recuperaram *Eugymnopeza* como grupo-irmão de *Freraea*, obtido somente por homoplasias: cerda ocelar presente ou ausente (polimórfico) (caráter 17:1,2 de Cerretti *et al.*, 2014) e quetotaxia facial curta, fina e com cerdas reclinadas sobre a maior parte do seu comprimento ou chegam pelo menos na metade inferior (caráter 24:4 de Cerretti *et al.*, 2014). Na presente análise esse clado (8) foi também recuperado, porém, agora com 5 sinapomorfias não-ambíguas.

5.5. Monofilia de Oestrophasiini

Os gêneros Neotropicais de Glaurocarini (*sensu* Townsend, 1936a) foram considerados como uma nova tribo, Oestrophasiini, por Guimarães (1971).

Mesnil (1975) nos comentários sobre Compogastrina, propõe a possibilidade de que os gêneros americanos *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm e *Cenosoma* Wulp poderiam ser classificados na sua Campogastrina, porém, não houve nenhuma discussão dos motivos que o fez realizar esse posicionamento, mesmo que esse ato não se mostrou na direção correta, visto que os membros dessa subtribo (*Chetoptilia* e *Rondania* em Dufouriini e *Microsoma* e *Freraea* em Freraeini) são aparentadas com Oestrophasiini.

Em uma revisão da tribo, Guimarães (1977) discutiu um provável parentesco com os Dufouriini do Velho Mundo, baseado nos desenhos de genitália de Verbeke (1962, pl. X) do seu grupo Dufouriines (Dufouriini), que continha os gêneros, *Chetoptilia* Rondani, 1862; *Dufouria* Robineau-Desvoidy, 1830 e *Rondania* Robineau-Desvoidy, 1850). Este parentesco, de acordo com o presente estudo, se mostrou real, visto que Dufouriini é grupo-irmão de Oestrophasiini (clado 9).

Tschorsnig (1985), baseado em características do pós-abdômen masculino, incluiu formalmente a tribo Oestrophasiini (*sensu* Guimarães, 1977) pertencendo a Dufouriini, tornando-a inválida, posicionamento não suportado na presente análise cladística.

Wood (1987) sinonimizou o gênero *Cenosoma* com *Oestrophasia* e esse posicionamento foi mantido por O'Hara & Wood (1998), entretanto O'Hara & Wood (2004) reconhecem atualmente *Cenosoma* e *Oestrophasia* como subgêneros de *Oestrophasia*. Porém, na presente análise cladística, nem a sinonímia ou a divisão em subgêneros foram suportadas. *Oestrophasia* foi recuperado como monofilético, com 4 autapomorfias, e grupo-irmão dos gêneros *Cenosoma*, *Euoestrophasia*, e *Jamacaria* formando um grupo

monofilético (clado 11) suportado por 2 sinapomorfias não-ambíguas. *Cenosoma* foi recuperado também como monofilético, com 4 autapomorfias não-ambíguas, e grupo-irmão de *Jamacaria* (clado 12) sendo suportado por 1 sinapomorfia não-ambígua. Com base nessas evidências, as propostas de Wood (1987), sinonímia e O'Hara & Wood (2004), subgênero, não foram suportados, e assim, os dois táxons são considerados como gêneros distintos.

O'Hara & Wood (2004), concordando com Tschorsnig (1985) e baseados na presença de pré-gonito fusionado (150:1), mantiveram Oestrophasiini como pertencente a Dufouriini.

Uma das sinapomorfias relevantes, do ponto de vista biológico da tribo é a presença de ovos microtipos (1:2), que previamente eram considerados como presente somente em Goniini e em alguns Blondeliini. O espiráculo posterior do pupário também é outra sinapomorfia muito expressiva, pois o peritrema é completamente fusionado (30:1), constituindo uma característica única dentro de Tachinidae, não encontrado em outras espécies pesquisadas da família (Ferrar, 1987; Greene, 1921; Ziegler, 1998).

5.6. *Comyopsis* como sinônimo de *Ebenia*

Comyopsis Townsend, 1919 é transferido de Ebeniini para Dufouriini, corroborando a proposição de Thompson (1963), e é proposto aqui como sinônimo júnior de *Ebenia* Macquart, 1846, conforme resultado obtido na filogenia (Fig. 91). Ao contrário do descrito na chave de Townsend (1927: 234), *Comyopsis fumata* possui um espinho costal, assim como as espécies de *Ebenia*, além disso a veia R4+5 possui cerdas até a r-m, em ambos os gêneros (pela chave de Townsend, as cerdas em *Comyopsis* não chegariam até a r-m). Na chave de Thompson (1963: 342) para os gêneros de “Echinomyiinae” (Tachininae) e Dexiinae de Trinidad, o passo separando *Ebenia* e *Comyopsis* utiliza o comprimento do espinho costal (longo em *Comyopsis* e curto em *Ebenia*) e a pigmentação da asa (esfumaçada em *Comyopsis*, e totalmente hialina em *Ebenia*). Com a análise de algumas espécies de *Ebenia*, constatamos que a única característica que distingue esses dois gêneros é o prosterno setuloso em *Ebenia*. Foi considerado que somente esse caráter é muito insubstancial para justificar a separação genérica. Pela análise da terminália masculina constatamos que não existe nenhuma diferença significativa entre os dois gêneros e, por isso, propomos aqui a sinonímia entre *Comyopsis* e *Ebenia*. A única espécie de *Comyopsis*, *C. fumata* Townsend, 1919 (localidade-tipo: Nicarágua, Chinandega), é alocada para *Ebenia*, agora *E. fumata* (Townsend, 1919) (**comb. nov.**).

5.7. Valor sistemático das espermatecas

A espermateca é um órgão que possui um papel chave na reprodução dos insetos, permitindo a armazenagem temporária de espermatozóides e torná-los disponíveis quando necessário, assegurando ao mesmo tempo a sua utilização eficiente durante o processo de fertilização do ovo (Parker, 1970; Costa-Leonardo & Patricio, 2005).

Em Tachinidae, a morfologia das espermatecas é praticamente desconhecida. A forma e o número das espermatecas é usualmente mencionado nos trabalhos taxonômicos, e.g., Cerretti (2005), Draber-Moňko (1968) e Guimarães (1963), porém, não são analisados no ponto de vista do seu possível valor taxonômico ou sistemático. Somente o número de espermatecas foi utilizado como possuindo um valor sistemático, por exemplo, para a tribo Siphonini, pois possuem somente duas (Andersen, 1983).

Outros autores trabalhando com diferentes famílias de Diptera demonstraram o seu valor taxonômico, e.g., Artigas & Papavero (1990) para Asilidae; Couri (1987) para Muscidae; Motta & Einicker (2013) para Bombyllidae, e Pape (1992) discutiu o seu papel filogenético em Oestroidea.

Com o desenvolvimento do presente estudo, foram identificadas algumas características da espermateca (com exceção dos ductos que não foram estudados) em alguns grupos de Tachinidae aqui examinados (tabela 3), que demonstraram possuir um valor sistemático importante, e.g., uma sinapomorfia de Dufouriini (179:1, presença de poros) provém da espermateca.

Algumas características diagnósticas encontradas nesse estudo estão resumidas abaixo:

- 1) Número de espermatecas: três [Fig. 86] (*Euoestrophasia*; *Prophorostoma*); duas [Fig. 85] (*Frereae*; *Microsoma*).
- 2) Forma da espermateca: redonda [Fig. 86] (Oestrophasiini), forma de pêra (*Pandelleia*) ou alongada [Fig. 88] (*Billaea*).
- 3) Superfície da espermateca: lisa [Fig. 88] (*Billaea*; *Strongygaster*); baixa rugosidade [Fig. 86] (Oestrophasiini); alta rugosidade [Fig. 85] (*Microsoma*; *Frereae*) e estriada [Fig. 89] (*Xanthozona*).

4) Estruturas na espermateca: podem possuir poros [Fig. 87] (*Dufouria*), sétulas [Fig. 90] (*Imitomyia*) e franjas [Fig. 86] (*Euoestrophasia*).

5) Assimetria: podem ter as três espermatecas com a mesma forma (*Pandelleia*; *Ebenia*), i.e., simétrica, ou com pelo menos uma espermateca com forma diferente (*Oestrophasia*; *Rondania*), i.e., assimétrica.

A descrição e caracterização de morfotipos de espermatecas tem o intuito de auxiliar a formação de possíveis caracteres em outras análises filogenéticas futuras.

Um maior número de material deve ser dissecado (associado ao estudo dos ductos da espermateca), abrangendo mais táxons representantes de grupos diferentes, para auxiliar na obtenção de novos caracteres que possam ser usados em outras análises filogenéticas ou trabalhos taxonômicos.

Nova proposta de classificação

Subfamília Dufouriinae Robineau-Desvoidy, 1830

(3 tribos, 13 gêneros, 59 espécies)

Tribo Dufouriini Robineau-Desvoidy, 1830

(5 gêneros, 27 espécies)

Chetoptilia Rondani, 1862 (6 espécies) [Afrotropical, Australásia; Paleártico; Oriental]

C. angustifrons Mesnil, 1953

C. burmanica (Baranov, 1938)

C. cyanea Mesnil, 1968

C. metallica Mesnil, 1968

C. plumicornis Villeneuve, 1942

C. puella Rondani, 1862 [Espécie tipo]

Comyops Wulp, 1891 (2 espécies) [Neotropical]

C. nigripennis Wulp, 1891 [Espécie tipo]

C. striaticollis Wulp, 1891

Dufouria Robineau-Desvoidy, 1830 (6 espécies) [Neártico; Paleártico]

D. americana (Reinhard, 1943)

D. canescens Herting, 1981

D. chalybeata (Meigen, 1824) [Espécie tipo]

D. nigrita (Fallen, 1810)

D. nova Mesnil, 1968

D. occlusa (Robineau-Desvoidy, 1863)

Ebenia Macquart, 1846 (4 espécies) [Neotropical]

(= *Comyopsis* Townsend, 1919 **Sin. nov.**)

E. fumata (Townsend, 1919) **comb. nov.**

E. claripennis Macquart, 1846 [Espécie tipo]

E. trichopoda (Wulp, 1891)

Rondania Robineau-Desvoidy, 1850 (10 espécies) [Australásia; Paleártica]

R. albipilosa Cantrell & Bruwell, 2010

R. cinerae Cantrell & Bruwell, 2010

R. cucullata Robineau-Desvoidy, 1850 [Espécie tipo]

R. dimidiata (Meigen, 1824)

R. dispar (Dufour, 1851)

R. dorsalis (Coquillett, 1902)

R. fasciata (Macquart, 1834)

R. insularis (Bigot, 1891)

R. junatovi Richter, 1979

R. rubens Herting, 1969

Tribo Freraeini Townsend, 1936

(4 gêneros, 15 espécies)

Eugymnopeza Townsend, 1933 (2 espécies) [Paleártico]

E. braueri Townsend, 1933 [Espécie tipo]

E. imparilis Herting, 1973

Freraea Robineau-Desvoidy 1830 (2 espécies) [Paleártico]

F. gagatea Robineau-Desvoidy, 1830 [Espécie tipo]

F. montana (Coquillett, 1897)

Microsoma Macquart 1855 (2 espécies) [Paleártico]

M. exiguum (Meigen, 1824) [Espécie tipo]

M. vicina (Mesnil, 1970)

Pandelleia Villeneuve, 1907 (8 espécies) [Afrotropical; Paleártico]

P. albipennis Villeneuve, 1934

P. dimorphia (Curran, 1939)

P. otiorrhynchi Villeneuve, 1922

P. ornata (Rohdendorf, 1923)

P. pilicauda Mesnil, 1975

P. pschorni Mesnil, 1963

P. sexpunctata (Pandelle, 1896) [Espécie tipo]

P. translucens (Mesnil, 1959)

Pandelleia undescribed sp.

Tribo Oestrophasiini Brauer & Bergenstamm 1889

(4 gêneros, 17 espécies)

Cenosoma Wulp, 1890 **stat. rev.** (4 espécies) [Neártico; Neotropical]

C. sabroskyi Guimarães, 1977 **comb. nov.**

C. signiferum Wulp, 1890 **comb. nov.** [Espécie tipo]

C. thompsoni Guimarães, 1977 **comb. nov.**

Cenosoma undescribed sp.

Euostrophasia Townsend, 1892 (9 espécies) [Neotropical]

E. aperta (Brauer & Bergenstamm, 1889) [Espécie-tipo];

E. crosskeyi Guimarães, 1977

E. guatemalensis Guimarães, 1977

E. portoricensis Guimarães, 1977

E. panamensis Guimarães, 1977

E. plaumanni Guimarães, 1977

E. townsendi Guimarães, 1977

Euoestrophasia undescribed sp.1

Euoestrophasia undescribed sp.2

Jamacaria Curran, 1928 (1 espécie) [Neotropical]

J. albofenestrata Curran, 1928.

Oestrophasia Brauer & Bergenstamm, 1889 (3 espécies) [Neártico; Neotropical]

O. calva Coquillett, 1902

O. clausa Brauer & Bergenstamm, 1889 [Espécie-tipo]

O. uncana (Fabricius, 1805)

Hospedeiros

Minelli (1964) realizou uma revisão dos taquinídeos parasitóides de Coleoptera adultos, hospedeiros minoritários dentro da família, que além das tribos aqui estudadas, são também parasitadas por alguns gêneros de Blondeliini (Exoristinae), e em outros isolados em diferentes tribos, e.g., *Strongygaster* Macquart, 1834 (Strongygastrini - Phasiinae) e por *Pexopsis* Brauer & Bergenstamm, 1889 (Goniini - Exoristinae). Esse autor definiu quatro estratégias utilizadas pelas fêmeas de Tachinidae para superarem o problema da dureza da cutícula destes hospedeiros: 1) a fêmea deposita ovos macrotipos; 2) a fêmea deposita ovos microtipos (explicado no capítulo 3); 3) fêmea possui ovopositor perfurador a partir de modificações do esternito 8, que introduz as larvas de primeiro ínstar internamente no hospedeiro; 4) fêmea possui ovipositor em forma de longo tubo (modificações do 6º, 7º e 8º segmentos), que deposita larvas de 1º instar nas aberturas naturais do hospedeiro (boca ou o ânus).

As três tribos de Dufouriinae, Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini que possuem registro conhecido, são todos parasitóides de Coleópteros adultos.

A tribo Dufouriini, como redefinida nesse estudo, contém gêneros parasitóides de Chrysomelidae e Curculionidae. A estratégia 3 é observada nas espécies de: *Dufouria* Robineau-Desvoidy (apesar de atacar o hospedeiro durante seu último ínstar larval, o

desenvolvimento é completado em adultos [Rabaud & Thompson, 1914], por isso foi incluído nessa estratégia) e *Chetoptilia* Rondani. Para as espécies de *Ebenia* Macquart e *Comyops* Wulp, não há estudos com observações de sua estratégia de infecção, porém, como a estrutura do ovopositor é muito semelhante a de *Dufouria*, e, desta maneira, é provável que também utilizem a estratégia 3.

Já a estratégia 4 é observada somente nas espécies de *Rondania* Robineau-Desvoidy: *R. dimidiata* Meigen infecta o hospedeiro colocando seu longo ovopositor para frente e deposita a sua larva na boca de *Brachyderes incanus* L. quando este abre as suas mandíbulas para se alimentar (De Fluiter & Blijdorp, 1935); em *R. cucullata* Robineau-Desvoidy a fêmea deposita as larvas e infectam *Conorrhynchus (Cleonus) mendicus* Germar pelo ânus (Menozzi, 1939).

A tribo Freraeini, como redefinida aqui, é parasitóide de Curculionidae, Carabidae, Chrysomelidae e Tenebrionidae. *Microsoma* Macquart é o único a utilizar a estratégia 2. De acordo com Berry & Parker (1950), a fêmea de *M. exiguum* (Meigen, 1824) deposita suas larvas entre a cabeça e o tórax de *Hypera variabilis* Herbst (Curculionidae). *Eugymnopeza* Townsend utiliza a estratégia 4, inserindo as larvas na boca de *Blaps gibba* Laporte de Castelnau, 1840 (Tenebrionidae) (Cerretti & Mei, 2001). Pela estrutura do ovopositor de *Pandelleia* Villeneuve (*P. dimorphia*, *Pandelleia* undescribed sp.) (assemelha-se ao de *Rondania*) e *Freraea* (*F. gagatea*) Robineu-Desvoidy (assemelha-se ao de *Eugymnopeza*) é provável que tenham o mesmo método de infecção, i.e., a estratégia 4.

Já as espécies de Oestrophiini superam o problema da infecção de coleópteros adultos utilizando a segunda estratégia, infectando Curculionidae, Chrysomelidae e Scarabaeidae. Esta estratégia é a mesma observada nas espécies da tribo Goniini (Exoristinae).

Resumo das propostas nomenclatorais

- A tribo Oestrophasiini Brauer & Bergenstamm, 1889 *sensu* Guimarães (1977) é **revalidada**, sendo retirada de Dufouriini;
- *Mesnilana* Emden e *Rhinophoroides* Barraclough são retirados de Dufouriini e são considerados com *incertae sedis* dentro de Dexiinae;
- A tribo Dufouriini Robineau-Desvoidy, 1830 foi redefinida, agora contendo somente os gêneros: *Chetoptilia* Rondani, 1862, *Comyops* Wulp 1891, *Dufouria* Robineau-Desvoidy, 1830, *Ebenia* Macquart, 1846 e *Rondania* Robineau-Desvoidy, 1850;
- A tribo Freraeini Townsend, 1936 foi expandida, para abrigar além dos gêneros anteriormente presentes, *Freraea* Robineau-Desvoidy 1830 e *Eugymnopeza* Townsend 1933, outros dois: *Microsoma* Macquart 1855 e *Pandelleia* Villeneuve, 1907 que pertenciam a Dufouriini;
- A subfamília Dufouriinae é **revalidada**, contendo as tribos Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini, que estavam posicionadas em Dexiinae;
- *Comyopsis* Townsend, 1919 é considerado **sinônimo júnior** de *Ebenia* Macquart, 1846;
- *Ebenia fumata* (Townsend, 1919) **comb. nov.**, transferida de *Comyopsis* para *Ebenia*;
- *Cenosoma*, antes subgênero de *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm, 1889 não foi suportado na análise, e assim foi revalidado como gênero.

6. Conclusões

- Foram utilizados pela primeira vez dados de ovos, pupários, larvas, adultos (incluindo terminálias masculinas e femininas) e espermatecas em uma mesma análise cladística. Caracteres morfológicos de adultos e terminália são tradicionalmente empregados na sistemática de Tachinidae, e neste estudo caracteres de ovos, larvas, pupários e espermateca mostraram possuir grande importância sistemática pois reforçaram mutuamente informação filogenética e resultaram em importantes sinapomorfias para diversos níveis taxonômicos;
- A subfamília Dufouriinae foi revalidada, contendo Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini (anteriormente alocadas em Dexiinae), com o suporte de 4 sinapomorfias não-ambíguas: apódema do hipândrio indistinto com a placa do hipândrio (123:2); distifalo com a extensão do esclerito dorsal, mais da metade em relação da barra mediana (137:1); sintergoesternito 7 (tergito 7 fundido como esternito 7) presente (164:1); tergito 8 alongado (167:3).
- Dufouriinae é grupo-irmão de Phasiinae com suporte de 7 sinapomorfias: larva com o esclerito acessório reduzido a uma fita estreita (21:1); gancho oral unciforme (22:1); vibrissa curta (57:1); catepisterno com duas cerdas (76:1); anepímeron com cerdas finas (77:2); espiráculo posterior com as franjas igualmente distribuídas em ambos os lados (78:1) e a terminália masculina com o esternito 5 com a linha membranosa lateral presente (105:0). Esta relação corrobora propostas anteriores de Verbeke (1962); Crosskey (1976; 1980), Cantrell (1988); Barraclough (1992) e de Cerretti *et al.* (2014);
- A tribo Dufouriini como proposta por Herting (1957; 1960; 1984); Mesnil (1966), O'Hara & Wood (2004) e Cantrell & Bruwell (2010) não é monofilética. Dufouriini foi aqui redefinida com suporte de 3 sinapomorfias não-ambíguas, sendo composta por: *Chetoptilia* Rondani, 1862, *Comyops* Wulp 1891, *Dufouria* Robineau-Desvoidy, 1830, *Ebenia* Macquart, 1846 e *Rondania* Robineau-Desvoidy, 1850;

- Oestrophasiini foi recuperada como monofilética com suporte de 21 sinapomorfias não-ambíguas, e foi então revalidado com os mesmos gêneros *sensu* Guimarães (1977);
- Freraeini foi indicada como é monofilética com suporte de 5 sinapomorfias não-ambíguas e redefinida como sendo composta por: *Freraea* Robineau-Desvoidy 1830, *Eugymnopeza* Townsend 1933, *Microsoma* Macquart 1855 e *Pandelleia* Villeneuve, 1907;
- *Mesnilana* Emden e *Rhinophoroides* Barraclough são retirados de Dufouriini e são considerados com *incertae sedis* dentro de Dexiinae; *Comyopsis* Townsend, 1919 é considerado sinônimo júnior de *Ebenia* Macquart, 1846; *Ebenia fumata* (Townsend, 1919) **comb. nov.**, transferida de *Comyopsis* para *Ebenia*; *Cenosoma* **stat. rev.** , antes subgênero de *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm, 1889 não foi suportado na análise, e assim foi revalidado como gênero.

7. Referências

- Aeschlimann, J.P. 1990. The distribution and importance of *Microsoma exigua* Mg. (Dipt., Tachinidae), a parasitoid of adult *Sitona* spp. (Col., Curculionidae) in the Mediterranean Region. *Journal of Applied Entomology*, 109: 151-155.
- Agnarsson, I. & Miller, J. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics*, 24: 1032-1038.
- Amorim, D.S. 2002. *Fundamentos de sistemática filogenética*. Holos, Ribeirão Preto, XVIII + 154p.
- Andersen, S. 1983. Phylogeny and classification of Old World genera of Siphonini (Diptera: Tachinidae). *Entomologica Scandinavica*, 14: 1-15.
- Artigas, J.N. & Papavero, N. 1990. The american genera of Asilidae (Diptera): keys for identification with an atlas of female spermatheca and other morphological details. 5. Subfamily Stidropogoninae G. H. Hardy. *Boletim Sociedade Biologica de Concepcion*, 61: 39-47.
- Barracough, D.A. 1992. The systematics of the Australasian Dexiini (Diptera: Tachinidae: Dexiinae) with revisions of endemic genera. *Invertebrate Taxonomy*, 6: 1127-1371.
- Barracough, D.A. 2005. *Rhinophoroides minutus*, a new genus and species of rare nocturnal Dufouriini (Diptera: Tachinidae: Dexiinae) from South Africa. *African Entomology*, 13: 380-384.
- Belshaw, R. 1993. *Tachinid flies. Diptera: Tachinidae*. Handbooks for the identification of British Insects, 10, Part 4a (i). Royal Entomological Society of London, London. 169 pp.
- Belanovskiy, I.D. 1937. Zwei neue Arten von Parasitefliegen auf Zuckerrübensschädlingen. *Travel Museum Zoologic of Institute of Academy of Science, (URSS) Ukraine*, 19: 217-222.
- Berry, P.A. & Parker, H.L. 1950. Notes on Parasites of *Sitona* in Europe, With Especial Reference to *Campogaster Exigua* (Meig.). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 52: 251-258.

- Bongiovanni, G.C. 1960. Osservazioni sul parassitismo di *Rondania cucullata* R. D. in relazione a *Temnorhinus mendicus* Gyll. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna*, 24: 147-158.
- Boheman, C.H. 1828. Observationer, rörande några in secters Metamorphosj. *Kungliga Svenska vetenskapsakademiens handlingar*, (3) 1828: 164-166.
- Brauer, F. & E. Von Bergenstamm. 1889. Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der Musearia Schizometopa (exclusive Antomyidae). Pars I. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 56: 69-180.
- Brauer, F. & E. Von Bergenstamm, 1894. Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. VII. Muscaria Schizometopa IV. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, 61: 540-610.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Cantrell, B.K. 1988. The comparative morphology of the male and female postabdomen of the Australian Tachinidae (Diptera), with descriptions of some first-instar larvae and pupae. *Invertebrate Taxonomy*, 2: 81-221.
- Cantrell, B.K. & Burwell, C.J. 2010. The tribe Dufouriini (Diptera: Tachinidae: Dexiinae) recorded from Australia with the description of two new species. *Memoirs of the Queensland Museum*, 55: 119-133.
- Cantrell, B.K. & Crosskey, R.W. 1989. *Family Tachinidae*, p. 733-784. In: Evenhuis, N.L., ed., *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. Bishop Museum Special Publication 86. Bishop Museum Press, Honolulu and E.J. Brill, Leiden. 1155 pp.
- Cerretti P., 2005. World revision of the genus *Nealsomyia* Mesnil (Diptera, Tachinidae). *Revue suisse de Zoologie*, 112(1): 121-144.
- Cerretti, P. & Mei, M. 2001. *Eugymnopeza braueri* (Diptera: Tachinidae) as parasitoid of *Blaps gibba* (Coleoptera, Tenebrionidae), with description of the preimaginal instars. *Italian Journal of Zoology*, 68, 215–222.
- Cerretti, P.; Biase, A. de & Freidberg, A. 2009. Systematic study of the genus *Rossimylops* Mesnil (Diptera: Tachinidae). *Zootaxa*, 1984: 31-56.

- Cerretti, P.; O'Hara, J.E.; Wood, D.M.; Shima, H.; Inclan, D.J. & Stireman, J.O. III. 2014. Signal through the noise? Phylogeny of the Tachinidae (Diptera) as inferred from morphological evidence. *Systematic Entomology*, 39: 335-353.
- Ciampolini, M. & Antonelli, C. 1953. Prime osservazioni biologiche sul *Temnorrhinus mendicus* Gyll. nell'Italia settentrionale. *Redia*, 38: 230-237.
- Costa-Leonardo, A.M. & Patricio, G.B. 2005. Structure of the spermatheca in five families of Isoptera. *Sociobiology*, 45: 659-670.
- Couri, M. 1987. Morphology of the quitinized structures related to the spermatheca of Muscidae (Insecta, Diptera). *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, 15, (3): 597-603.
- Courtney, G.W.; Sinclair, B.J. & R. Meier. 2000 *Morphology and terminology of Diptera larvae*, pp. 85-161. L. Papp, B. Darvas (Eds.), *Manual of Palaearctic Diptera*, vol. 1, Science Herald, Budapest (2000), 978 pp.
- Crosskey, R.W. 1973. A conspectus of the Tachinidae (Diptera) of Australia, including keys to the supraspecific taxa and taxonomic and host catalogues. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Supplement*, 21: 221 pp.
- Crosskey, R.W. 1976. A taxonomic conspectus of the Tachinidae (Diptera) of the Oriental Region. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Supplement*, 26: 357 p.
- Crosskey, R.W. 1980. *Family Tachinidae*, p. 822-882. In: (Ed) Crosskey R.W. *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. British Museum (Natural History), London, 1437 p.
- Crosskey, R.W. 1984. Annotated keys to the genera of Tachinidae (Diptera) found in tropical and southern Africa. *Annals of the Natal Museum*, 26: 189-337.
- Cumming, J.M. & Wood, D.M. 2009. *Morphology and terminology*, p. 9-50. In: Brown, B.V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D.W.; Woodley, N.E. & Zumbado, M.A. (Eds.). *Manual of Central American Diptera*. NRC Research Press, Ottawa. v.1, 714 p.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.

- Draber-Mońko, A. 1968. Materiały do znajomości Dexiinae (Diptera, Larvaevoridae) Polski. *Fragmenta Faunistica*, 14 (11): 231-275.
- Draber-Monko, A. 1994. Notes on Species of the Genus *Rondania* Robineau-Desvoidy, 1830. *Annales Zoologici* (warsaw), 45(0): 51-56.
- Dufour, L. 1826. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. *Annales des sciences naturelles*, Paris, 8: 5-54.
- Dufour, L. 1852. Mélanges entomologiques. Encore l' *Hyalomyia dispar*. *Annales de la Société entomologique de France*, (2), 10: 55-70.
- Dupuis, C. 1963. Essai monographique sur les Phasiinae (Diptères Tachinaires parasite d'Hétéroptères). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A, Zoologie*, 26: 1-461.
- Emden, F.I. van. 1945. Keys to the Ethiopian Tachinidae.—I. Phasiinae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 114 [1944]: 389-436 + 3 pls.
- Emden, F.I. van. 1950. Dipterous Parasites of Coleoptera. *The entomologist's Monthly Magazine*, Vol. lxxxvi: 182-206.
- Ferrar, P. 1987. *A Guide to the Breeding Habits and Immature Stages of Diptera Cyclorrhapha*. Copenhagen, E.J. Brill/Scandinavian Science Press, part 1 and 2, 907p.
- Fitch, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406-416.
- Fitzhugh, K. 2006. The 'requirement of total evidence' and its role in phylogenetic systematics. *Biology and Philosophy*, 21: 309-351.
- Fluiter, H.D. de, & Blijdorp, P.A. 1935. De grauwe dennensnuitkever *Brachyderes incanus* L. *Tijdschrift over Plantenziekten*, 41: 143-210.
- Forey, P.L. & Kitching, I.J. 2000. *Experiments in coding multi-state characters*, pp. 54 -80. In: R. Scotland & R. T. Pennington (Eds) *Homology and Systematics: Coding Characters for Phylogenetic Systematics*. New York: Taylor & Francis, 217 p.
- Garthwaite, P.F. 1939. On the biology of *Calopepla leayana* Latr. (Chrysomelidae, Col.) and the possibilities of control. *Indian Forest Records (Entomology)*, 5: 237-277.

- Gaponov, S.P. 2003. *Morphology of Eggs of Tachinidae (Diptera)*. Voronezh, Russian: Voronezh State University, 87 pp.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.
- Goloboff, P.A.; Farris, S. & Nixon, K. 2008. TNT, a free program of phylogenetic analyses. *Cladistics*, 24 (5): 774-786.
- Grillo, H. & Alvarez, M. 1984. Estudios biológicos de *Cenosoma* n. sp. (Diptera; Tachinidae; Oestrophasiini) parásito de los adultos de *Pachneus litus* Germar (Coleoptera: Curculionidae). *Centro Agrícola*, 11: 95-118.
- Greene, T. G. 1921. Na illustrated synopsis of the puparia of 100 muscoid flies (Diptera). *Proceedings of the United States National Museum*, 60 (1), 1-39, pls. 1-20.
- Guimarães, J. H. 1963. Primeira contribuição ao conhecimento da tribu Cuphoceratini (Diptera, Tachinidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, Brasil, v. 61, n.1, 41-72.
- Guimarães, J. H. 1971. *Family Tachinidae (Larvaevoridae)*. In: A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Vol. 104. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 333 p.
- Guimarães, J. H. 1977. A review of the tribe Oestrophasiini Brauer & Bergenstamm (Diptera, Tachinidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 30: 215-238.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 286 p.
- Herting, B. 1957. Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der gruppe. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 45: 429-61.
- Herting, B. 1960. *Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae)*. Monographien zur angewandten Entomologie, 16: 188 pp.
- Herting, B. 1983. 64c. *Phasiinae*. Die Fliegen der palaearktischen Region 9 (Lieferung 329): 1-88.
- Herting, B. 1984. Catalogue of Palearctic Tachinidae (Diptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)*, 369: 228 p.

- Herting, B. & Dely-Draskovits, A. 1993. *Family Tachinidae*, p. 118-458. In: (Eds.) Soós Á. & Papp, L. *Catalogue of Palaearctic Diptera*, Vol. 13. Hungarian Natural History Museum, Budapest, 624 p.
- IOBC (*International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants*) -List 14 2005. Determination list of entomophagous insects Nr. 14. - IOBC/WPRS Bulletin 28 (11): VII + 71 pp.
- Kaufmann, O. 1933. Der glanzstreifige Schildkäfer (*Cassida nobilis* L.) nebst einigen Bemerkungen über den nebligen Schildkäfer (*Cassida nebulosi* L.) *Arbeiten aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft Dahlem*, 20: 457-516.
- Kitching, I.J.; Forey, P.L.; Humphries, C.J. & Willians, D.M. 1998. *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*, 2nd Edition, Systematics Association Publication No. 11, Oxford University Press, 288 p.
- Kolubajiv, S. 1962. Vysledky chovu entomofagü (cizopasnü a dravcü) hmyzich sküdcü — hlavne lesnich — ziskanych v letech 1934-1958 [Die Ergebnisse der Zuchten von Entomophagen (der Parasiten und Räuber) der schädlichen Insekten (vorwiegend der Forstschädlinge) in der Zeitperiode von 1934 bis 1958. *Rozpravy Ceskoslovenske akademie ved, fada matematickych a pfirodnich ved*, 72 (6): 1-73.
- Kolubajiv, S. 1934. Die Ergebnisse der Züchtung von parasitischen Insektenarten aus ihren Wirten in der staatlichen Versuchsanstalt in Prag in den Jahren 1929-1933. *Casopis Ceskoslovenske Spolecnosti Entomologicke*, 31: 59--68, 113-120, 155-163.
- Kosior, A. 1975. Biology, ecology, and economic importance of cassids (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) of the Ojców National Park. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 20: 251-393.
- Kugler, J. 1978. A revision of the tachinid fly genus *Plesina* (Diptera: Tachinidae). *Entomologica germanica*, 4: 84–96.
- Lakes-Harlan, R.; Pollack, G.S. & Merritt, D.J. 1991. From embryo to adult: Anatomy and development of a leg sensory organ in *Phormia regina* Meigen (Insecta: Diptera). II. Development and persistence of sensory neurons. *The Journal of Comparative Neurologym*, 308: 200-208.
- Lundbeck, W. 1927. *Diptera Danica*, 7 (Platypezidae, Tachinidae), Copenhagen.

- McAlpine, J.F. 1981. *Morphology and terminology - adults*, p. 9-63. In: (Eds.) McAlpine, J.F.; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Agriculture Canada Research Branch, Monograph 27, Ottawa, 674 p.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 (disponível em: <http://mesquiteproject.org>).
- Menozzi, C. 1929. *Rondania dimidiata* Meig. (Dipt.) parassita di *Cleonus mendicus* Gyll. (Col.) (Nota preliminare). *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 6 (1): 119.
- Menozzi, C. 1930. Insetti dannosi alla barbabietola osservati durante la campagna 1929 (Osservazioni ed appunti preliminari). *L'Industria Saccarifera Italiana*, 23: 4-25, 57-73, 151-176.
- Menozzi, C. 1931. Informazioni sui danni causati da insetti alla barbabietola durante la campagna saccarifera 1930 e sulla lotta contro di essi. *L'Industria saccarifera italiana*, 24: 50-54.
- Menozzi, C. 1936. Nota preliminare dei rapporti tra parassiti dannosi alla bietola da zucchero e altre piante. *L'Industria saccarifera italiana*, 29: 378-382.
- Menozzi, C. 1938. Osservazioni sugli insetti dannosi alla barbabietola e lotta contro di essi durante la campagna saccarifera 1937. *L'Industria saccarifera italiana*, 31: 8.
- Menozzi, C. 1939. Parassiti e predatori del *Conorrhynchus mendicus* Gyll. (Coleoptera-Curculionidae) dannoso alla bietola da zucchero in Italia e loro importanza nella lotta biologica contro questo fitofago. *Verhandlungen des VII. internationalen Kongresses für Entomologie*, Berlin, 4: 2561-2575.
- Mueller, H. 1963. Zur Populationsdynamik von *Sitona Germar* (Curculionidae) auf Luzerne und Rotklee unter besonderer Berücksichtigung entomophager Parasiten. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere*, 90: 659-696.
- Mesnil, L.P. 1939. *Essai sur les tachinaires (Larvaevoridae)*. Monographies publiées par les Stations et Laboratoires de Recherches Agronomiques, 7: 67 + v pp.
- Mesnil, L.P. 1953. A new tachinid parasite of an Embiopteran. *Proceedings of the Entomological Society of London (B)*, 22: 145--146, 1 pl.

- Mesnil, L.P. 1966. 64g. *Larvaevorinae (Tachininae)*. Die Fliegen der palaearktischen Region 10 (Lieferung 263): 881-928.
- Mesnil, L.P. 1975. 64g. *Larvaevorinae (Tachininae)*. Die Fliegen der palaearktischen Region 10 (Lieferung 309): 1305-1384.
- Mesnil, L.P. 1980. 64f. *Dexiinae*. Die Fliegen der palaearktischen Region 9 (Lieferung 323): 1-52.
- Mellini, E. 1964. Biologia dei ditteri parassiti di coleotteri adulti. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Universit`a degli Studi di Bologna*, 27, 171-192.
- Motta, P.F. & Einicker, C.J. 2013. A Revision of the New World genus *Lepidophora* Westwood, 1835 (Diptera, Bombyliidae, Ecliminae) with a key to the species. *Zootaxa*, 3682: 1-44.
- Munro, J.A.; Leraas, M.A. & Nostdahl, W.D. 1949. Biology and control of the sweetclover weevil. *Journal of Economic Entomology*, 42: 318--321.
- Nielsen, J.C. 1916. Om *Gymnopezza-Anemes* Biologi (Dipt. Tachin.). *Videnskabelige Meddelelser Dansk Naturhistorisk Forening*, 67: 133-136.
- Nixon, K.C. 2002. *WinClada*. Programa e distribuição pelo autor. L.H. Bailey Hortorium, Cornell University, Ithaca, New York.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- Janzen, D.H. & Hallwachs, W. 2005. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids of the Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica. Available from <http://janzen.sas.upenn.edu> (acessado em Novembro de 2015).
- Jancke, O. 1951. Ein neuer Parasit des Rebstichlers (*Byctiscus betulae* L.) Der Weinbau, wiss. Beih. 5: 7-13.
- O'Hara, J.E. 2002. Revision of the Polideini (Tachinidae) of America north of Mexico. *Studia Dipterologica*. Supplement 10: 170 pp.
- O'Hara, J.E. 2013. History of tachinid classification (Diptera, Tachinidae). *ZooKeys*, 316: 1-34.

- O'Hara, J.E. 2014. World genera of the Tachinidae (Diptera) and their regional occurrence. Version 8.0. PDF document, 87 pp. Disponível em: http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/Genera/Gentach_ver8.pdf (acessado em 26/032016).
- O'Hara, J.E. & Cerretti, P. 2016. Annotated catalogue of the Tachinidae (Insecta, Diptera) of the Afrotropical Region, with the description of seven new genera. *ZooKeys*, 575: 1-344.
- O'Hara, J.E. & Wood, D.M. 1998. Tachinidae (Diptera): nomenclatorial review and changes, primarily for America north of Mexico. *Canadian Entomologist*, 130: 751-774.
- O'Hara, J.E. & Wood, D.M. 2004. *Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America north of Mexico*. *Memoirs on Entomology, International*, 18: IV + 410 p.
- O'Hara, J.E.; Shima, H & Zhang, C.T. 2009. Annotated catalogue of the Tachinidae (Insecta: Diptera) of China. *Zootaxa*, 2190: 1-236.
- Pape, T. 1992. Phylogeny of the Tachinidae family-group (Diptera: Calyptratae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 135: 43-86.
- Parker, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45: 525-567.
- Parker, H.L.; Berry, P.A. & Silveira, A. 1950. Vegetable weevils and their natural enemies in Argentina and Uruguay. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin*, 1016: 1-28.
- Pussard, R. 1951. Observations biologiques sur *Rhytidoderes plicatus* Ol. (Curculion). *Comptes Rendus des Séances et Mémoires de la Société de Biologie, Paris*, 145: 37-39.
- Rabaud, E. & Thompson, W.R. 1914. Notes biologiques sur *Minella chalybeata* Meig., parasite de *Cassida deflorata* Suffr. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1: 329-332.
- Richter, V.A. 1981. New and little known species of tachinids (Diptera, Tachinidae) of the USSR fauna. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 60: 917-932
- Richter, V.A. 1987. Morphological parallelisms in the family Tachinidae (Diptera). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 66: 66-86.

- Richter, V.A. & Farinets, S.I. 1983. The first instar larvae of tachinids of the subfam. Dexiinae (Diptera, Tachinidae) of the fauna of the USSR. *Entomologiceskoe Obozrenie*, 62: 811–834.
- Richter, V.A. & Farinets, S.I. 1990. Descriptions of first instar larvae of tachinids of the subfam. Tachininae and Voriinae (Diptera, Tachinidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 68 [1989]: 850-864.
- Rieppel, O. 2005. The philosophy of total evidence and its relevance for phylogenetic inference. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45(8):77-89.
- Robineau-Desvoidy, J.B. 1830. *Essai sur les Myodaires*. Mémoires présentés par divers Savans á l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France. Science Mathématiques et Physiques, Ser. (2), 2: 813 p.
- Rubtzov, I.A. 1951. Contribution to the morphology and evolution of the abdomen and genitália of phasiine flies (Diptera, Phasiidae s. l.). *Trudy Vsesoyuznogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 43: 171-249.
- Salkeld, E.H. 1980. Microtype eggs of some Tachinidae (Diptera). *The Canadian Entomologist*, 112, (1):51-83.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23:565-587.
- Schindler, U. 1958. Der mittlere schwarze Rüsselkäfer (*Otiorrhynchus niger* F.). Berlin : Duncker & Humblot, pp. 57 (tese de doutorado).
- Schmidt, G. 1948. *Rondania cucullata* als Parasit des Rübenderbrüßlers. Nachrichtenbl Dtsch Pflanzenschutz (N.F.), 2: 82.
- Schuh, R.T. & Brower, A.V Z. 2009. *Biological Systematics: Principles and Applications*, 2nd Edition. Cornell University Press, 311 pp.
- Spangler, H.G. & Burger, J.F. 1999. *Oestrophia clausa* (Diptera: Tachinidae), a parasite of adult *Diplotaxis moerens* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomological News*, 110: 123-124.
- Thiem, H. 1922. Zur Biologie und Bekämpfung des gefurchten Dickmaulrüßlers (*Otiorrhynchus sulcatus* F.) *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 8: 389-402.

- Thompson, W.R. 1954. *Hyalomyodes triangulifera* Loew. (Diptera, Tachinidae.). *Canadian Entomologist*, 86: 137-144
- Thompson, W.R. 1960. The larval morphology of some tachinid parasites of *Diatraea* (Diptera). *Transactions of the American Entomological Society*, 86: 207-224.
- Thompson, W.R. 1961. The tachinids (Diptera) of Trinidad. I. The voriniines. *Transactions of the American Entomological Society*, 87: 21-44 + 5 pls.
- Thompson, W.R. 1963. The Tachinids of Trinidad. II. Echinomyiines, Dexiines, and allies. *Canadian Journal of Zoology*, 41: 335-576.
- Townsend, C.H.T. 1927. Synopse dos generos muscoideos da região húmida tropical da America, com generos e especies novas. *Revista do Museu Paulista*, 15: 203-385.
- Townsend, C.H.T. (1934-1942) *Manual of myiology in twelve parts*. Privately published by Charles Townsend & Filhos, Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos. [Cada parte individualmente paginada, de um total de 3760 pp.].
- Townsend, C.H.T. 1936a. *Manual of Myiology. Part III. Oestroid classification and habits. Gymnosomatidae to Tachinidae*. Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos, 296 p.
- Townsend, C.H.T. 1936b. *Manual of Myiology. Part IV. Oestroid classification and habits. Dexiidae to Exoristidae*. Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos, 303 pp.
- Townsend, C.H.T. 1939. *Manual of Myiology. Part IX. Oestroid generic diagnoses and data. Thelairini to Clythoini*. Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos, 270 pp.
- Townsend, C.H.T. 1942. *Manual of Myiology. Part XII. General consideration of the Oestromuscaria. Geologic history and geographic distribution—environment & response—relations to man—hosts & flowers—bibliography & plates*. Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos, 349 pp.
- Trenchev, G. 1980. Parasitic species of the subfamily Dexiinae (Diptera, Tachinidae) in Bulgaria. *Rastenev'dni Nauki*, 17 (3): 92-95.
- Tschorsnig, H.P. 1985. Taxonomie forstlich wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur Struktur des männlichen Postabdomens de Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae). *Stuttgarten Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie)*, 383: 137 p.

- Tschorsnig, H.P. & Herting, B. 1994. Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)*, 506: 170 pp.
- Tschorsnig, H.P. & Richter, V.A. 1998. *Family Tachinidae*, p. 691- 827. In: (Eds.) Papp, L. & Darvas, B. Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (with special reference to flies of economic importance), Higher Brachycera. Science Herald, Budapest, 880 p.
- Velázquez, D.N.J.; Guerrero, R.E.; Sánchez, V.V.M & Aguirre, U.L.A. 2002. Biología y comportamiento de *Oestrophasia* sp. parasitoide del picudo de la yema del manzano *Amphidees* spp. *Entomología Mexicana*, 1:289-291.
- Verbeke, J. 1962. *Contribution a l'étude des Tachinidae africains (Diptera)*. Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Édouard et Albert (1952-1954). Résultats scientifiques, 3 (4), 77-187 + 25 pls.
- Verbeke, J. 1963. The structure of the male genitalia in Tachinidae (Diptera) and their taxonomic value. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 114: 1-5.
- Villeneuve, J. 1924. Contribution a la classification des "Tachinidae" paléarctiques. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie, Sér. (10)*, 7: 5-39.
- Yeates, D.K. 1992. Why remove autapomorphies? *Cladistics*, 8: 387-389.
- Wood, D.M. 1987. *Tachinidae*, p. 1193-1269. In: (Eds.) McAlpine, J.F; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 2. Agriculture Canada Research Branch, Monograph 28, Ottawa, 674 p.
- Ziegler, J. 1998. Die Morphologie der Puparien und der larvalen Cephalopharyngealskelette der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae) und ihre phylogenetische Bewertung. *Studia Dipterologica*. Supplement 3: 244 pp.

Matriz de caracteres morfológicos (35 táxons x 185 caracteres) (Continuação)

Espécies	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80		
<i>Xanthozona melanopyga</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Voria ruralis</i>	3	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Billaea claripalpis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Prophorostoma pulchra</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	4	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Dexia rustica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Imitomya sugens</i>	0	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	4	0
<i>Strongygaster triangulifera</i>	0	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0	
<i>Catharosia pygmaea</i>	1	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	?	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	4	0		
<i>Cylindromyia carinata</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	2	1	4	0			
<i>Euoestrophasia aperta</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1		
<i>Euoestrophasia panamensis</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1			
<i>Euoestrophasia plaumanni</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1			
<i>Oestrophasia calva</i>	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1		
<i>Oestrophasia uncana</i>	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1			
<i>Cenosoma signifera</i>	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1		
<i>Cenosoma thompsoni</i>	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1		
<i>Jamacaria albonefestrata</i>	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	?	1		
<i>Ebenia claripennis</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	4	0			
<i>Ebenia sp1</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	4	0			
<i>Ebenia fumata</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0			
<i>Comyops nigripennis</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	4	0			
<i>Chetoptilia puella</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0			
<i>Chetoptilia angustifrons</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0			
<i>Dufouria chalybeata</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	3	0			
<i>Dufouria nigrita</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	3	0			
<i>Dufouria oclusa</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	3	0			
<i>Rondania cucullata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0			
<i>Rondania dimidiata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0			
<i>Rondania fasciata</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0			
<i>Microsoma exigua</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	3	0			
<i>Pandelleia dimorphia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	3	0			
<i>Pandelleia sexpunctata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0			
<i>Pandelleia undescribed sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0			
<i>Freraea gagatea</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	5	1	0	0	0	3	1	0	1	1	0	0	1	2	2	1	4	0		
<i>Eugymnopeza braueri</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	5	1	?	0	0	2	1	0	1	1	0	0	1	2	2	1	4	0		

Matriz de caracteres morfológicos (35 táxons x 185 caracteres) (Continuação)

Espécies	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120			
<i>Xanthozona melanopyga</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Voria ruralis</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Billaea claripalpis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prophorostoma pulchra</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dexia rustica</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Imitomyia sugens</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1	0	3	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Strongygaster triangulifera</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Catharosia pygmaea</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	
<i>Cylindromyia carinata</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Euoestrophasia aperta</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Euoestrophasia panamensis</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Euoestrophasia plaumanni</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Oestrophasia calva</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	3	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Oestrophasia uncana</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	3	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Cenosoma signifera</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Cenosoma thompsoni</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Jamacaria albonestrata</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Ebenia claripennis</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	
<i>Ebenia sp1</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	
<i>Ebenia fumata</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	
<i>Comyops nigripennis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	
<i>Chetoptilia puella</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Chetoptilia angustifrons</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Dufouria chalybeata</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Dufouria nigrita</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Dufouria occlusa</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Rondania cucullata</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	0	3	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Rondania dimidiata</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	0	3	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Rondania fasciata</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	3	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Microsoma exigua</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	3	1	-	0	1	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pandelleia dimorphia</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	3	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pandelleia sexpunctata</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	3	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pandelleia undescribed sp.</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Freraea gagatea</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	-	0	1	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Eugymnopeza braueri</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	-	0	1	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Matriz de caracteres morfológicos (35 táxons x 185 caracteres) (Continuação)

Espécies	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	
<i>Xanthozona melanopyga</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>Voria ruralis</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Billaea claripalpis</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Prophorostoma pulchra</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Dexia rustica</i>	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-		
<i>Imitomyia sugens</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	0	-		
<i>Strongygaster triangulifera</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	-	1	-	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	1	1	1	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-		
<i>Catharosia pygmaea</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	-	0	0	-	1	0	0	0	-		
<i>Cylindromyia carinata</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-		
<i>Euolestrophia aperta</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	?	0	1	0	-	
<i>Euolestrophia panamensis</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	-	
<i>Euolestrophia plaumanni</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	-	
<i>Oestrophia calva</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	-	
<i>Oestrophia uncana</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	-	
<i>Cenosoma signifera</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	1	-	-	0	-	
<i>Cenosoma thompsoni</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	1	-	-	0	-	
<i>Jamacaria albonefestrata</i>	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	
<i>Ebenia claripennis</i>	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Ebenia sp1</i>	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Ebenia fumata</i>	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Comyops nigripennis</i>	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Chetoptilia puella</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Chetoptilia angustifrons</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	?	0	?	0	-	
<i>Dufouria chalybeata</i>	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Dufouria nigrita</i>	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Dufouria occlusa</i>	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	
<i>Rondania cucullata</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	1	
<i>Rondania dimidiata</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	
<i>Rondania fasciata</i>	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	
<i>Microsoma exigua</i>	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Pandelleia dimorphia</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0		
<i>Pandelleia sexpunctata</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0		
<i>Pandelleia undescribed sp.</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0		
<i>Freraea gagatea</i>	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	0	0	0	0	0	1	0		
<i>Eugymnopeza braueri</i>	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	0	0	0	0	0	1	0		

Matriz de caracteres morfológicos (35 táxons x 185 caracteres) (Continuação)

Espécies	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	
<i>Xanthozona melanopyga</i>	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Voria ruralis</i>	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	-	0
<i>Billaea claripalpis</i>	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0
<i>Prophorostoma pulchra</i>	0	0	0	0	-	1	-	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Dexia rustica</i>	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	1	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Imitomyia sugens</i>	1	1	0	0	-	0	2	0	-	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Strongygaster triangulifera</i>	0	0	0	0	-	1	-	0	-	0	1	-	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Catharosia pygmaea</i>	0	0	1	0	-	0	4	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cylindromyia carinata</i>	-	-	-	1	-	0	-	0	-	0	0	1	0	5	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Euostrophasia aperta</i>	0	0	0	0	-	0	1	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Euostrophasia panamensis</i>	0	0	0	0	-	0	1	0	-	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	-	0	0
<i>Euostrophasia plaumanni</i>	0	0	0	0	-	0	1	0	-	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	-	0	0
<i>Oestrophasia calva</i>	-	-	-	1	1	0	1	0	-	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	-	0	0
<i>Oestrophasia uncana</i>	-	-	-	1	1	0	1	0	-	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	-	0	0
<i>Cenosoma signifera</i>	-	-	-	1	1	0	1	0	-	0	0	3	1	4	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Cenosoma thompsoni</i>	-	-	-	1	1	0	1	0	-	0	0	3	1	4	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Jamacaria albonefestrata</i>	?	?	?	?	-	?	?	?	-	0	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ebenia claripennis</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Ebenia sp1</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ebenia fumata</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Comyops nigripennis</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chetoptilia puella</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	-	0	0
<i>Chetoptilia angustifrons</i>	0	0	0	?	-	0	-	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dufouria chalybeata</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Dufouria nigrita</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Dufouria occlusa</i>	0	0	0	0	-	0	-	1	0	0	?	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Rondania cucullata</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	0	0	2	1	3	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rondania dimidiata</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	0	0	2	1	3	1	1	0	0	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Rondania fasciata</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	0	0	2	1	3	1	1	0	0	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Microsoma exigua</i>	-	0	0	1	-	0	-	0	-	1	0	2	1	3	0	1	0	1	0	2	0	0	0	2	0	0
<i>Pandelleia dimorphia</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	1	0	2	1	3	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pandelleia sexpunctata</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	1	0	2	1	3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Pandelleia undescribed sp.</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	1	0	2	1	3	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Freraea gagatea</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	1	0	2	1	3	0	1	0	1	0	2	0	0	0	-	0	0
<i>Eugymnopeza braueri</i>	-	-	-	1	0	0	3	0	-	1	0	2	1	3	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?

II. Lista de hospedeiros

Lista registros de hospedeiro de Dufouriini, Freraeini e Oestrophasiini baseado principalmente em registros publicados, e também a partir de novos registros de espécimens em coleções.

Dufouriini

Chetoptilia

Curculionidae: Cassidinae

Cassidinae sp - (Crosskey, 1984).

Chetoptilia angustifrons Mesnil, 1953

Aspidomorpha deusta (Fabricius, 1775) - (Cantrell & Burwell, 2010).

Cassida sp. - (Cantrell & Burwell, 2010).

Chetoptilia burmanica (Baranov, 1938)

Craspedotas leayana (Latreille, 1807) - (Garthwaite, 1939; Emden, 1950).

Chetoptilia cyanea Mesnil, 1968

Aspidomorpha apicalis (Klug, 1833) - (Mesnil, 1968).

Chetoptilia plumicornis Villeneuve, 1942

Cassidinae sp. - (Villeneuve, 1942)

Chaetoptilia puella Rondani, 1862

Byctiscus betulae (Linnaeus, 1758) - (Jancke, 1951; Herting, 1960; Tschorsnig & Herting, 1994).

Dufouria

Chrysomelidae: Hispinae, Crioserinae

***Dufouria chalybeata* Meigen, 1824**

Cassida deflorata Suffrian, 1844 - (Rabaud & Thompson, 1914; Emden, 1950; Herting, 1960; Tschorsnig & Herting, 1994).

C. viridis Linnaeus, 1758 - (Emden, 1950; Herting, 1960; Belshaw, 1993; Tschorsnig & Herting, 1994).

C. rubiginosa Muller, 1776 - (Emden, 1950; Herting, 1960; Belshaw, 1993; Tschorsnig & Herting, 1994).

***Dufouria nigrata* Fallén, 1810**

Crioserinae

Oulema melanopus (Linnaeus, 1758) - (Trenchev, 1980).

***Dufouria oclusa* Robineau-Desvoidy, 1863**

Cassida nobilis Linnaeus, 1758 - (Dufour, 1826 e corroborado por Emden, 1950; Herting, 1960; Tschorsnig & Herting, 1994).

C. vittata Villers, 1789 - (Kaufmann, 1933; Emden, 1950; Herting, 1960; Tschorsnig & Herting, 1994).

C. flaveola Thunberg, 1794 - (Kosior, 1975).

Rondania

Curculionidae: Brachycerinae; Cassidinae; Entiminae; Lixinae; Molytinae.

***Rondania cineraea* Cantrell & Burwell, 2010**

Amycterinae

Acantholophus niveovittatus Blackburn, 1890 - (Cantrell & Burwell, 2010).

***Rondania cucullata* Robineau-Desvoidy, 1850**

Brachycerinae

Brachycerus undatus Fabricius, 1798 - (Menozzi, 1930; Menozzi, 1939; Emden, 1950; Herting, 1960).

Asproparthenis punctiventris (Germar, 1824) - (Schmidt, 1948; Herting, 1960).

Strophosomus coryli Stephens, 1839 - (Schindler, 1948; Herting, 1960).

Entiminae

Rhytidoderes plicatus (Olivier, 1790) - (Pussard, 1951; Herting, 1960).

Lixinae

Conorrhynchus (Cleonus) mendicus Germar - (Menozzi, 1929; Ciampolini & Antonelli, 1953; Menozzi, 1936; Menozzi, 1938; Menozzi, 1939; Bongiovanni, 1960; Herting, 1960).

Larinus sp. - (Menozzi, 1939).

L. cynareae (Olivier, 1807) - (Menozzi, 1930; Menozzi, 1936; Menozzi, 1939; Herting, 1960).

L. scolymi Germar, 1824 - (Menozzi, 1931; Menozzi, 1936; Menozzi, 1939; Herting, 1960).

Molytinae

Liparus germanus (Linnaeus, 1758) - (Kolubajiv, 1934; Herting, 1960).

***Rondania dimidiata* Meigen, 1824**

Brachycerinae

Brachyderes incanus (Linnaeus, 1758) - (De Fluiter & Blijdorp, 1935; Emden, 1950; Herting, 1960).

B. lusitanicus (Fabricius, 1781) - (Dufour, 1852; Emden, 1950; Herting, 1960).

Entiminae

Otiorrhynchus niger (Fabricius, 1775) - (Schindler, 1958; Herting, 1960; Tschorsnig & Herting, 1994).

O. (Dorymerus) edithae Reitter, 1887 - (Richter, 1981; Tschorsnig & Herting, 1994).

Molytinae

Lisparus sp. - (Kolubajiv, 1962).

***Rondania dispar* (Dufour, 1851)**

Brachycerinae

Brachyderes incanus (Linnaeus, 1758) - (Tschorsnig & Herting, 1994).

B. lusitanicus (Fabricius, 1781) - (Tschorsnig & Herting, 1994).

***Rondania fasciata* Macquart, 1834**

Brachycerinae

Strophosomus Billberg, 1820 sp - (Draber-Monko, 1994; Tschorsnig & Herting, 1994).

Entiminae

Phyllobius argentatus (Linnaeus, 1758) - (Belshaw, 1993).

***Rondania rubens* Herting, 1969**

Cassidinae

Labidostomis Germar, 1822 - Antonio Serrano, Diptera info.

Ebenia

Chrysomelidae: Hispinae

***Ebenia* sp.**

Cephalodonta scherzeri Baly, 1858 - (Janzen & Hallwachs, 2005).

***Ebenia* sp. 1.**

Hispinae - (MZSP) Novo registro.

Freraeini

Eugymnopeza

Carabidae: Carabinae; Tenebrionidae: Tenebrioninae

***Eugymnopeza braueri* Townsend, 1932**

Carabidae

Carabus scheidleri Panzer, 1799 - (Brauer & Bergenstamm, 1894).

Tenebrionidae

Blaps gibba Laporte de Castelnau, 1840 - (Cerretti & Mei, 2001).

Freraea

Carabidae: Agrilinae; Carabidinae; Harpalinae; Pterostichinae.

***Freraea gagatea* Robineau-Desvoidy, 1830**

Carabidae: Harpalinae

Harpalus rufipes (Degeer, 1774) - (Nielsen, 1916; Emden, 1950; Herting, 1960; Tschorsnig & Herting, 1994).

H. tardus Panzer, 1796 - (Belshaw, 1993; Tschorsnig & Herting, 1994).

Ophonus pubescens (Mueller, 1776) - (Herting, 1960).

Pterostichinae

Amara aulica (Panzer, 1797) - (Boheman, 1828; Belshaw, 1993).

Agrilinae

Agrilus viridis Linnaeus, 1758 - (Kaufmann, 1933; Herting, 1960; Belshaw, 1993).

Carabidinae

Carabus sp. - (Brauer & Bergenstamm, 1894; Emden, 1950; Herting, 1960).

Carabus scheidleri Panzer, 1799 - (Lundbeck, 1927; Emden, 1950; Herting, 1960).

Microsoma

Curculionidae

***Microsoma exiguum* Meigen, 1824**

Entiminae

Hypera variabilis (Herbst, 1795) - (Berry & Parker, 1950; Herting, 1960).

Hypera postica (Gyllenhal, 1813) - (Belshaw, 1993; Tschorsnig & Herting, 1994).

Sitona bicolor Fåhræus, 1840 - (Aeschlimann, 1990).

S. callosus Gyllenhal 1834 - (Aeschlimann, 1990).

S. crinitus (Herbst, 1795) - (Aeschlimann, 1990).

S. cylindricollis (Fahraeus, 1840) - (Munro; Leraas & Nostdahl, 1949; Emden, 1950; Herting, 1960).

S. discoideus Gyllenhal, 1834 - (Aeschlimann, 1990).

S. hispidulus (Fabricius, 1777) - (Munro; Leraas & Nostdahl, 1949; Herting, 1960).

S. humeralis Stephens, 1831 - (Herting, 1960).

S. inops Gyllenhal, 1832 - (Aeschlimann, 1990).

S. lineatus (Linnaeus, 1758) - (Munro; Leraas & Nostdahl, 1949; Herting, 1960).

S. lepidus Gyllenhal, 1834 - (Mueller, 1963).

Polydrusus (Scythodrusus) inustus Germar 1824 - (Belshaw, 1993; Tschorsnig & Herting, 1994).

Hyperinae

Coniatus tamarisci (Fabricius, 1787) - (IOBC-List 14).

Pandelleia

Curculionidae: Brachyderinae; Entiminae.

Chrysomelidae

***Pandelleia otiorrhynchi* Villeneuve, 1922**

Entiminae

Otiorrhynchus sulcatus (Fabricius, 1775) - (Thiem, 1922; Emden, 1950; Herting; 1960; Tschorsnig & Herting, 1994).

***Pandelleia sexpunctata* (Pandellé, 1896)**

Brachyderinae

Protostrophus amplicollis Marshall, 1919 - Fahraeus (Crosskey, 1984).

P. barbifrons Marshall, 1925 - Fahraeus (Crosskey, 1984).

Psalidium maxillosum (Fabricius, 1792) - (Belanovsky, 1937; Herting, 1960 [como *Rondania maculata*, erro]).

***Pandelleia pschorni* (Mesnil, 1963)**

Chrysomelidae - (Shima, 2015).

Oestrophasiini

Cenosoma

Chrysomelidae: Entiminae, Eumolpinae; Curculionidae: Otiiorhynchinae.

Chrysomelidae: Entiminae.

Pachnaeus litus (Germar, 1824) - (Grillo & Alvarez, 1984).

Curculionidae: Otiiorhynchinae.

Amphidees latifrons (Sharp, 1891) - (Velázquez *et al.*, 2002).

Amphidees macer Sharp, 1891 - (Velázquez *et al.*, 2002).

***Cenosoma signiferum* Wulp, 1890**

Eumolpinae

Colaspis pini Barber, 1937 - (Guimarães, 1971; 1977).

***Cenosoma sabroskyi* Guimarães, 1977**

Entiminae

Artipus floridanus Horn, 1876 - (Kovarík & Reitz, 2005).

Euoestrophasia

Curculionidae: Cyclominae; Chrysomelidae: Eumolpinae

***Euoestrophasia aperta* (Brauer & Bergenstamm, 1889)**

Curculionidae: Cyclominae

Listroderes costirostris Schoenherr, 1826 - (Parker *et al.*, 1950).

***Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977**

Chrysomelidae: Eumolpinae - (MZSP) Novo registro.

Oestrophasia

Scarabaeidae; Melolonthinae

***Oestrophasia clausa* Brauer & Bergenstamm, 1889**

Diplotaxis moerens Leconte, 1856 - (Splangler & Burger, 1999).

III. Lista de Material Examinado

Dufouriinae

Dufouriini

Chetoptilia

C. puella: SUIÇA: *Tessin*: Gordola: 1 ♂, 7.viii.1966, idem, 2 ♀, 6.viii.1967, idem, 2 ♀, 28.vii.1967, 2 ♀, 7.vii.1967, B. Herting col. (B.M. 1967-219) (BMNH).

Comyops

C. nigripennis: BRASIL: Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Mury: 1 ♂, 1-30.ii.1978, Gred & Guimarães col. (MZSP).

Dufouria

D. chalybeata: INGLATERRA: *West Midlands*: Worcestershire: 1 ♂, 9.vi.1933, idem, 1 ♀, 21.vi.1936, C. J. Wainwright (BMNH) (C.J. Wainwright's Collection, B.M. 1948-488); *Surrey*: Box Hill: 1 ♀, 2.vi.1952, L. Parmenter (BMNH) (L. Parmenter Collection, B.M. 1969-328); *Devon*: Torquay: 1 ♂, 6.vi.1901, C. J. Wainwright (BMNH) (C.J. Wainwright's Collection, B.M. 1948-488); ALEMANHA: *Hessen*: Frankfurt: 2 ♀, 10.vi.1938, M. P. Riedel coll. (ex coll MP Riedel) (ZMHU).

D. occlusa: ALEMANHA: 5.vii.1887, 1 ♀, Ex Girschner collection (BMNH).

D. nigrita: ALEMANHA: *Hessen*: Frankfurt: 1 ♂, 25, v.1938, 1 ♂, 15.v.1936, idem, 2 ♀, 27,v,1936, M. P. Riedel coll. (ex coll MP Riedel) (ZMHU); POLONIA: *Dzierżoniów*: Niemcza ["Nimptsch"]: 1 ♂, 12.vi.1887, O. Duda col. (ZMHU); *Kłodzko*: Bystrzyca Kłodzka ["Habelschwerdt"]: 1 ♂, 2.vi.1922, O. Duda col. (ZMHU).

Ebenia

E. claripennis: MÉXICO: *Veracruz*: Acayuan: 1 ♂, 23.x.1957, R. & k. Dreisbach col (MSU); COSTA RICA: Prov. *Cartago*, P.N. Barbilla: 3km S.E. de la Estación 400m. 1 ♀, 16.xii.2000, E. Rojas col. (INBio); BRASIL: "Universidade Rural" [sem localidade definida]:

1 ♂, 24.v.1961, Deak col. (MZSP); *Rio de Janeiro*: Nova Friburgo: 1 ♂, 26.iv.1937, S. Lopes col. (MZSP).

E. fumata: COSTA RICA: Prov. *Guanacaste*: P. N. Rincón de la Vieja: Sect. Santa Maria, Send. Pailas, Agua Fria: 800m, 1 ♂ 10.xi.2001, D. Briceño col. (INBio).

E. sp1: COSTA RICA: Prov. *Guanacaste*: P.N. Rincón de la Vieja: Sect, Santa Maria, Send. Pailas, Agua Fria, 800m, 1 ♂, 10.xi.2001, D. Briceño col. (INBio).

Rondania

R. cucullata: ALEMANHA: *Hessen*: Frankfurt: 1 ♂, 18.viii.1934, M. P. Riedel coll. (ex coll MP Riedel) (ZMHU); CROÁCIA: *Dalmatia*: 1 ♀, [sem data], Ziegenhagen col. (ex coll MP Riedel) (ZMHU).

R. dimidiata: SUIÇA: *Delémont*: Domont: 1 ♀, 11.viii.1968, *idem*, 1 ♂, 7.vii.1964, Herting col. (MZSP); POLÔNIA: *Gmina Bystrzyca Kłodzka*: Międzygórze [“wölfelsgrund”], 1 ♀, Duda col. (ZMHU).

R. fasciata: INGLATERRA: *Oxfordshire*: Tubney: Tubney Wood, 3 ♀, 21.v.1961, *idem*, 2 ♂, E.A. Fonseca col. (BMNH) (Press. By Assis Fonseca, BMNH 1988-212); *Hampshire*: Farley Mount: 1 ♀, 8.vi.1936, *idem*, 1 ♂, C. J. Wainwright col. (C.J. Wainwright's Collection, B.M. 1948-488) (BMNH), *idem*, 1 ♂, 2.vi.1933, Wainwright col (BMNH); POLÔNIA: *Poustka*: Bystrzyca Kłodzka [“Habelschwerdt”]: 1 ♂, 24.vi.1938, *idem*, 1 ♀, 5.vii.1922, O. Duda col. (ZMHU).

Freraeini

Microsoma

M. exiguum: ENGLAND: *Staffordshire*: Stoke-on-Trent: 1 ♂, 18.vi.1902, J.H. Wood col. (Ex Coll. J.H. Wood. Brit. Mus. 1948-560) (BMNH); *Herefordshire*: Stoke Wood: 2 ♀, 21.vi.1906, J.H. Wood col. (BMNH); *Berkshire*: Silwood park: 1 ♀, 24-31.vii.1989, R. Belshaw col. (BMNH); *Worcestershire*: Wyre Forest: 1 ♀, *idem*, 1 ♂, 16.vi.1940, *idem*, 2 ♂, 15.vi.1941, *idem*, 2 ♂, 27.vi.1941, C. J. Wainwright col (C.J. Wainwright's Collection, B.M.

1948-488) (BMNH); SUIÇA: *Delémont*: Domont: 1 ♀, 17.viii.1964, idem, 1 ♂, 17.x.1967, Herting col. (MZSP).

Freraea

F. gagatea: SUIÇA: *Delémont*: Domont: 1 ♀, 17.viii.1967, Herting col. (MZSP); ALEMANHA: *Saxony-Anhalt*: Coswig: Buko, 1 ♀, [sem o dia].viii.1920, E. Hasdenreich col. (ex coll MP Riedel) (ZMHU).

Pandelleia

P. dimorphia: UGANDA: *Kampala*: 1 ♀, 5.ix.1918, C.C.Gowday (BMNH); *Kigezi*: 1 ♂, [sem o dia] xi.1934, J. Ford col. (B.M. E. Afr. Exp., B.M. 1935-203); AFRICA DO SUL: *Cidade de Tshwane*: Cullinan: 1 ♀, 2.iii.1972, H.H. Gronse col. (BMNH); KwaZulu-Natal: *Drakensberg*: xi. 1926, R.R. Turner col. (Brit. Mus. 1926-499.) (BMNH).

P. sexpunctata: GEORGIA: *Caucasus*: Kazbek: 1 ♀, 30.vi.1983, A.C. Pont col. (BMNH).

Pandelleia undescribed sp.: MAURITIUS: *Corps de Garde*: 3 ♂, idem, 1 ♀, 4.vi.1971, A.M. Hutson col. (B.M.1971-346) (BMNH); *Macchabee Forest*: 2 ♀, 1.vi.1971, A.M. Hutson col. (B.M.1971-346) (BMNH).

Oestrophasiini

Cenosoma

C. signiferum: CANADÁ: *Ontario*: Toronto: 1 ♀, 24.vi.1926 (ZMHU); ESTADOS UNIDOS DA AMERICA: *Delaware*: Water Gap: 1 ♀, (MZSP); *Nova York*: Cold Spring Harbor: 1 ♀, (MZSP); *New Hampshire*: Franconia: 1 ♂ (MZSP); *North Carolina*: L. Toxoway: 1 ♂ (MZSP); MEXICO: *Veracruz*: Puente Nacional: 1 ♀, 10.viii.1961, R & K Dreiabach col. (ARC); BRASIL: *Mato Grosso do Sul*: Serra da Bodoquema: Fazenda Califórnia, S20°41'53.5"W056°52'55.7", 1 ♂, 6-22.xii.2011, Lamas eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP).

C. thompsoni: BRASIL: *Mato Grosso do Sul*: Corumbá: Paratudal, S19°34'20.9"W057°1'8.5", 4 ♀, idem, 1 ♂, 14-29.x.2012, idem, (Rio Miranda) S19°34'30.6"W057°0'52.4" 1 ♀, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP]

(MZSP); *Rio de Janeiro*: Duque de Caxias: Imbariê: 1 ♀, viii.1961, M. Alvarenga (MZSP); *Rio de Janeiro*: Sepetiba: 1 ♂, ix.1955, O. Keller & L. L'Andretta col. (MZSP); *Muriqui*: Mangaratiba, 2 ♀, *idem*, 1 ♂, x.1961, M. Alvarenga col. (DZUP); *São Paulo*: Barueri: 1 ♀, 1.iii.1966, *idem*, 1 ♀, 25.ii.1962, K. Lenko col. (MZSP); *Paraná*: Curitiba: 3 ♀, *idem*, 1 ♂, 17.ii.1966 (DZUP).

Euoestrophasia

E. aperta: BRASIL: *São Paulo*: Barueri: 1 ♂, 24.iii.1955, 2 ♂, 20.iii.1957, 1 ♂, 23.iii.1957, K. Lenko col. (MZSP); *Santa Catarina*: Nova Teutônia: 2 ♂, 6.iv.1938, 2 ♂, 14.5.1936, 5 ♂, iv.1967, Fritz Plaumann col. (MZSP), *idem*, 1 ♀, 10.x1.1954, Fritz Plaumann col. (BMNH); ARGENTINA: Buenos Aires: Tigre: 1 ♂, [sem data], A. Prozen col. (MZSP).

E. panamensis: PANAMÁ: *Loma Borracha*: Canal Zone: 1 ♀, 6-18.vi.1952, F.S. Blaton [Parátipo] (MZSP); BRASIL: *Bahia*: Ilhéus: 2 ♂, ix.1986 (MZSP), *idem*, 1 ♀ (DZUP), *idem*, 2 ♂, 2.x.1987 (MZSP), *idem*, 2 ♀, E.M. Ferronato col. (DZUP); *Mato Grosso*: Chapada dos Guimarães: Cachoeira Véu da Noiva, S15°24'33.4" W055°49'54.1", 1 ♀, 09.vii-09.viii.2012, Malaise 45, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); Chapada dos Guimarães: Trilha da Pedra, S15°24'21.8" W055°50'07.5", 1 ♀, 22.xii.2011 - 17.i.2012, Malaise 22, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Cuiabá*: Condomínio Flor do Cerrado: S15°29'29.7" W056°04'30.4", 1 ♀, 12.xii.2011 - 14.vi.2012, Malaise 21, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Mato Grosso do Sul*: Serra da Bodoquema: Fazenda Califórnia, (Topo), S20°41'55.9" W056°52'49.4", 1 ♀, 6-22.xii.2011, *idem*, 1 ♂, 22.xi - 6.xii.2011, *idem*, (Transição) S20°41'53" W056°52'55.7", 1 ♀, 21.x - 6.xi.2012 Lamas, Nihei, eq. col. , *idem*, S20°41'55.9" W056°52'49.4", 1 ♂, 6.xi.2011, Lams eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP).

E. plaumanni: COSTA RICA: *Puntaneras*: Cordillera de Tiláran: Monteverde (Estación Biológica), S10°19'08" W84°48'31" 1 ♀, 15.viii.2010, C. Lange & J. Ziegler col. (ZMHU); BRASIL: *Bahia*: Camacan: Serra Bonita, S15°23'31" W38°33'53" 1 ♂, 1-6.ii.2009, Nihei, Cezar, Figueiredo & Almeida col. (MZSP); *Mato Grosso*: Chapada dos Guimarães: Trilha da Pedra, S15°24'21.8" W055°50'07.5", 1 ♀, 22.xii.2011 - 17.i.2012, *idem*, 1 ♀, 17.i - 9.iii.2012, *idem*, 1 ♀, 9.iii - 18.iv.2012, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Cuiabá*: Condomínio Flor do Cerrado: S15°29'29.7" W056°04'30.4", 1 ♀, 12.xii.2011 - 14.vi.2012, Malaise 21, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP]

(MZSP); *Mato Grosso do Sul*: Serra da Bodoquema: Fazenda Califórnia, (Topo), S20°41'55.9"W056°52'49.4", 1 ♀, 6-22.xii.2011, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Minas Gerais*: Serra do Caraça: 1 ♀, 24.ii - 8.iii.1972, Martins, Demets & Vanin col. [Parátipo] (MZSP); *São Paulo*: Raiz da Serra: 1 ♂, iv.1923, Spitz col. [Parátipo] (MZSP), Santo André: Parapiacaba, S23°46'46" W46°18'29", 1 ♀, 21.x - 19.xi.2010, Gudin, F. & Nihei, S. col. (MZSP); *Santa Catarina*: Nova Teutônia: 2 ♀, 16.ix.1936 (BMNH), *idem*, 1 ♀, 17.i.1957 (BMNH), *idem*, 1 ♀, ii.1956 [Parátipo] (MZSP), *idem*, 1 ♀, vii.1963 (MZSP), *idem*, 1 ♀, xi.1963 [Parátipo] (MZSP), *idem*, 1 ♀, xii.1982 Fritz Plaumann col. (DZUP).

Oestrophasia

O. calva: CANADÀ: *Quebec*: La Trappe: 3 ♀, 27.viii.1936, J. Ouellett col. (MZSP); ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: *California*: Angelus Oaks: 1 ♀, 22.viii.1953, A.L. Melander col. (MZSP); *Chino*: 1 ♂, 9.x.1930, Wainng col. (MZSP); *Arizona*: Cave Creek Ranch: Cochise County, 1 ♂, 16.viii.1965, C.A. Saario col. (MZSP); *Cape*: (Hill), 1 ♂, 9.ix, CHT Townsend col. (MZSP); *New Mexico*: White Water Canyon: Catron County, 2 ♂, 1.vi.1972, W.W. Wirth col. (MZSP); MEXICO: *Puebla*: Atencingo: 1 ♂, vi.1922, E.G. Smyth col. (MZSP).

O. uncana: BRASIL: *Mato Grosso do Sul*: Serra da Bodoquema: Fazenda Califórnia, S20°41'55.9"W056°52'49.4", 1 ♂, 6.xii.2011, Lamas eq. col., *idem*, S20°41'49.9"W056°52'54" 1 ♀, 6 - 22.xii.2011, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *São Paulo*: Campos de Jorgão: Estação Eugênio Lefevré, 2 ♀, 28.viii.1962, L.T.F. Papavero, Rabello, Silva & Zanettin col. (MZSP); *Salesópolis*: Estação Biológica de Boracéia, 1 ♀, xi.1948, E. Rabello col., *idem*, 1 ♀, 13.ix.1947, Travassos, Ventel, J. Lane & Rabello col. (MZSP); *Paraná*: Jundiá do Sul: Fazenda Monte Verde, 1 ♀, 24.xi.1986 (DZUP).

Dexiinae

Dexiini

Billaea

B. claripalpis: BRASIL: *Amazônia*: Manaus: UFAM, 12 ♂, 5 ♀, 14.iv.2010, N.M. Silva col. (MZSP).

Dexia

D. rustica: ALEMANHA: *Oderberg*: Barnim: 1 ♂, 28.1936 (MZSP); *Hessen*: Frankfurt: 1 ♀, M. P. Riedel coll. (MZSP).

Prophorostoma

P. pulchra: BRASIL: *São Paulo*: Barueri, 1 ♂, 20.viii.1957, K. Lenko leg. (MZSP); Cássia dos Coqueiros, Cajuru: 1 ♀, ix.1954, M.P. Barreto col. (MZSP); Salesópolis: Estação Biológica de Boracéia, 1 ♀, xi.1961, 1 ♂, 14.xii.1965, 1 ♂, 25.ix.1968, Rabello leg. (MZSP); *Santa Catarina*: Nova Teutônia, 1 ♀, IX.1967, F. Plaumann col. (MZSP).

Voriini

Voria

V. ruralis: BRASIL: *São Paulo*: Ribeirão Preto: S21°12'26.5" W047°51'48", 2 ♂, 23.iii.2009, *idem*, 1 ♂, 7.iv.2009, N.W. Perioto col. (MZSP); *São Paulo*: Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, 2 ♀, 15.vi.2015, Dios, R. & Santis, M. col, *idem*, 1 ♀, 17.vi.2015, Dios, R., Lavinsky, T. & Gudín, F. col, *idem*, 3 ♂, 2 ♀, 24.iv.2015, Dios, R., Gudín, F. & Santis, M. col (MZSP).

Tachininae

Tachinini

Xanthozona

X. melanopyga: BRASIL: *Recife*: Pernambuco: 1 ♂, x.1974, E.M.C. col. (MZSP); Mato Grosso: Chapada dos Guimarães: 1 ♂, 28.iii - iv.1983 (MZSP); *Minas Gerais*: Presidente Olegário: 1 ♂, 2-5.iv.2007, Amorim, Ribeiro, Capellari & Benert col. (MZSP); Belo Horizonte: 1 ♂, 6.xi.1996, M.S. Silva col. (MZSP); *Espirito Santo*: Linhares: 1 ♂, x.1972, Alvarenga col. (MZSP); *São Paulo*: Cássia dos Coqueiros, Cajuru: 1 ♀, ii.1947, M.P. Barreto col. (MZSP); São Carlos: 1 ♂, iv.1954, C.L. Pereira col. (MZSP); *São Paulo*: Pinheiros, 1 ♂, iv.1980, Amorim col. (MZSP).

Phasiinae

Imitomyiini

Imitomyia

I. sugens: CANADÁ: *Alberta*: Morley: 1 ♀, 10.ix.1962, K.C. Hermann col. (MZSP); ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: *Michigan*: Bath: 1 ♂, 10.vii.1955, R.W. Rodges col. (ARC); *Colorado*: Walden: 2 ♀, 19.VIII;1940, L.J. Lipovsky col. (ARC).

Strongygastrini

Strongygaster

S. triangulifera: ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: *Michigan*: Barry County: 1 ♂, 12.vi.1961, *idem*, 1 ♂, 1 ♀, 20.vi.1961, R.L. Fischer col., *idem*, 6 ♀, 4 ♂, 10.vi.1964, *idem*, 1 ♂, 1 ♀, 12.vi.1961, J.R. Matthews col. (ARC).

Catharosiini

Catharosia

C. pygmaea: FRANÇA: *Briançon*: Ailefroide: 2 ♂, 17. VI.1983, Tschorsnig col. (MZSP).

Cylindromyiini

Cylindromyia

C. carinata: BRASIL: *São Paulo*: São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, 1 ♂, 1 ♀, 15.vi.2015, Dios, R. & Santis, M. col, *idem*, 4 ♂, 17.vi.2015, Dios, R., Lavinscky, T. & Gudin, F. col, *idem*, 9 ♂, 2 ♀, 24.iv.2015, Dios, R., Gudin, F. & Santis, M. col (MZSP).

**Análise cladística do gênero *Euoestrophasia* Townsend, 1892 (Diptera, Tachinidae,
Oestrophasiini)**

Resumo

Euoestrophasia Townsend, 1892 é o gênero da tribo Oestrophasiini com o maior número de espécies descritas (com sete spp), e possui distribuição exclusivamente Neotropical. Este trabalho tem como objetivo testar a sua monofilia, além de reconstruir uma hipótese de relacionamento filogenético entre suas espécies, a partir de material disponível em coleções no país e no exterior. Duas espécies novas foram adicionados para o gênero. Como resultado do estudo morfológico detalhado que incluiu 12 espécies, sendo 3 espécies dos gêneros do grupo externo, foram construídos 28 caracteres: 2 caracteres do ovo; 1 do primeiro ínstar larval; 19 da morfologia externa, exceto pós-abdômen; 4 do pós-abdômen masculino; 2 do pós-abdômen feminino. O gênero foi considerado monofilético suportado por duas sinapomorfias não-ambíguas: 2 cerdas orbitais proclinadas e catepisterno amarelo em machos. A análise cladística resultou em 3 árvores mais parcimoniosas, resultante da pesagem igual dos caracteres.

Palavras chave: *Euoestrophasia*; Filogenia; Neotropical; Oestrophasiini.

Abstract

Euoestrophasia Townsend, 1892 is a genus of tribe Oestrophasiini with the highest number of described species (with seven spp), and has an exclusively Neotropical distribution. This study aims to test its monophyly, and rebuild a hypothesis of phylogenetic relationships among its species, from material available in collections in the country and abroad. Two new species were added to the genus. As a result of a detailed morphological study that includes 12 species, of those, 3 species are from the outgroup, 28 characters were built: 2 are from the egg; 1 of the first larval ínstar; 19 of the external morphology, except post-abdomen; 4 male post-abdomen; 2 female post-abdomen. This genus was considered monophyletic supported by two non-ambiguous synapomorphies: 2 proclinate orbital setae and yellow katapisternum in males. The cladistic analysis resulted in three most parsimonious trees resulting from the analyses of the equal weighted characters.

Key words: *Euoestrophasia*; Neotropical; Oestrophasiini; Phylogeny.

1. Introdução

A tribo Oestrophasiini possui quatro gêneros com distribuição no Novo Mundo (Guimarães, 1977): *Cenosoma* Wulp, 1890; *Jamacaria* Curran, 1928; *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm, 1889 e *Euoestrophasia* Townsend, 1892. Este último gênero é o maior da tribo, sendo o único exclusivamente Neotropical, e composto por, até agora, 7 espécies descritas:

E. aperta (Brauer & Bergenstamm, 1889) (Brasil [São Paulo, Santa Catarina]; Argentina [Tigres]);

E. guatemalensis Guimarães, 1977 (Guatemala [Antigua]);

E. portoricensis Guimarães, 1977 (Porto Rico [Maricao]);

E. panamensis Guimarães, 1977 (Panamá [Canal Zone], Brasil [Bahia, Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso do Sul]);

E. crosskeyi Guimarães, 1977 (Brasil [Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Rio de Janeiro]);

E. plaumanni Guimarães, 1977 (Costa Rica [Puntaneras], Brasil [Bahia, Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, São Paulo, Santa Catarina], Argentina [Buenos Aires]);

E. townsendi Guimarães, 1977 (Brasil [Rio de Janeiro, Paraná, Santa Catarina]; Uruguai [Montevideo]).

O gênero é caracterizado por possuir a cor do corpo geralmente amarela com manchas pretas, possuir a placa fronto-orbital com uma fileira de frontais, 2 cerdas orbitais proclivadas, vibrissa forte e bem desenvolvida, r4+5 geralmente com cerdas de 1/4 até 1/2 em direção a r-m, sintergito I+II e tergito III geralmente com um par de cerdas marginais medianas, terminália feminina simples (8º esternito não formando uma estrutura bulbosa com espinhos apicais, como em *Cenosoma* Wulp) e genitália masculina com surstilo amplo e espatulado no ápice.

A biologia do gênero é pouco conhecida, havendo somente um registro de hospedeiro, de *E. aperta* parasitando o gorgulho *Listroderes costirostris* Schoenherr, 1826 (Parker *et al.*, 1950). Todas as espécies da tribo, propagam-se através dos ovos microtipos (capítulo 3).

1.1. Histórico sistemático de *Euoestrophasia* Townsend

Townsend (1892) determinou que a espécie até então denominada como *Oestrophasia aperta* Brauer & Bergstamm, 1889 pertenceria a um novo gênero, *Euoestrophasia* Townsend, principalmente pela e r4+5 aberta na margem da asa. O gênero estava alocado no “Gruppe Oestrophasiidae” (*sensu* Brauer & Bergstamm, 1889).

Brauer & Bergstamm (1893) não concordaram com a divisão de Townsend, e não consideraram *Euoestrophasia aperta* como sendo um gênero distinto de *Oestrophasia*, o sinonimizam.

Coquillett (1897) concordou com Brauer & Bergstamm (1893), e manteve a sinonímia de *Euoestrophasia* com *Oestrophasia*.

Townsend (1936) não concorda com essa sinonímia, e considera o gênero *Euoestrophasia* como distinto de *Oestrophasia*, alocando ambos em sua chave de gêneros da tribo Glaurocarini na família Oestridae.

Guimarães (1971) considerou os gêneros do novo mundo de Glaurocarini (incluindo *Euoestrophasia*), como pertencendo a tribo Oestrophasiini, na subfamília Proseninae (Dexiinae, em parte).

Guimarães (1977) revisou a tribo, e descreveu 6 espécies novas de *Euoestrophasia*: *E. guatemalensis* Guimarães, 1977; *E. portoricensis* Guimarães, 1977; *E. panamensis* Guimarães, 1977; *E. crosskeyi* Guimarães, 1977; *E. plaumanni* Guimarães, 1977 e *E. townsendi* Guimarães, 1977.

Tschorsnig (1985) em um estudo sobre a terminália masculina de Tachinidae inseriu esse gênero, e os outros membros da tribo Oestrophasiini, na subfamília Dexiinae em Dufouriini.

2. Objetivos

O objetivo deste estudo é propor uma classificação natural, i.e., contendo somente grupos monofiléticos, do gênero *Euoestrophasia* Townsend, verificando sua monofilia, além de realizar uma hipótese de relacionamento filogenéticos entre as suas espécies.

3. Material e métodos

3.1. Material de estudo

Foram examinados 82 espécimes depositados nas seguintes instituições:

ARC - *Arthropod Research Collection*, Michigan State University, Michigan, Estados Unidos da América.

BMNH - *Natural History Museum*, Londres, Inglaterra.

DZUP - Coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, Curitiba, Brasil.

MZSP - *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, São Paulo, Brasil.

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

Além disso, o seguinte acrônimo é citado ao longo do texto:

USNM - *National Museum of Natural History*, Washington DC, Estados Unidos da América.

Também foi incluído no material de estudo, exemplares coletados nos estados de Rondônia, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul no âmbito do Projeto SISBIOTA-Diptera (CNPq-FAPESP), coordenador Carlos Lamas, vice-coordenador Silvio Nihei.

3.2. Estudo morfológico e terminologia

Para o estudo de exemplares adultos, espécimes secos e alfinetados foram examinados em estereomicroscópio Leica EZ4. O microscópio óptico Leica DM2500 foi utilizado para a análise da genitália.

Para o estudo do pós-abdômen os espécimes foram cuidadosamente dissecados a partir do quinto segmento, para não danificar o sexto tergito e mantendo, da melhor forma possível, a integridade do abdômen. As terminálias foram submetidas a clareamento em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 10% por quatro minutos em água fervente, neutralizadas em solução de ácido acético 5% e lavadas em água. Ao final do procedimento, o material foi embebido em glicerina, acondicionado em micro frascos plásticos e alfinetado ao respectivo espécime.

A terminologia dos adultos seguiu Cumming & Wood (2010), a terminália masculina seguiu Tschorsnig (1985), e a feminina Herting (1957).

3.3. Escolha de táxons terminais

Todas as espécies de *Euoestrophasia* foram incluídas na análise, as 7 espécies previamente conhecidas, adicionalmente com 2 novas, totalizando 9 espécies do grupo interno.

Os 3 outros gêneros da tribo Oestrophasiini foram escolhidos como grupos externos. Visto que a monofilia da tribo foi recuperada no capítulo 1, e assim foram incluídas somente espécies da tribo: *Oestrophasia uncana* (Fabricius, 1805), *Jamacaria albofenestrata* Curran, 1928 e *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977.

3.4. Análise cladística

O estudo das relações filogenéticas da tribo Dufouriini seguirá a metodologia cladística (Hennig, 1966) com complementos e avanços publicados nas décadas seguintes que

foram sintetizadas por diversos autores (Kitching *et al.* 1998; Schuh & Brower 2009; Wiley & Lieberman 2011).

A base de dados para a análise foi extraída de características morfológicas de adultos, genitália feminina e masculina, ovo e larva e analisada sob o critério de otimização da parcimônia cladística.

Os caracteres foram construídos segundo a proposta de Sereno (2007), em que discute que para caracteres de estados múltiplos, padrões “neomórficos” (surgimento ou desaparecimento de uma característica) e “transformacionais” (estados diferentes de uma mesma característica) não devem ser unidos, evitando a construção de “quimeras”. Com isso, foi preferida a codificação contingenciada (Forey & Kitching, 2000), que trata os caracteres como contingente do outro, separando de maneira eficaz os componentes neomórficos e transformacionais (Sereno, 2007). Para táxons que carecem de uma estrutura em particular, estados de caráter transformacionais são codificados com um “-” para a condição inaplicável e “?” para dados não observados.

A polarização foi realizada através do método de comparação com o grupo externo e enraizamento a posteriori (Carpenter & Nixon 1993).

A matriz de caracteres foi construída a com o auxílio do software Mesquite 3.04 (Madison & Madison, 2011). Para a análise da parcimônia, utilizando pesagem igual e implícita, foi utilizado o software TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008), e foram utilizadas as estratégias do “Tradicional Search”. A análise foi realizada conforme os seguintes parâmetros: random seed = 1; número de réplicas = 10.000; número de árvores salvas por replicação = 10.

O software Winclada 1.00.08 (Nixon, 2002) foi utilizado para visualização das árvores com as respectivas séries de transformação dos caracteres, além da sua otimização.

A parcimônia de Fitch (1971), que trata os caracteres como não ordenados (ou não aditivos), foi utilizado nesse estudo. Os caracteres autopomórficos foram mantidos na análise por serem resultados da cladística (Yeates, 1992). Esses caracteres são autopomórficos somente se o grupo em questão é comparado com outros grupos, enquanto se está tentando mostrar que esse grupo, em particular, é monofilético, esses mesmos caracteres seriam sinapomorfias das espécies compondo o grupo (Hennig, 1966).

A pesagem implícita (Goloboff, 1993) foi utilizada para se observar como os caracteres se comportam como diferentes esquemas de pesagem, baseado na medida de ajuste (“*fit*”) de cada caráter e o seu ajuste global da topologia. O ajuste é definido como uma função côncava da homoplasia, isto é, quanto mais homoplástico um caráter, menor será seu ajuste à topologia e menor o seu peso na construção dela. Evitando que a concavidade da função de pesagem fosse muito íngreme para fins de pesagem, Goloboff (1993) associou uma constante de concavidade k à curva. Foram testados os valores: 1, 2, 3, 5 e 10.

O suporte de ramos foi verificado com o suporte de Bremer (1994), utilizando o script Bremer.run fornecido na Wiki do software do TNT (<http://phylo.wdfiles.com>). Esse índice é definido como o número de passos extras que são necessários antes que o clado seja perdido no consenso estrito das árvores mais parcimoniosas, assim, ramos bem suportados necessitariam de muitos passos extras para sua perda.

A otimização dos caracteres é realizada, muitas vezes, seguindo a proposta de de Pinna (1991), no qual o autor argumenta que o ACCTRAN seria preferível em relação ao DELTRAN, por preservar as hipóteses de homologia primária. Porém, Agnarsson & Miller (2008) argumentaram que não veem componentes teóricos que tornem ACCTRAN preferível.

Amorim (2002) argumenta que é mais defensável analisar caso a caso a evolução dos caracteres, e argumentar o motivo de se utilizar ACCTRAN ou DELTRAN, e que a utilização de somente uma ou outra otimização para todos os caracteres, que deve ser evitada. Assim, em alguns casos, e.g., quando existem terminais com o estado não observado ou inaplicável, ACCTRAN consideraria como uma sinapomorfia, nesse caso, espúria, enquanto DELTRAN não realiza essa transformação, considerando somente uma apomorfia dos táxons que possuem esse estado, sendo assim, é mais seguro adotar esse último. Foram preferidos, explicitamente, a utilização de uma das duas otimizações que foram devidamente indicados na lista de caracteres.

3.5. Ilustrações

A captura de fotos foi realizada com o auxílio de câmera digital Leica DFC420 acoplada ao estereomicroscópio Leica MZ16. As imagens foram obtidas por meio do

software LAS V4.1, montadas no software Helicon Focus 5.3.14 e editadas nos softwares Adobe Photoshop CS6 e Adobe Illustrator CS6.

Além disso, foram confeccionados desenhos para melhor visualização de alguns caracteres, e.g., larvas, utilizando para isto o microscópio óptico Leica DM2500 com sua câmara acoplada. Posteriormente esses desenhos foram vectorizados e editados no software Adobe Illustrator CS6.

3.6. Transcrição de dados das etiquetas dos espécimes

O material examinado foi indicado com o nome do país de origem em letra maiúscula e, logo após o nome da cidade ou província em itálico, em seguida nome da cidade, o nome da localidade (o mais completo possível) e informações adicionais, como coordenadas geográficas, o número de indivíduos, sexo, data, coletor e, por fim, a coleção de depósito entre parênteses. As informações de um indivíduo de mesma localidade foram separadas por vírgula, enquanto informações de indivíduos de localidades diferentes foram separadas por ponto e vírgula e entre países diferentes por ponto final. Por último, indivíduos com o mesmo coletor e localidade, porém, com datas de coletas diferentes foram separados por “idem”, e em seguida foram indicadas as datas para aqueles espécimes.

Tabela 1. Tabela com a relação das espécies de *Euoestrophasia* e do grupo externo utilizadas nesse estudo (• = examinado; - = não examinado).

Espécie	Adulto	Larva	Ovo	Genitalia ♂	Genitalia ♀
<i>E. aperta</i> (Brauer & Bergenstamm, 1889)	•	-	-	-	-
<i>E. crosskeyi</i> Guimarães, 1977	•	-	•	Guimarães, 1977	-
<i>E. guatemalensis</i> Guimarães, 1977	Guimarães, 1977	-	•	•	-
<i>E. panamensis</i> Guimarães, 1977	•	•	•	-	•
<i>E. plaumanni</i> Guimarães, 1977	•	•	•	•	•
<i>E. portoricensis</i> Guimarães, 1977	Guimarães, 1977	•	•	Guimarães, 1977	-
<i>E. townsendi</i> Guimarães, 1977	•	-	•	-	-
<i>Euoestrophasia undescribed 1</i>	•	•	•	-	-
<i>Euoestrophasia undescribed 2</i>	•	-	•	-	-
<i>Cenosoma thompsoni</i> Guimarães, 1977	•	•	•	•	•
<i>Jamacaria albofenestrata</i> Curran, 1928	•	-	-	-	-
<i>Oestrophasia uncana</i> (Fabricius, 1805)	•	•	•	•	•

4. Resultados

Caracteres morfológicos

Foram construídos 28 caracteres, destes sendo 2 do ovo, 1 do primeiro ínstar larval, 19 da morfologia externa, exceto pós-abdômen, 4 do pós-abdômen masculino e 2 do pós-abdômen feminino. Logo após o caráter, estará discriminado o seu número de passo (L); o índice de consistência (CI) e o índice de retenção (RI). Serão discutidas as otimizações dos caracteres que se mostraram ambíguos.

1. Cabeça, achatamento, em perfil (L=1; não-informativo).

0 – Ausente (Fig. 3)

1 - Presente

O estado 1 é autopomórfico de *Oestrophasia*.

2. Cabeça, vista frontal, largura em relação ao triângulo ocelar (L=1; não-informativo).

0 - Maior

1 - Menor (Fig. 1)

O estado 1 é autopomórfico de *E. crosskeyi*.

3. Cabeça, cerdas orbitais proclinadas, número em fêmea (L=3; CI=66; RI=50).

0 - 3

1 - 2 (Fig. 2)

4. Cabeça, parafaciália, inchaço (L=1; não-informativo).

0 - Presente

1 - Ausente

O estado 0 é autopomórfico de *Oestrophasia*.

5. Cabeça, parafaciália, cor (L=1; não-informativo).

0 - Amarelo (Fig. 2)

1 - Marrom escuro (Fig. 1)

O estado 1 é autopomórfico de *E. crosskeyi*.

6. Cabeça, antena, pós pedicelo, comprimento em relação ao pedicelo (L=2; CI=50; RI=0).

0 - 1,5X

1 - 2X (Fig. 3)

7. Cabeça, vibrissa, grau de diferenciação em relação às subvibrissais (L=1; não-informativo).

0 - Diferenciada (vibrissa desenvolvida) (Fig. 2)

1 - Não diferenciada (vibrissa pouco desenvolvida)

O estado 0 é autopomórfico de *Oestrophasia*.

8. Cabeça, occipício, coloração (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Amarelo

1 - Marrom escuro (Fig. 4)

9. Cabeça, esclerito occipital mediano, coloração (L=3; CI=33; RI=50).

0 - Amarelo

1 - Marrom escuro (Fig. 4)

Caráter de otimização ambígua. Como não há dados faltantes ou inaplicáveis, as duas otimizações não fornecem resultados espúrios. Em ACCTTRAN o estado 1 é uma sinapomorfia do clado 3 e sobre há uma reversão ao estado 0 em *E. guatemalensis* e *E. townsendi*. Já em DELTRAN o estado 1 é uma homoplasia para o clado 2.

10. Tórax, catepisterno, cor, machos (L=2; CI=50; RI=75).

0 - Marrom-escuro

1 - Amarelo

11. Tórax, méron, cor (L=3; CI=33; RI=33).

0 - Amarela

1 - Amarela com mancha posterior marrom escura

12. Tórax, escuto, cor (L=3; não-informativo).

0 - Inteiramente amarela (Fig. 5)

1 - Com 6 manchas pretas amplas (Fig. 6)

2 - Com 2 a 4 manchas pretas

13. Tórax, escuto, região pós-sutural, cerdas supra-alars, número (L=2; CI=100; RI=100).

0 - 2 (Fig. 5)

1 - 3

2 - 1

14. Tórax, escutelo, cerda lateral, número (L=3; CI=66; RI=0).

0 - 3

1 - 2

2 - 1

15. Tórax, subescutelo, cor fêmeas (L=2; CI=50; RI=50).

0 - Marrom escuro (Fig. 7)

1 - Amarelo

16. Asa, veia R4+5, sétulas dorsais (L=2; CI=50; RI=80).

0 - Somente na base

1 - De $\frac{1}{2}$ a $\frac{1}{4}$ do comprimento até r-m (Fig. 8)

17. Abdômen, cor (L=2; CI=50; RI=0).

0 - Amarelo com manchas pretas (Fig. 10)

1 - Preto (Fig. 9)

18. Abdômen, tergito III, cerda marginal lateral, número (L=2; não-informativo).

0 - 1

1 - 2 (Fig. 10)

O estado 1 é autopomórfico de *E. aperta*.

19. Abdômen, tergito V, região posteroventral, cor (L=2; CI=100; RI=100).

0 - Amarelo com 2 manchas marrom escuro arredondados (Fig. 10)

1 - Preto (Fig. 9)

2 - Inteiramente amarelo

20. Terminália masculina, surstilo, afilado em direção ao ápice (L=1; não-informativo).

0 - Ausente (Fig. 12)

1 - Presente

O estado 1 é autapomórfico de *Cenosoma*.

21. Terminália masculina, surstilo, deslocamento posterior (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Ausente

1 - Presente (Fig. 11)

22. Terminália masculina, surstilo, concavidade (L=1; CI=100; RI=100).

0 - Rasa

1 - Profunda (Fig. 11)

23. Terminália masculina, epândrio, fechado dorsomedialmente (L=1; não-informativo).

0 - Ausente (Fig. 12)

1 - Presente

O estado 1 é autapomórfico de *E. panamensis*.

24. Larva, segmento III, microtríquia (L=1; não-informativo).

0 - Presente

1 - Ausente

Caráter de otimização ambígua. Na otimização ACCTTRAN o estado 1 é a sinapomorfia para *E. townsendi*, *E. aperta* e *E. crosskey*, porém para *E. aperta* e *E. crosskey* não tem dados de larva conhecidos, torna-se espúria essa sinapomorfia. Já com DELTRAN esse estado torna-se uma automorfia para *E. townsendi*, representando a codificação para esse caráter, por isso sendo preferido.

25. Terminália feminina, tergito 7, fusão com esternito 7 (L=1; não-informativo).

0 - Fundidos

1 - Separados

O estado 0 é autapomórfico de *Oestrophasia*.

26. Terminália feminina, esternito 8, forma (L=1; não-informativo).

0 - Quadrada

1 - Bulbosa

O estado 1 é autapomórfico de *Cenosoma*.

27. Ovo, microtipo, superfície do córion (L=2; não-informativo).

0 - Rede poligonal

1 - Saliente

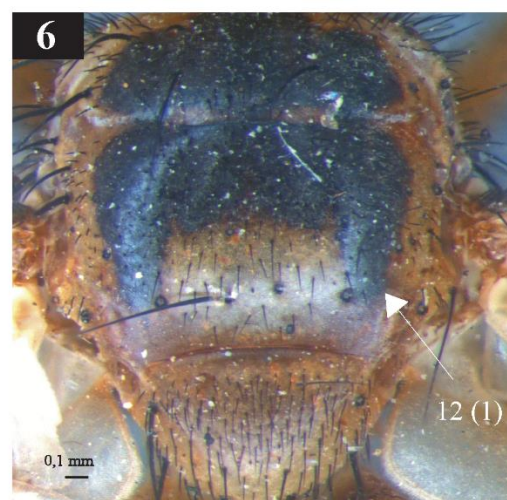
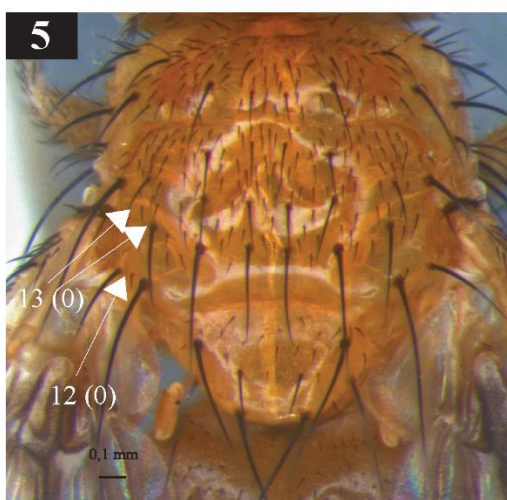
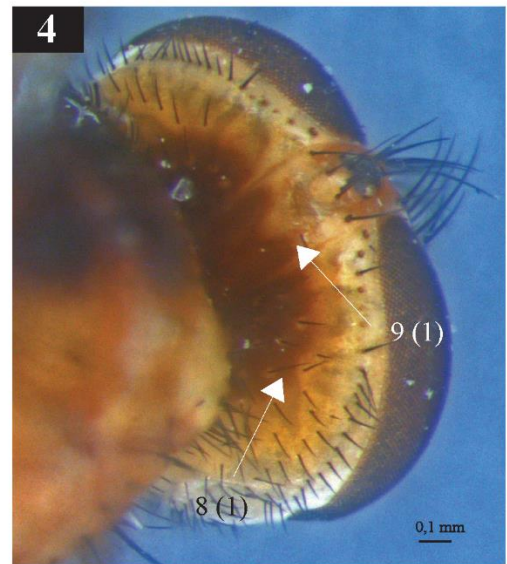
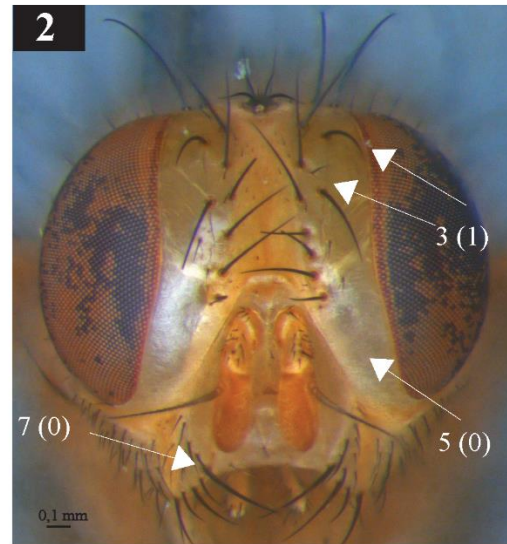
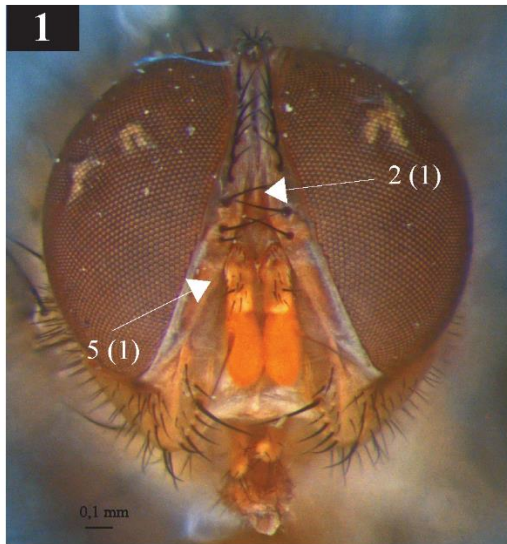
2 - Lisa

28. Ovo, microtipo, exocóron (L=1; não-informativo).

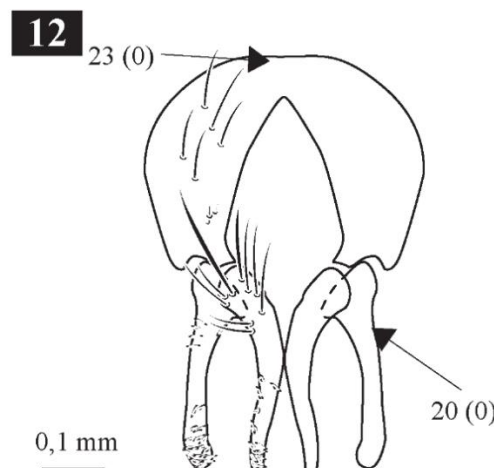
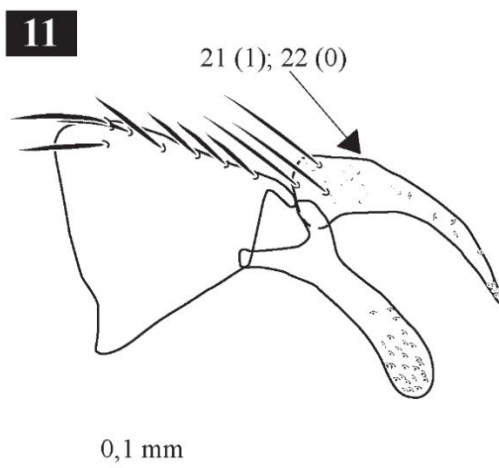
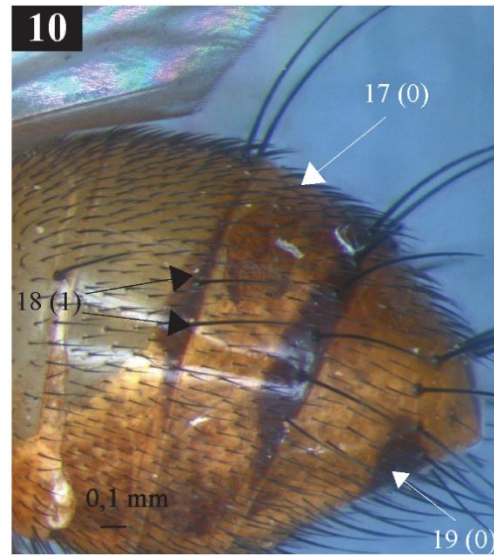
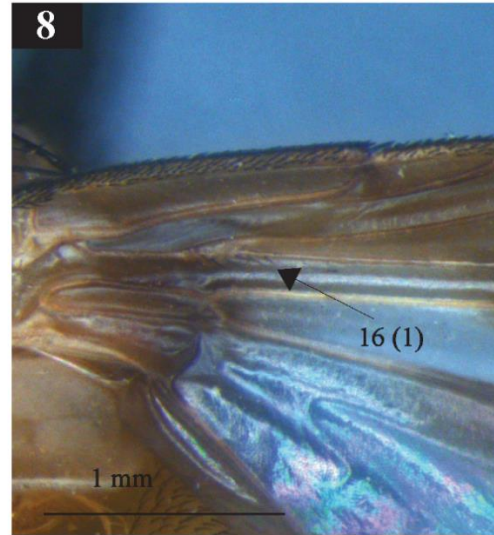
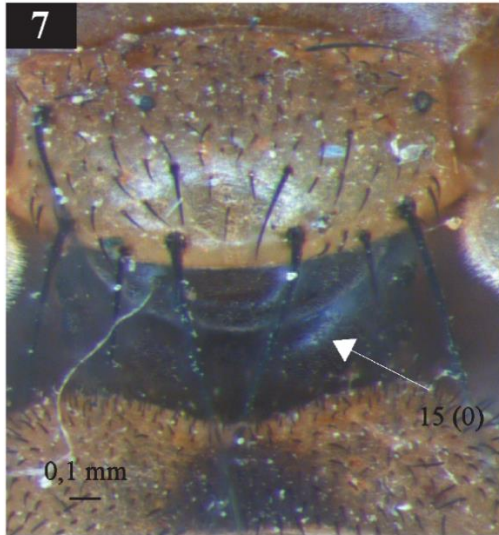
0 - Transparente

1 - Marrom escuro

O estado 1 é autapomórfico de *Oestrophasia*.



Figuras 1–6. Caracteres da cabeça e tórax. **1.** *Euostrophasia crosskeyi* Guimarães, 1977 ♂. **2.** *Euostrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. **3; 4 e 6.** *Euostrophasia aperta* (Brauer & Bergenstamm, 1889) ♂. **5.** *Euostrophasia panamensis* Guimarães, 1977 ♂. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.



Figuras 7–12. Caracteres do tórax, asa, abdômen e terminália masculina. **7, 11 e 12.** *Euoestrophasia aperta* (Brauer & Bergenstamm, 1889) ♂. **8.** *Oestrophasia calva* Coquillett, 1902 ♂. **9.** *Euoestrophasia* undescribed sp. 2 ♀. **10.** *Euoestrophasia plaumanni* Guimarães, 1977 ♀. O número do caráter e o seu respectivo estado se encontra entre parênteses e são apontados por setas.

5. Análise cladística

A análise cladística com pesos iguais resultou em três árvores mais parcimoniosas (L=46; CI=76; RI=63). A pesagem implícita originou três árvores e não resultou em mudanças na topologia, mas sim de alguns caracteres homoplásticos. *Euoestrophasia* (clado 1) foi recuperado como monofilético, sendo sustentado por 2 sinapomorfias não-ambíguas: 2 cerdas orbitais proclinadas (3:1) e catepisterno amarelo em machos (10:1).

O clado 2 contém *E. portoricensis* e *E. undescribed* sp. 2 formaram um clado monofilético, que é grupo-irmão do restante das espécies do gênero, suportado por uma sinapomorfia não-ambígua: tergito V com região posteroventral preto (19:1).

O clado 3 contém o restante das espécies do gênero, porém forma uma politomia com somente 2 cladogramas definidos por sinapomorfias (clados 4 e 5) e 1 com homoplasias (clado 6). Esse clado é suportado por uma sinapomorfia não-ambígua: veia r4+5 com sétulas dorsais indo $\frac{1}{2}$ a $\frac{1}{4}$ em direção a r-m (16:1). Além de um caráter ambíguo quando em otimização ACCTRAN: esclerito occipital mediano com coloração marrom escuro (9:1).

O clado 4 contém *E. panamensis* e *E. plaumanni* formaram um clado monofilético suportado por uma sinapomorfia não-ambígua: terminália masculina com surstilo com alta concavidade (22:1), e uma homoplasia: subescutelo amarelo, em fêmeas (15:1). Além de um caráter ambíguo quando em otimização DELTRAN: esclerito occipital mediano com coloração marrom escuro (9:0) [homoplástico].

O clado 5 contém *E. townsendi*, *E. aperta* e *E. crosskeyi* formaram um clado monofilético suportado por duas sinapomorfias não-ambíguas: região pós-sutural com 3 cerdas supra-alares (13:1) e terminália masculina com surstilo com deslocamento posterior (21:1).

E. townsendi é grupo-irmão do grupo composto por *E. aperta* e *E. crosskeyi* (clado 6), compostos somente por homoplasias, porém contém o maior índice de Bremer do gênero, com o valor de 2, sendo 3 não-ambíguas: occipício marrom escuro (8:1); catepisterno marrom escuro em machos (10:1) e méron amarelo com mancha marrom escuro (11:1). Além de um caráter ambíguo quando em otimização DELTRAN: esclerito occipital mediano com coloração marrom escuro (9:1) [homoplástico].

6. Discussão

Corroborando a análise cladística da tribo Oestrophiini (capítulo 1) o gênero *Euoestrophasia* foi recuperado como monofilético. Porém, a resolução interna mostrou-se pouco resolvida, tendo em vista que o clado 3 é uma politomia. Além de que, exceto o clado 6 que possui índice de Bremer de 2, todos os outros possuem índice de Bremer de 1. Isso pode ser explicado pela falta de dados de larva e de terminália masculina e feminina e até mesmo de uma observação direta de alguns indivíduos (tabela 1), além de existirem algumas espécies que só possuem holótipo e que não puderam ser examinadas (*E. portoricensis* e *E. guatemalensis*).

Euoestrophasia é grupo-irmão de *Jamacaria* e *Cenosoma* (clado 12 do capítulo 1). Esse agrupamento, possui índice de Bremer de 2, e é suportado por 1 sinapomorfia não-ambígua: placa fronto-orbital com 3 cerdas orbitais proclinadas, em fêmeas (45:1).

Tabela 2. Matriz de caracteres utilizados para a análise cladística de *Euoestrophasia*.

Espécies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Oestrophasia uncana</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Jamacaria albofenestrata</i>	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	3	?	2	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Cenosoma thompsoni</i>	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0		
<i>Euoestrophasia aperta</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	?	1	0	1	0	
<i>E. guatemalensis</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	?	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0
<i>E. portoricensis</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0
<i>E. panamensis</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>E. crosskeyi</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	1	0	1	0
<i>E. plaumanni</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>E. townsendi</i>	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	0	
<i>E. undescribed sp.1</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0
<i>E. undescribed sp.2</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0

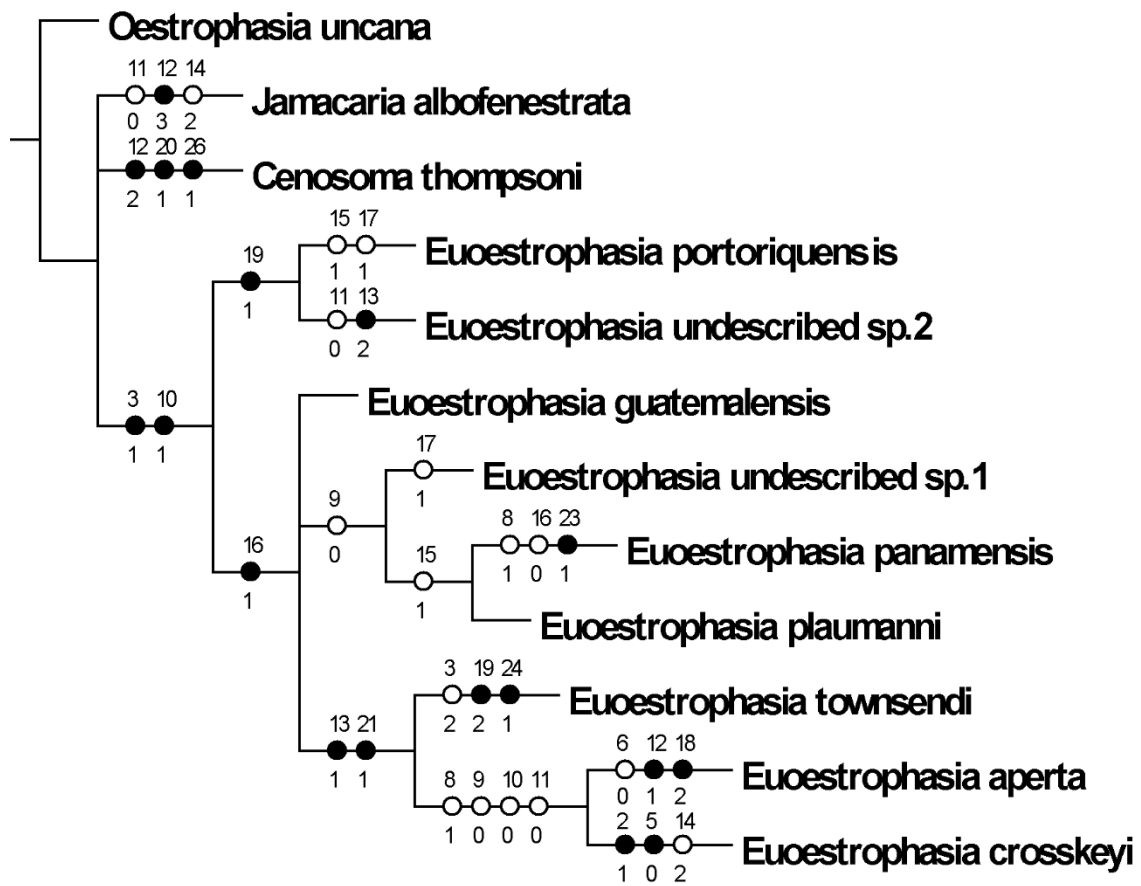


Figura 13. Primeira das três árvores mais parcimoniosas, utilizando pesagem igual dos caracteres.

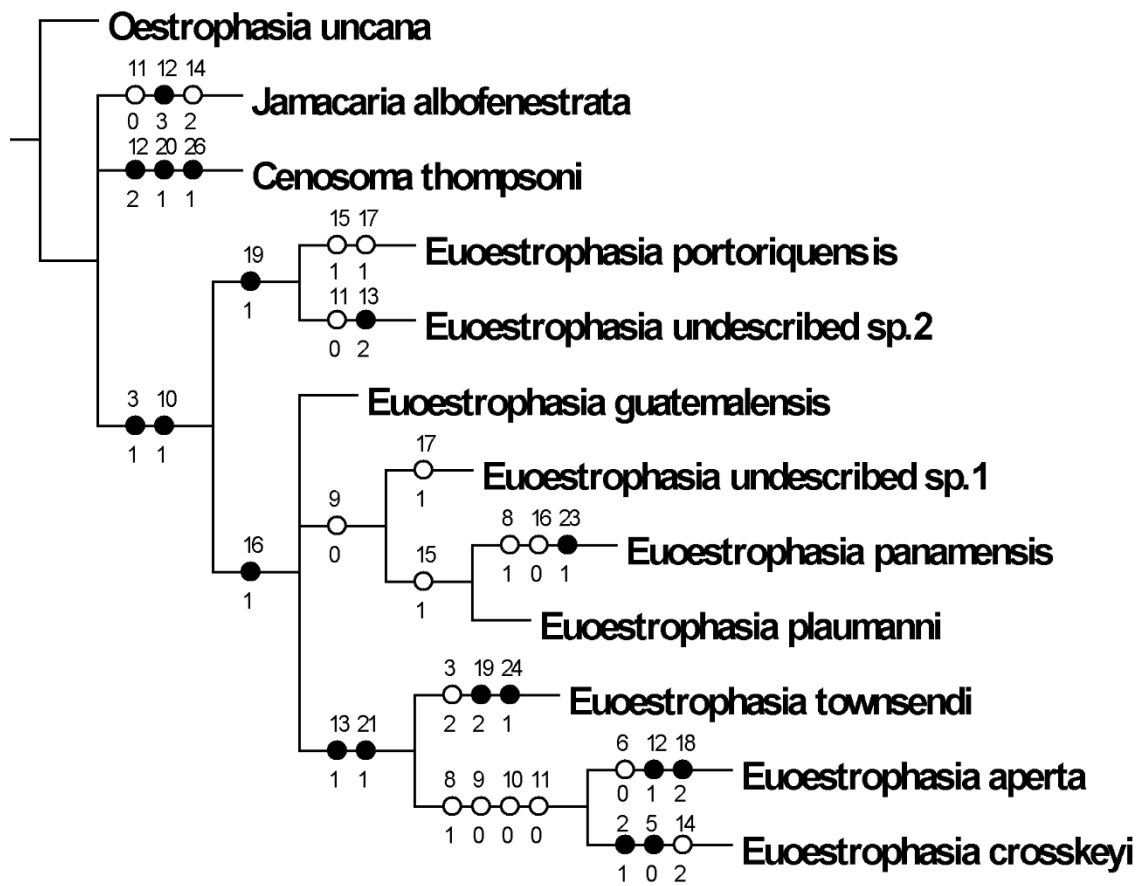


Figura 14. Segunda das três árvores mais parcimoniosas, utilizando pesagem igual dos caracteres.

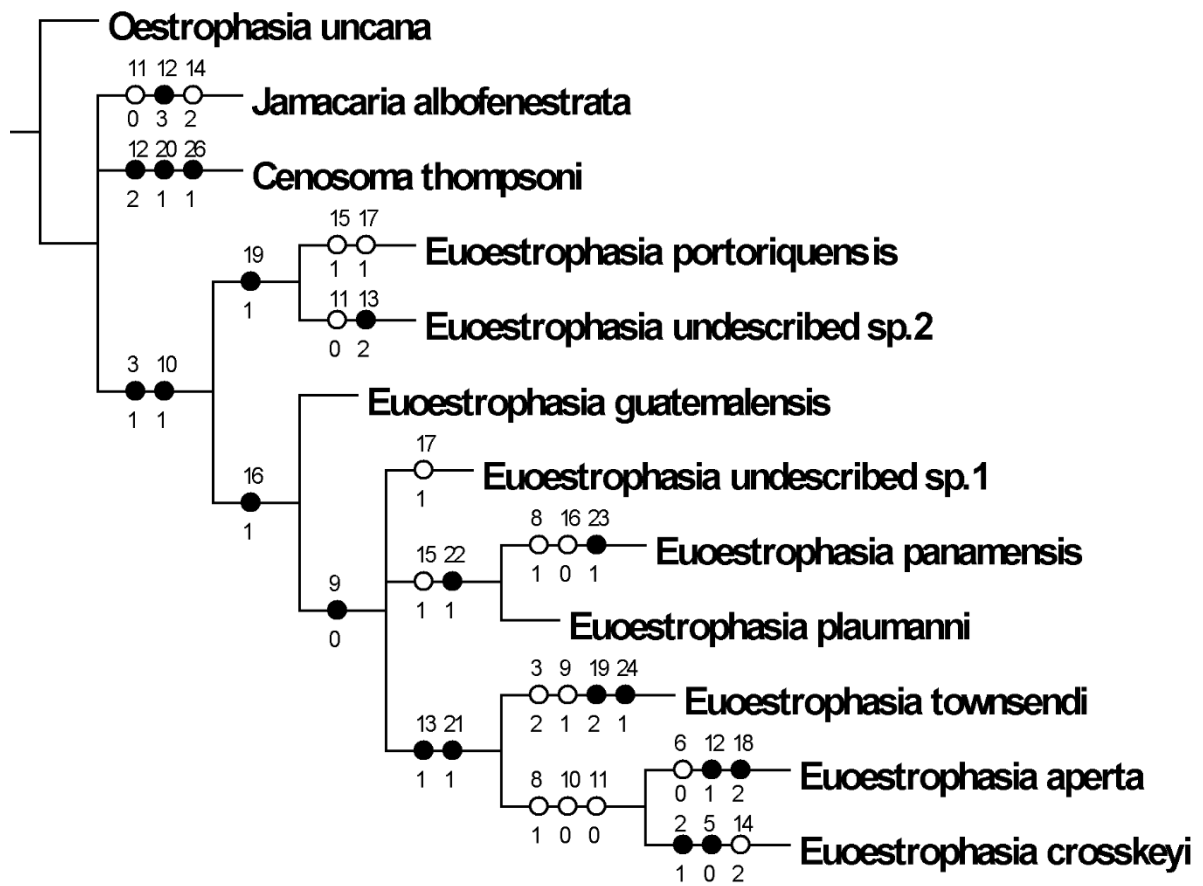


Figura 15. Terceira das três árvores mais parcimoniosas, utilizando pesagem igual dos caracteres.

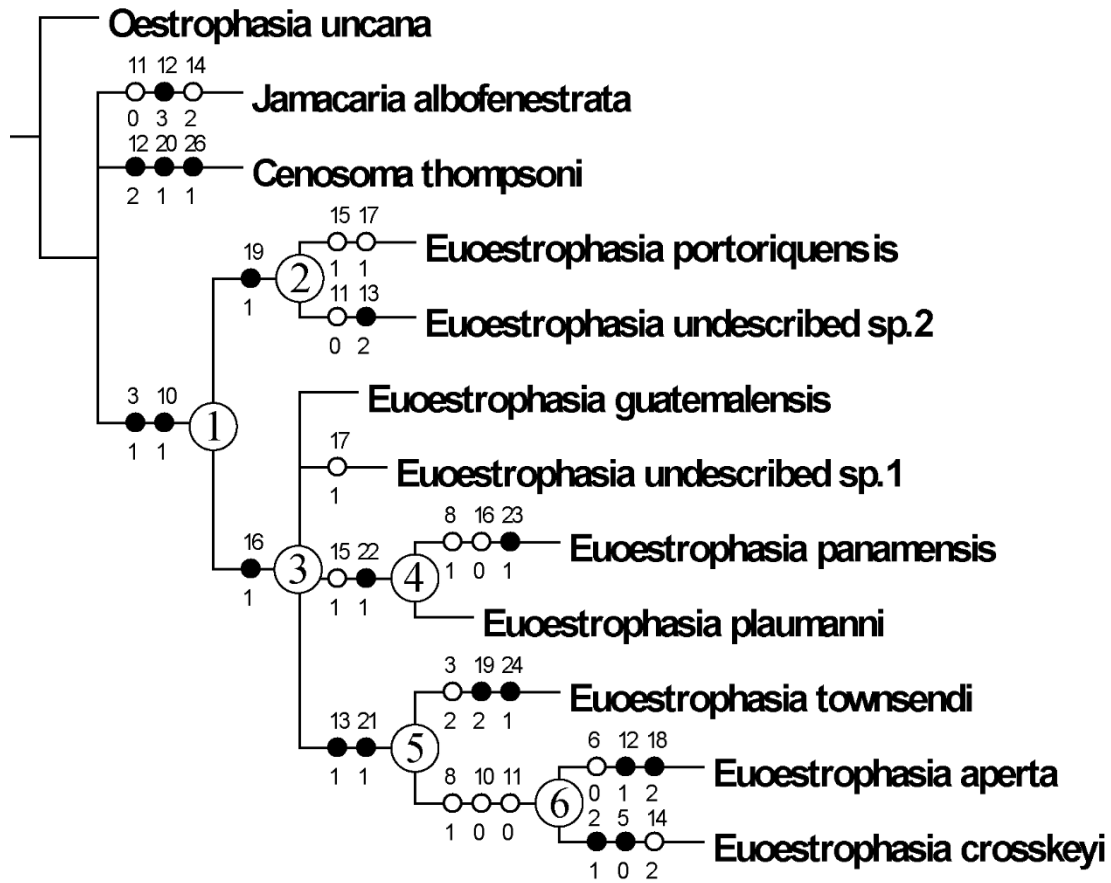


Figura 16. Consenso estrito de três árvores mais parcimoniosas, com otimização não-ambígua, utilizando pesagem igual dos caracteres. Os números nos nós de cada clado são utilizados para discussão de cada um desses clados no texto.

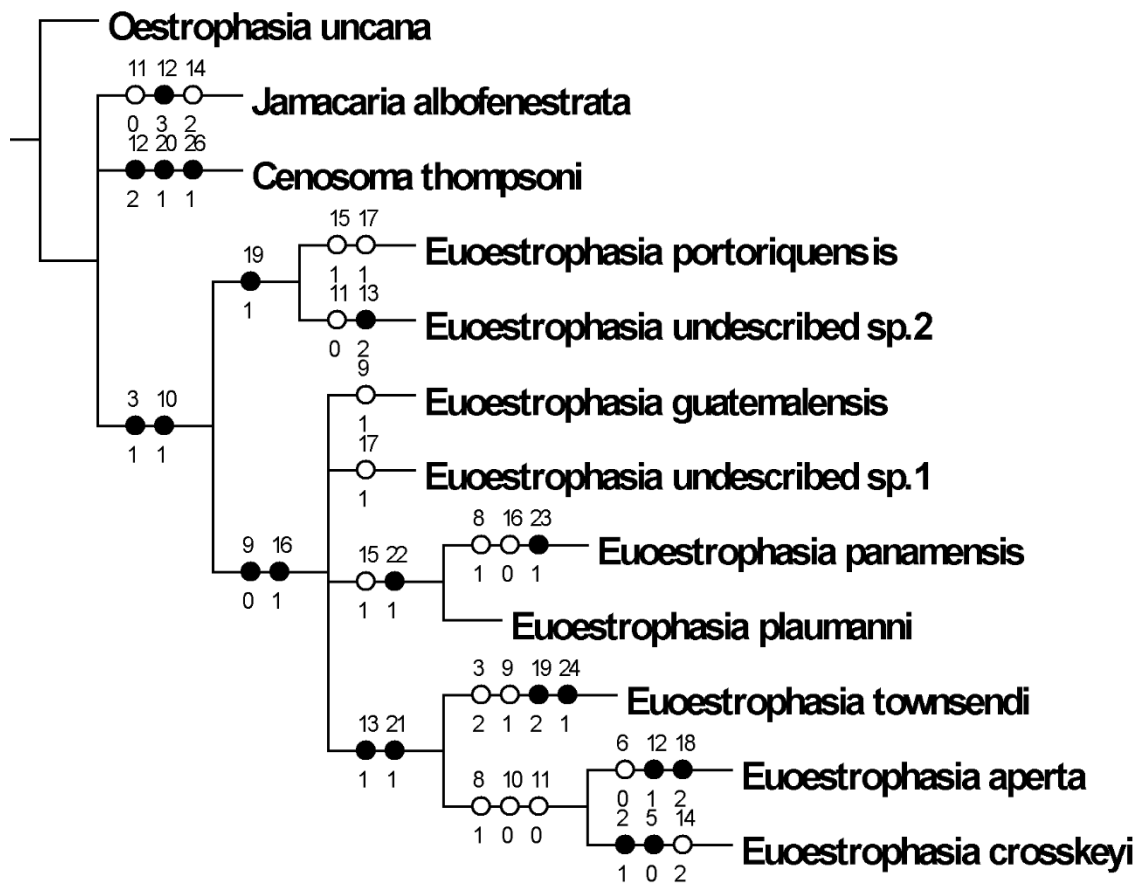


Figura 17. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização ACCTRAN.

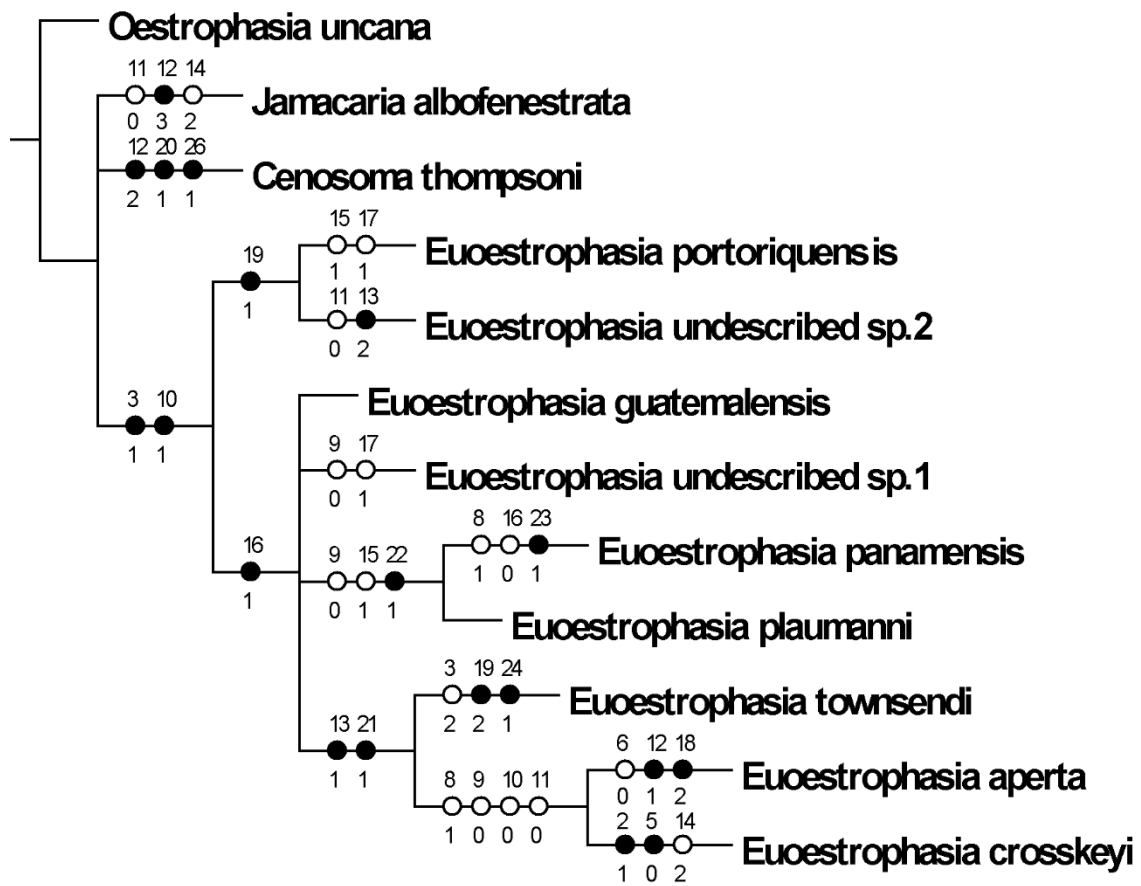


Figura 18. Cladograma mais parcimonioso resultante da análise cladística com pesagem igual dos caracteres sob otimização DELTRAN.

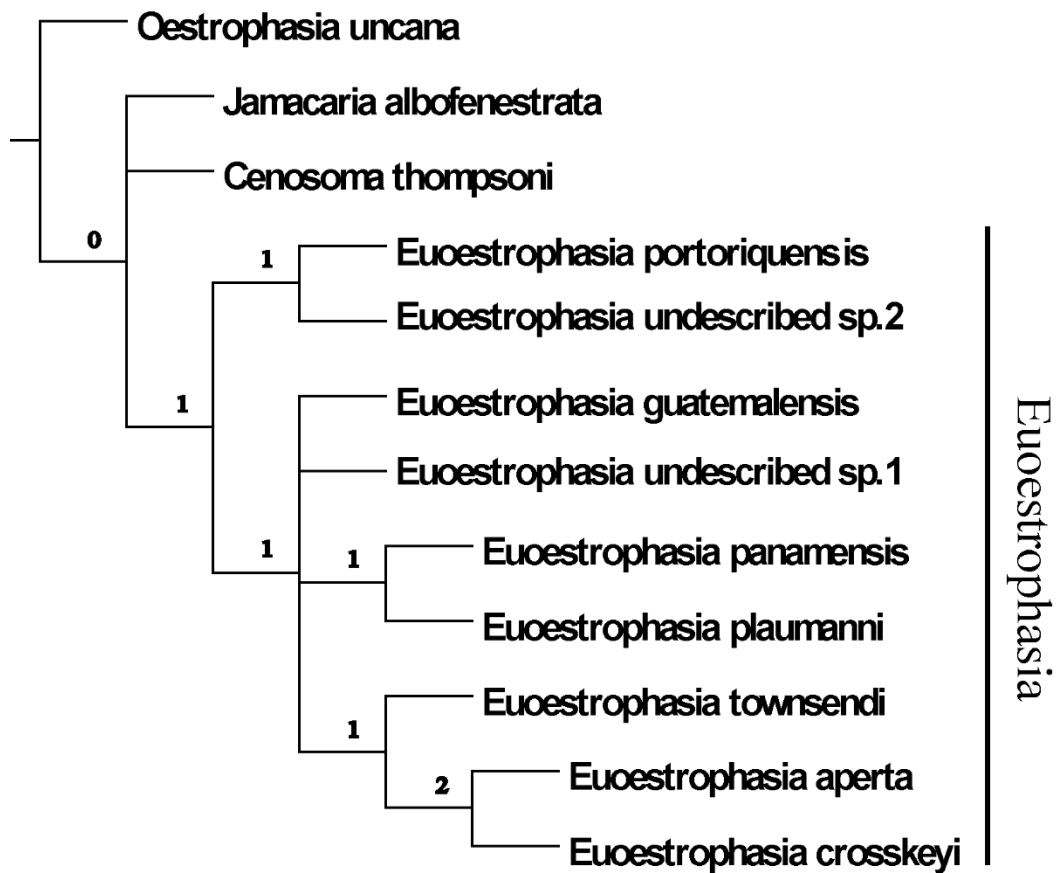


Figura 19. Cladograma resultante do consenso estrito de três árvores mais parcimoniosas utilizando pesagem igual dos caracteres. Os números acima dos nós representam o índice de Bremer (1994) de cada clado.

7. Conclusões

- A análise cladística realizada com 12 táxons e 28 caracteres resultou na monofilia do gênero *Euoestrophasia* é sustentada por duas sinapomorfias não-ambíguas: 2 cerdas orbitais proclinadas (3:1) e catepisterno amarelo em machos (10:1).

8. Referências

- Agnarsson, I. & Miller, J. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics*, 24: 1032-1038.
- Amorim, D.S. 2002. *Fundamentos de sistemática filogenética*. Holos, Ribeirão Preto, XVIII + 154p.
- Brauer, F. & Von Bergenstamm, E. 1889. Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der Musearia Schizometopa (exclusive Antomyidae). Pars I. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 56: 69-180.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Coquillett, D.W. 1897. Revision of the Tachinidae of America north of Mexico. A family of parasitic two-winged insects. *United States Department of Agriculture. Division of Entomology. Technical Series*, 7: 156 pp.
- Cumming, J.M. & Wood, D.M. 2009. *Morphology and terminology*, p. 9-50. In: Brown, B.V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D.W.; Woodley, N.E. & Zumbado, M.A. (Eds.). *Manual of Central American Diptera*. NRC Research Press, Ottawa. v.1, 714 p.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.
- Fitch, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406-416.
- Forey, P. L. & Kitching, I. J. 2000. *Experiments in coding multi-state characters*. In R. Scotland & R.T. Pennington (Eds) *Homology and Systematics: Coding Characters for Phylogenetic Systematics* (pp. 54 -80). New York: Taylor & Francis, 217p.
- Guimarães, J.H. 1971. *Family Tachinidae (Larvaevoridae)*. In: *A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States*. Vol. 104. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 333 p.
- Guimarães, J.H. 1977. A review of the tribe Oestrophasiini Brauer & Bergenstamm (Diptera, Tachinidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 30: 215-238.

- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 286 p.
- Herting, B. 1957. Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 45: 429-61.
- Kitching, I.J.; Forey, P.L.; Humphries, C.J. & Willians, D.M. 1998. *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*, 2nd Edition, Systematics Association Publication No. 11, Oxford University Press, 288 p.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 (disponível em: <http://mesquiteproject.org>).
- McAlpine, J.F. 1981. *Morphology and terminology - adults*, p. 9-63. In: (Eds.) McAlpine, J.F.; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Agriculture Canada Research Branch, Monograph 27, Ottawa, 674 p.
- Nixon, K.C. 2002. *WinClada*. Programa e distribuição pelo autor. L.H. Bailey Hortorium, Cornell University, Ithaca, New York.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- Parker, H.L.; Berry, P.A. & Silveira, A. 1950. Vegetable weevils and their natural enemies in Argentina and Uruguay. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin*, 1016: 1-28.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23:565-587.
- Townsend, C.H.T. 1892. The North American Genera of Calyptrate Muscidae. Paper II. *Transactions of the American Entomological Society*, 19: 133-144.
- Townsend, C.H.T. 1936. *Manual of Myiology. Part III. Oestroid classification and habits. Gymnosomatidae to Tachinidae*. Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos, 296 p.
- Tschorsnig, H.P. 1985. Taxonomie forstlich wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur Struktur des männlichen Postabdomens der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie)*, 383: 137 p.
- Yeates, D.K. 1992. Why remove autapomorphies? *Cladistics*, 8: 387-389.

9. Apêndice

I. Lista de material examinado.

Oestrophiini

Cenosoma

C. thompsoni: BRASIL: *Mato Grosso do Sul*: Corumbá: Paratudal, S19°34'20.9"W057°1'8.5", 4 ♀, *idem*, 1 ♂, 14-29.x.2012, *idem*, (Rio Miranda) S19°34'30.6"W057°0'52.4" 1 ♀, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Rio de Janeiro*: Duque de Caxias: Imbariê: 1 ♀, viii.1961, M. Alvarenga (MZSP); *Rio de Janeiro*: Sepetiba: 1 ♂, ix.1955, O. Keller & L. L'Andretta col. (MZSP); *Muriqui*: Mangaratiba, 2 ♀, *idem*, 1 ♂, x.1961, M. Alvarenga col. (DZUP); *São Paulo*: Barueri: 1 ♀, 1.iii.1966, *idem*, 1 ♀, 25.ii.1962, K. Lenko col. (MZSP); *Paraná*: Curitiba: 3 ♀, *idem*, 1 ♂, 17.ii.1966 (DZUP).

Euoestrophasia

E. aperta: BRASIL: *São Paulo*: Barueri: 1 ♂, 24.iii.1955, 2 ♂, 20.iii.1957, 1 ♂, 23.iii.1957, K. Lenko col. (MZSP); *Santa Catarina*: Nova Teutônia: 2 ♂, 6.iv.1938, 2 ♂, 14.5.1936, 5 ♂, iv.1967, Fritz Plaumann col. (MZSP), *idem*, 1 ♀, 10.x.1.1954, Fritz Plaumann col. (BMNH); ARGENTINA: Buenos Aires: Tigre: 1 ♂, [sem data], A. Prozen col. (MZSP).

E. crosskeyi: BRASIL: *Rio de Janeiro*: Terezópolis: 1 ♂, 1.ix.1940, Travassos & Freitas col. [Parátipo] (MZSP); *Mato Grosso do Sul*: Rio Verde: S18°09'38,7"W54°09'0,01", 1 ♀, 30.ix - 14.x.2012, Lamas, Nihei, eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP).

E. panamensis: PANAMÁ: *Loma Borracha*: Canal Zone: 1 ♀, 6-18.vi.1952, F.S. Blaton [Parátipo] (MZSP); BRASIL: *Bahia*: Ilhéus: 2 ♂, ix.1986 (MZSP), *idem*, 1 ♀ (DZUP), *idem*, 2 ♂, 2.x.1987 (MZSP), *idem*, 2 ♀, E.M. Ferronato col. (DZUP);

Mato Grosso: Chapada dos Guimarães: Cachoeira Vêu da Noiva, S15°24'33.4" W055°49'54.1", 1 ♀, 09.vii-09.viii.2012, Malaise 45, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); Chapada dos Guimarães: Trilha da Pedra, S15°24'21.8" W055°50'07.5", 1 ♀, 22.xii.2011 - 17.i.2012, Malaise 22, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Cuiabá*: Condomínio Flor do Cerrado: S15°29'29.7"

W056°04'30.4", 1 ♀, 12.xii.2011 - 14.vi.2012, Malaise 21, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Mato Grosso do Sul*: Serra da Bodoquema: Fazenda Califórnia, (Topo), S20°41'55.9"W056°52'49.4", 1 ♀, 6-22.xii.2011, idem, 1 ♂, 22.xi - 6.xii.2011, idem, (Transição) S20°41'53"W056°52'55.7", 1 ♀, 21.x - 6.xi.2012 Lamas, Nihei, eq. col. , idem, S20°41'55.9"W056°52'49.4", 1 ♂, 6.xi.2011, Lams eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP).

E. plaumanni: COSTA RICA: *Puntaneras*: Cordillera de Tiláran: Monteverde (Estación Biológica), S10°19'08" W84°48'31" 1 ♀, 15.viii.2010, C. Lange & J. Ziegler col. (ZMHU); BRASIL: *Bahia*: Camacan: Serra Bonita, S15°23'31" W38°33'53" 1 ♂, 1-6.ii.2009, Nihei, Cezar, Figueiredo & Almeida col. (MZSP); *Mato Grosso*: Chapada dos Guimarães: Trilha da Pedra, S15°24'21.8" W055°50'07.5", 1 ♀, 22.xii.2011 - 17.i.2012, idem, 1 ♀, 17.i - 9.iii.2012, idem, 1 ♀, 9.iii - 18.iv.2012, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Cuiabá*: Condomínio Flor do Cerrado: S15°29'29.7" W056°04'30.4", 1 ♀, 12.xii.2011 - 14.vi.2012, Malaise 21, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Mato Grosso do Sul*: Serra da Bodoquema: Fazenda Califórnia, (Topo), S20°41'55.9"W056°52'49.4", 1 ♀, 6-22.xii.2011, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Minas Gerais*: Serra do Caraça: 1 ♀, 24.ii - 8.iii.1972, Martins, Demets & Vanin col. [Parátipo] (MZSP); *São Paulo*: Raiz da Serra: 1 ♂, iv.1923, Spitz col. [Parátipo] (MZSP), Santo André: Paranapiacaba, S23°46'46" W46°18'29", 1 ♀, 21.x - 19.xi.2010, Gudin, F. & Nihei, S. col. (MZSP); *Santa Catarina*: Nova Teutônia: 2 ♀, 16.ix.1936 (BMNH), idem, 1 ♀, 17.i.1957 (BMNH), idem, 1 ♀, ii.1956 [Parátipo] (MZSP), idem, 1 ♀, vii.1963 (MZSP), idem, 1 ♀, xi.1963 [Parátipo] (MZSP), idem, 1 ♀, xii.1982 Fritz Plaumann col. (DZUP).

E. townsendi: BRASIL: *Paraná*: Lapa: 1 ♀, 8.iii.1989, W.W. Koller col. (DZUP); *Santa Catarina*: Nova Teutônia: 1 ♀, 16.ix.1936 (BMNH), idem, 1 ♀, iv.1956 [Parátipo] (MZSP), idem, 1 ♀, iv.1971 [Parátipo] (MZSP), idem, 1 ♀, viii.1979 (DZUP).

Euoestrophasia undescribed sp.1: BRASIL: *Bahia*: Ilhéus: 1 ♀, 2.x.1987, E.M. O. Ferronato col. (DZUP); *Mato Grosso*, Chapada dos Guimarães, Cerrado- Trilha da Pedra, final, 788 m, S15°24'21.8" W055°50'07.5", 1 ♀, 1 - 22.xii.2011, Lamas, Nihei & eq. col./ [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *Mato Grosso do Sul*, Bodoquema: S20°41'55.9"

W056°52'99.4", 1 ♀, 22.xi - 06.xii.2011, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); Rio de Janeiro:

Muri, Nova Friburgo: 1 ♀, 12.iv.63, Gred & Guimarães col. (MZSP).

Euoestrophasia undescribed sp. 2: BRASIL: *Paraná*: São José dos Pinhais: 1 ♀, 26.xi - 10.xii. 1984, C.I.I.F. col (DZUP).

Oestrophasia

O. uncana: BRASIL: *Mato Grosso do Sul*: Serra da Bodoquema: Fazenda Califórnia, S20°41'55.9"W056°52'49.4", 1 ♂, 6.xii.2011, Lamas eq. col., *idem*, S20°41'49.9"W056°52'54" 1 ♀, 6 - 22.xii.2011, Lamas, Nihei & eq. col. [SISBIOTA CNPq/FAPESP] (MZSP); *São Paulo*: Campos de Jorgão: Estação Eugênio Lefevré, 2 ♀, 28.viii.1962, L.T.F. Papavero, Rabello, Silva & Zanettin col. (MZSP); Salesópolis: Estação Biológica de Boracéia, 1 ♀, xi.1948, E. Rabello col., *idem*, 1 ♀, 13.ix.1947, Travassos, Ventel, J. Lane & Rabello col. (MZSP); *Paraná*: Jundiá do Sul: Fazenda Monte Verde, 1 ♀, 24.xi.1986 (DZUP).

Ovos microtipos na tribo Oestrophiini (Diptera, Tachinidae, Dufouriinae)

Resumo

A família Tachinidae possui quatro tipos de ovos: (1) ovos membranosos, (2) ovos macrotipos, (3) ovos pedicelados e (4) ovos microtipos. Esse último é caracterizado pelo tamanho pequeno, e pela fêmea que os ovoposita em folhas para que sejam acidentalmente comidos pelo hospedeiro. Tradicionalmente é considerado como uma sinapomorfia putativa da tribo Goniini, mesmo que esse tipo de reprodução exista em outra tribo (Blondeliini). Houve indícios por alguns autores de que a tribo Oestrophiini, também possuíssem esses ovos microtipos, porém havia dúvidas acerca de sua real existência. Utilizando microscopia eletrônica de varredura, e microscopia de luz, ovos 6 espécies de *Cenosoma*, *Euoestrophasia* e *Oestrophasia*, foram descritos e comparando com os caracteres desse tipo de reprodução das fêmeas de Goniini, (também utilizando informações da morfologia interna e larval), e concluiu-se que se tratam de ovos microtipos.

Palavras chave: MEV; Oestrophiini; ovos; microtipo.

Abstract

The family Tachinidae has four types of eggs: (1) membranous eggs, (2) macrotype eggs (3), pedunculated eggs and (4) microtype eggs. The latter is characterized by its small size, and by the female that deposits the eggs on leaflets to be accidentally eaten by the host. Traditionally it is considered a putative synapomorphy of the tribe Goniini, although this type of reproduction exists in another tribe (Blondeliini). There were some evidence by some authors that the tribe Oestrophiini also possess these microtype eggs, but there were doubts about its actual existence. Using scanning electron microscopy and light microscopy, 6 eggs of species from *Cenosoma*, *Euoestrophasia* and *Oestrophasia* were described and compared with the characters of this type of reproduction from females of Goniini (also using information from the internal and larval morphology), and it was concluded that they are microtype eggs.

Key words: Eggs; microtype; Oestrophiini; SEM.

1. Introdução

Todos os taquinídeos com histórias de vida conhecidas são parasitóides de outros artrópodes, que variam de lagartas, os hospedeiros mais comuns, até aranhas e escorpiões (Arnaud, 1978; Guimarães, 1977; Herting, 1960; Mellini, 1991). A gama extrema de hospedeiros que os taquinídeos parasitam e a grande variedade de métodos pelos quais eles atacam, faz desta família única entre os Diptera e entre parasitóides em geral (Stireman *et al.*, 2006). Essa característica levou a uma série de adaptações das fêmeas para realizar a infecção dos hospedeiros, induzindo modificações na genitália feminina na forma de estruturas perfurantes, e.g., o esternito 10 de *Cylindromyia* ou o esternito 8 de *Microsoma*, na anatomia larval; as larvas típicas de Dexiini, com placas dérmicas que auxiliam na movimentação para a procura da larva de besouro a ser parasitada, e finalmente na morfologia do ovo.

Gaponov (2003), realizou um estudo compreensivo dos ovos em Tachinidae, e seguindo o trabalho de Pantel (1910), que criou grupos em Diptera de acordo com os ovos e o sistema reprodutor feminino, criando 10 tipos. Os membros de Tachinidae se enquadram em quatro tipos: (1) ovos membranosos, que são caracterizados por terem um tamanho grande (0.9-1.7 mm), e possuem um córion liso e fino, além da larva de primeiro ínstar totalmente incubada, possuem representantes, principalmente nas subfamílias Tachininae e Dexiinae, e em alguns grupos de espécies que injetam seus ovos dentro do hospedeiro nas subfamílias Exoristinae e Phasiinae; (2) ovos macrotipos, são caracterizados por terem um tamanho relativamente grande (maior que 0.4 mm) e serem plano-convexos, i.e., a superfície dorsal normalmente contém uma rede poligonal, enquanto a ventral é lisa e contém substâncias aderentes (para serem colados no corpo do hospedeiro), a larva de primeiro ínstar não está incubada (se desenvolvendo enquanto está aderida no hospedeiro). São somente encontrados em grupos dentro da subfamília Phasiinae e Exoristinae; (3) ovos microtipos que possuem tamanho pequeno (0.4 mm ou menos), e assim como os ovos macrotipos, são planos-convexos, com a região dorsal do córion possuindo, em muitas espécies, uma rede poligonal e um sistema de tubérculos e orifícios, e a ventral sendo lisa e possuindo propriedades para aderência. São, até agora, conhecidos principalmente em Goniini (Exoristinae), e colados nas folhas para serem ingeridos acidentalmente pelos hospedeiros, e desta forma, eclodem dentro do intestino; (4) ovos pedunculados, possuem um pedúnculo no pólo posterior do ovo,

fornecendo suporte para a sua ancoragem no hospedeiro. Só existem em dois gêneros: *Carcelia* Robineau-Desvoidy e *Senometopia* Macquart, ambos pertencentes a Exoristinae.

A importância taxônomica e filogenética dos ovos de insetos foram discutidos e demonstrados por alguns autores em outras famílias de Diptera, e.g., Meier (1995) para Sepsidae; Meier & Hilger (2000), Diopsidae; Kambysellis (1973), Drosophilidae e Pape (2001), Oestridae. Todos chegaram a conclusão da alta relevância em se incluir ovos para a filogenia dos táxons.

1.1. Ovos microtipos em Goniini

Os ovos microtipos são, tradicionalmente, considerados como uma característica derivada, i.e., sinapomorfia putativa, da tribo Goniini, como definido por Herting (1957; 1960) e seguido por outros autores (Thompson, 1963; Mesnil, 1975b; Richter, 1987; Wood, 1987). Entretanto, de acordo com Thompson (1963), existe uma diversidade muito considerável nos caracteres externos dos adultos e ainda que alguns gêneros sejam bem diferentes uns dos outros, são considerados como membro dessa tribo, somente pela presença dos ovos microtipos. Mesmo essa estratégia sendo altamente derivada, parece ter evoluído pelo menos duas vezes em diferentes tribos (Goniini e Blondeliini [*Phasmophaga*, *Anisia*]) (Wood, 1985) e, possivelmente, foi adquirida ou perdida múltiplas vezes em Goniini (Stireman, 2002). Contudo, Tachi & Shima (2010) e Cerretti *et al.* (2014) recuperaram o clado contendo a tribo como monofilética, o último estudo, utilizando caracteres morfológicos a partir de sinapomorfias do ovo.

A importância taxônomica do estudo morfológico dos ovos em Tachinidae foram comentados por Thompson (1963), Salked (1980), Marini & Campalli (1994) e Gaponov (1996; 2003). Salked (1980) concordando com a sugestão de Thompson (1963) que relatou a importância de se considerar as semelhanças e diferenças nos ovos para tomar decisões taxonômicas e filogenéticas (Herting, 1960; Cerretti *et al.*, 2014).

1.2. Breve histórico e caracterização dos ovos microtipos

Os ovos microtipos contêm o primeiro ínstar larval desenvolvido e pronto para eclodir, sendo depositados por fêmeas que, na maioria dos casos, ovopositam na superfície da planta do hospedeiro, que são infectados pela ingestão dos ovos com o alimento (Sasaki, 1887; Townsend, 1908; Pantel, 1910; Strickland, 1923; Thompson, 1963). Esse tipo de infecção é um excelente exemplo de evolução adaptativa de ovos em Tachinidae (Gaponov, 2003).

O primeiro a publicar e determinar esse tipo de hábito foi Sasaki (1887), em um estudo sobre a biologia de *Blepharipa Rondani*, 1856, antes desse estudo, havia somente especulações e informações incompletas ou erradas sobre esse tipo de infecção do hospedeiro. Townsend (1908), reconheceu 5 tipos de hábitos reprodutivos em Tachinidae: 1) os ovos são colocados sobre o hospedeiro; 2) os ovos são introduzidos no hospedeiro, 3) os ovos são colocados sobre as folhas ou no solo; 4) larvas injetadas por via subcutânea; 5) larvas são depositadas sobre o solo ou a folhagem.

Em um estudo abrangente de dípteros parasitas, Pantel (1910) definiu o termo ovo microtipo (microtype), o terceiro grupo de Townsend, e formou 10 grupos de espécies de acordo com as características do ovo e do sistema reprodutivo da fêmea. Herting (1960) separou no atual conceito de infecção do hospedeiro, sendo delimitados em grupos de acordo com a deposição de ovos: um grupo sendo depositado diretamente no hospedeiro, e o outro naqueles que depositam ao redor, nesse último, estão os ovos microtipos.

1.3 Estudos dos ovos microtipos na tribo Oestrophasiini

Townsend (1915), foi o primeiro autor a notar a presença de ovo microtipo no gênero *Oestrophasia* Brauer & Bergenstamm.

Townsend (1934), em seu capítulo sobre as classes de ovos, comenta que o ovo de *Oestrophasia* é o menor microtipo que se pode observar ao olho nú.

Dentro da sua descrição da tribo Glaurocarini, Townsend (1936: 96) descreve o ovo microtipo de *Oestrophasia* como: "... *small microtype, short suboval and with the smaller end expanded into a rimlike base that is slightly concave for attachment to a convex surface; chorion black, polished, chitinous, thin, faintly striate...*". Nessa mesma descrição, o autor

relata que as fêmeas desse gênero colocam os ovos no pecíolo das plantas, que são alimento do hospedeiro, contendo a larva completamente desenvolvida que é engolida pelo hospedeiro. Entretanto, ao descrever o ovo de *Cenosoma* Wulp, 1890, o autor o descreve como: “... *small macrotype, long subovate, somewhat flattened and narrowed toward cephalic end; chorion nearly colorless, thin membranous and reticulate.*” (Townsend, 1936: 96).

Thompson (1963) na redescrição de *Cenosoma signiferum* Wulp, comenta que Townsend (1936) em sua descrição do ovo de *Cenosoma*, comete um erro, pois o que ele acreditava ser o ovo, Thompson relata que, na verdade, era somente a membrana vitelínica. Em sua correção da descrição do ovo, o autor o descreve como: “... *the same form as the Oestrophasia egg but larger and quite colorless*” (Thompson, 1963: 458). O autor comenta que Townsend considerava que o ovo de *Oestrophasia* é depositado na comida do hospedeiro, e que a anatomia larval de *Oestrophasia* e *Cenosoma* apontava para esse tipo de infecção: “...*the presence of the strong elongate spines only on the anterior segments and the character of the posterior spiracles certainly suggest the typical forms developing in the microtype eggs of other groups...*” (Thompson, 1963: 459).

Mesnil (1975a) concorda com Townsend e Thompson, e considera o gênero *Oestrophasia* e *Cenosoma*, juntamente com Goniini e alguns Blondeliini, como possuidores do ovo microtipo.

Grillo & Alvarez (1984), baseados em uma série de experimentos, determinaram a evidência direta que Townsend (1915; 1936) e Thompson (1963) desconfiaram, que, de fato, *Cenosoma* se propaga a partir de ovos microtipos. Concordaram com a descrição do ovo realizada por Thompson (1963), e descreveram e ilustraram o ovo, a larva e o pupário de uma, improvável, nova espécie de *Cenosoma*. Nesse trabalho, os autores descrevem a maneira única com que a fêmea coloca seus ovos, dentro do parênquima de folhas de uma planta cítrica.

Spangler & Burger (1999), ao contrário de todas as evidências reunidas até a data, não consideram que *Oestrophasia* possua ovo microtipo, mas que a larva eclodiria logo após a ovoposição, e que a mesma realizaria a busca ao hospedeiro. Porém, os autores não forneceram nenhum tipo de evidência para corroborar essa afirmação.

Kovarik e Reitz (2005) consideram esse tipo de infecção de hospedeiro para *Oestrophasia* e *Cenosoma*, e relatam que não conseguiram encontrar ovos de *Cenosoma sabroskyi* Guimarães, nas folhas de *Coccoloba diversifolia* Jacquim.

Utilizando microscopia eletrônica de varredura, os ovos de alguns membros da tribo foram estudados e descritos detalhadamente, além de fornecerem subsídios para a elucidação de serem microtipos, corroborando ou não as idéias de Thompson (1963) e Townsend (1915; 1936).

2. Objetivos

Descrever os ovos microtipos de três gêneros da tribo Oestrophasiini (*Cenosoma*, *Euoestrophasia* e *Oestrophasia*) e discutir as evidências para corroboração de serem ovos microtipos.

3. Material e métodos

Os ovos foram obtidos a partir de dissecações de fêmeas grávidas das seguintes espécies: *Cenosoma signiferum* Wulp, 1890; *C. thompsoni* Guimarães, 1977; *Oestrophasia. uncana* Fabricius, 1805; *O. calva* Coquillett, 1902; *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977 e *E. plamumanni* Guimarães, 1977. O material estudado está depositado nas coleções do BMNH – Natural History Museum, Londres, Inglaterra e MZSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Os ovos, juntamente com a terminália feminina, foram submetidas a clareamento em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 10%, em água aquecida por 10 minutos, para se evitar a agitação do frasco pelas bolhas de água e mantendo assim sua integridade, e posteriormente, foram neutralizadas em solução de ácido acético 5% e lavadas em água. Ao final do procedimento, o material foi embebido em glicerina, acondicionado em micro frascos plásticos e alfinetado ao respectivo espécime.

O microscópio óptico Leica DM2500 foi utilizado para a análise dos ovos. A terminologia utilizada segue a de Gaponov (2003).

Para a microscopia eletrônica de varredura, os ovos passaram pelo ponto crítico no Balzers CPD 030, posteriormente foram metalizadas no Balzers SCD 050 para serem analisados em microscópio eletrônico de varredura Zeiss DSM 940.

A captura de fotos foi realizada com o auxílio de câmera digital Leica DFC420 acoplada ao estereomicroscópio Leica MZ16. As imagens foram obtidas por meio do software LAS V4.1, montadas no software Helicon Focus 5.3.14 e editadas nos softwares Adobe Photoshop CS6 e Adobe Illustrator CS6.

4. Resultados

Descrição dos ovos

Gênero *Euoestrophasia*

Ovos estudados de *E. plaumanni* (Figs. 3, 5 e 7) e *E. panamensis*. Ovo semi-oval, 0.11 mm de comprimento, 0.12 mm de altura.

O córion é fino e transparente (Fig. 6), não parece possuir poros, mas é marcado com numerosas saliências, que são bordas arredondadas de forma irregular, não há uma rede poligonal (Fig. 3). O pólo posterior é arredondado, e o anterior é dorsoventralmente achatado com uma abertura ampla (presumivelmente para a saída da larva). O córion dorsal e ventral não são diferenciados, formando uma única unidade. Além disso, o pólo posterior do córion é pontuado, pequeno e um pouco arredondado. A zona do aerófilo está ausente.

Somente neste gênero, verificou-se um tipo de pedúnculo que possui vários ganchos, dirigidos anteriormente e posteriormente (Fig. 3).

Gênero *Oestrophasia*

Ovos estudados de *O. calva* (Figs. 1, 4 e 5) e *O. uncana*. Ovo semi-cilíndrico, 0.11 mm de comprimento, 0.16 mm de altura.

O córion é espesso e marrom escuro (Fig. 5), ao longo da superfície, há numerosos poros distribuídos ao longo de toda a superfície (Fig. 4). Existe uma rede poligonal, que é muito pequena e igualmente distribuído no córion dorsal e ventral. O pólo posterior é reduzido e ligeiramente apontado, e o anterior é maior e arredondado (Fig. 1). O córion dorsal e ventral não são diferenciados, formando uma única unidade. Ao contrário de outras espécies de *Oestrophasiini*, o pólo posterior não é pontuado. A zona do aerófilo está ausente.

Gênero *Cenosoma*

Ovos estudados de *C. thompsoni* (Figs. 2 e 6) e *C. signiferum*. Ovo semi-oval, 0.17 mm de comprimento, 0.15 mm de altura.

O córion é fino e transparente (Fig. 6), não parece possuir poros, nem saliências ou rede poligonal. O pólo posterior é arredondado, o pólo anterior é dorsoventralmente achatado (Fig. 2), com uma abertura ampla (presumivelmente para a saída da larva). O córion dorsal e ventral não são diferenciados, formando uma única unidade. Além disso, o pólo posterior do córion é pontuado, pequeno e um pouco arredondado. A zona do aerófilo está ausente.

5. Discussão

Caracterização dos ovos microtipos da tribo Oestrophasiini

O ovo microtipo é caracterizado por um tamanho muito pequeno (inferior a 0,4 mm de comprimento), e possui uma forma convexa, muitas vezes arqueada (Gaponov, 2003). Esses ovos normalmente possuem uma linha de divisão (costura), delimitando a superfície dorsal da ventral. O córion dorsal possui, frequentemente, uma rede poligonal e um elaborado sistema de covas, buracos e saliências, essas estruturas provavelmente atuam para a manutenção de níveis ideais de temperatura e umidade no interior do ovo (Gaponov, 1996). O córion ventral é geralmente plano ou ligeiramente convexo e não há nenhuma das estruturas encontradas na região dorsal (Salkeld, 1980), possui como função primária garantir a fixação segura do ovo na superfície de uma folha (Gaponov, 1996).

Os ovos microtipos são geralmente mielinizados e espessos, conferindo-lhes uma cor escura, que é uma resposta em relação a energia solar. Estruturas mielinizadas provavelmente absorvem ou refletem calor, suportando, assim, a estabilidade ambiental da parte interior do ovo (Gaponov, 2003). Porém, existem ovos que possuem um córion fino e membranoso (transparente), que são depositados, não na superfície das folhas, mas dentro de buracos feitos por lagartas em maçãs (Kahrer, 1984), não sendo necessário, desta forma, um córion mielinizado.

Uma vez dentro do trato digestivo do hospedeiro, a saída da larva de dentro do ovo ocorre de várias maneiras, e.g., uma protease (tripsina), causa amolecimento da casca do ovo e a falta de oxigênio induz a movimentos larvais que promovem a sua eclosão (Kahrer, 1984). Após sua eclosão, as larvas de primeiro ínstar, com biologia conhecida, vivem em liberdade na cavidade do corpo (Pantel, 1910), ou se fixam em um órgão interno, e.g., músculo (Kahrer, 1987) ou gânglio nervoso (Strickland, 1923). Nos ínstaes seguintes, a larva vive livremente na cavidade do corpo do hospedeiro, até a sua saída para empupar (Thompson, 1963).

Thompson (1963) discutiu que as fêmeas que possuem a morfologia do ovo microtipo são bem características, sendo uma adaptação única ao parasitismo larval dentro da família. O autor relatou algumas características típicas associadas com esse tipo de ovo: alta produção de ovos (3000 a 5000 ovos), por causa da alta taxa de mortalidade; ovário com muitos ovaríolos, cerca de 80, cada um contendo cerca de 10 a 12 ovos; ampla rede de traquéias para prover oxigênio necessário para sustentar todas as larvas; proteção contra dessecação (para

ovos colocados na superfície da folha); a larva sempre deve emergir exclusivamente no intestino do hospedeiro. O mesmo autor em trabalho anterior (Thompson, 1924) estudou as larvas de primeiro ínstar desse tipo de ovo e relatou as suas principais características: possuem 0,45 milímetros comprimento; antena e espiráculo posterior - que são às vezes ausente - extremamente reduzidos; uma disposição especial de espinhos que geralmente formam linhas curtas na superfície ventral e anéis completos apenas nos segmentos anteriores e posteriores; cutícula transparente e incolor, possuindo fileiras de ganchos nas extremidades dos segmentos dos dois primeiros segmentos torácicos, segmento I, extremamente bem desenvolvido e pigmentado, base estreita e alongada; bandas completas de ganchos torácicos.

Partindo dessas diferentes evidências fornecidas do ovo microtipo por Gaponov (2003) e Salked (1980), da morfologia interna da fêmea e da larva por Thompson (1963 e 1924), os ovos das espécies de *Oestrophiini* foram comparados para constatar se também possuem essas características. Os ovos das espécies estudadas de *Oestrophiini* possuem: um tamanho muito pequeno (inferior a 0,4 mm de comprimento); são colocados em folhas e, ingeridos acidentalmente pelo hospedeiro, que assim são infectados (Grillo & Alvarez, 1984); são produzidos em alta quantidade (entre 2000 e 3000); ovário com mais de 100 ovários (Grillo & Alvarez, 1984); ampla rede de traquéias; larvas com antena e espiráculo posterior extremamente reduzidos, cutícula transparente e incolor, possuindo fileiras de ganchos nas extremidades dos segmentos, nos dois primeiros segmentos torácicos; segmento I, extremamente bem desenvolvido e pigmentado, com o resto de corpo sem microtríquias ou espinhos.

Levando em considerações que as espécies de *Oestrophiini* possuem várias características com as fêmeas de *Goniini* (*Exoristinae*) observadas acima, a hipótese inicial de Townsend (1915; 1936) de ovos microtipos estão presentes em *Oestrophia*, além de *Cenosoma* e *Euoestrophia*, foi corroborada.

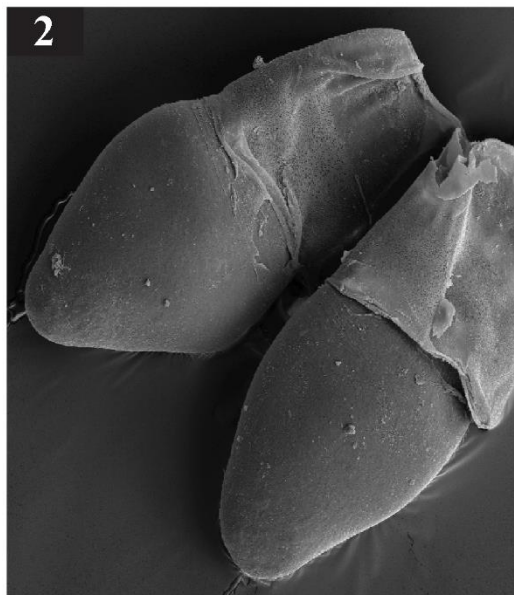
Esses ovos, porém, não possuem uma linha de divisão (costura) delimitando a superfície dorsal da ventral, que são característicos dos ovos microtipos de *Goniini*. Isso se deve pelo motivo da origem desses ovos em *Oestrophiini*, tendo como base a análise cladística desse estudo, que são derivados de ancestrais com ovos membranosos, que não possuem essa divisão, enquanto os ovos de *Goniini* são derivados de ancestrais (*Exoristini*) que possuíam ovos macrotipos com essa linha (Gaponov, 2003).

6. Conclusões

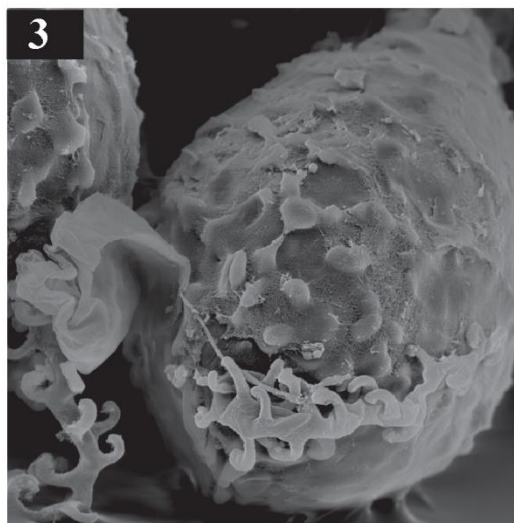
- Foram realizadas descrições dos ovos das seguintes espécies de Oestrophasiini: *Cenosoma signiferum* Wulp, 1890; *C. thompsoni* Guimarães, 1977; *Oestrophasia uncana* Fabricius, 1805; *O. calva* Coquillett, 1902; *Euoestrophasia panamensis* Guimarães, 1977 e *E. plamumanni* Guimarães, 1977.
- Conforme a proposta inicial de Townsend (1915; 1936), as espécies de Oestrophassini possuem ovos microtipos, pois compartilham diversas características com as fêmeas de Goniini (Exoristinae): ovos possuem um tamanho muito pequeno (inferior a 0,4 mm de comprimento); são colocados em folhas e, ingeridos acidentalmente pelo hospedeiro, que assim são infectados (Grillo & Alvarez, 1984); são produzidos em alta quantidade (entre 2000 e 3000); ovário com mais de 100 ovariolos (Grillo & Alvarez, 1984); ampla rede de traquéias; larvas com antena e espiráculo posterior extremamente reduzidos, cutícula transparente e incolor, possuindo fileiras de ganchos nas extremidades dos segmentos, nos dois primeiros segmentos torácicos; segmento I, extremamente bem desenvolvido e pigmentado, com o resto de corpo sem microtríquias ou espinhos.



0,02 mm

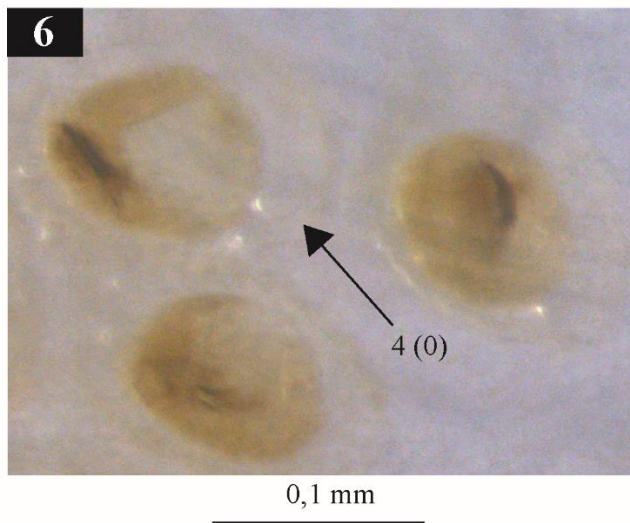
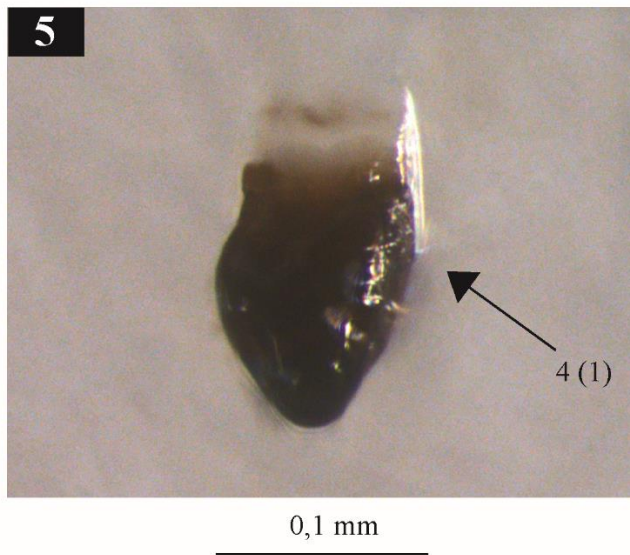
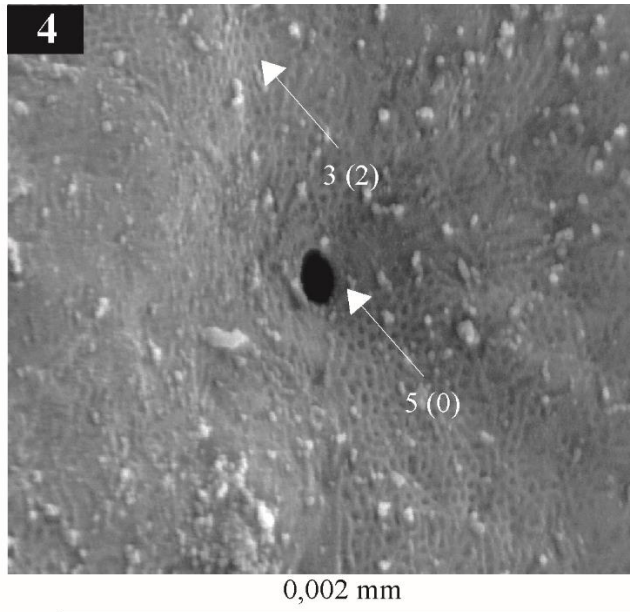


0,02 mm



0,02 mm

Figuras 1–3. Característica do ovo. **1.** *Oestrophasis calva* Coquillett, 1902. **2.** *Cenosoma thompsoni* Guimarães, 1977. **3.** *Euoestrophasis plaumanni* Guimarães, 1977.



Figuras 4–6. Característica do ovo. **4 e 5.** *Oestrophasis calva* Coquillett, 1902. **6.** *Euoestrophasis plaumanni* Guimarães, 1977.

7. Referências

- Arnaud, P.H. 1978. A host-parasite catalog of North American Tachinidae (Diptera). *United States Department of Agriculture Miscellaneous Publication*, 1319: 1-860.
- Cerretti, P.; O'Hara, J.E.; Wood, D.M.; Shima, H.; Inclan, D.J. & Stireman, J.O. 2014. Signal through the noise? Phylogeny of the Tachinidae (Diptera) as inferred from morphological evidence. *Systematic Entomology*, 39, 335-353.
- Gaponov, S.P. 1996. Survey of microtype eggs in Palearctic Goniini (Diptera, Tachinidae). *Zoological Journal*, 75, (5): 713-725.
- Gaponov, S.P. 2003. Morphology of Eggs of Tachinidae (Diptera). *Voronezh, Russian: Voronezh State University*, 87 pp.
- Grillo, H., & Alvarez, M. 1984. Estudios biológicos de *Cenosoma* n. sp. (Diptera; Tachinidae; Oestrophasiini) parásito de los adultos de *Pachneus litus* Germar (Coleoptera: Curculionidae). *Centro Agrícola*, 11: 95-118.
- Guimarães, J.H. 1977. Host-parasite and parasite-host catalogue of South American Tachinidae (Diptera). *Arquivos de Zoologia*, 28: 1-131.
- Kahrer, A. 1984. Das Schlüpfen der Larven von *Elodia morio* (Fall.) (Tachinidae, Diptera) aus ihren mikrotypen Eiern im Darm der Wirtsraupen und unter künstlichen Bedingungen. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 97: 95-101.
- Kahrer, A. 1987. Untersuchungen zur Biologie und Morphologie von *Elodia morio* (Fall.) (Diptera, Tachinidae). *Journal of Applied Entomology*, 104: 131-144.
- Kambysellis, M.P. 1993. Ultrastructural diversity in the egg chorion of Hawaiian *Drosophila* and *Scaptomyza*: Ecological and phylogenetic considerations. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 22: 417-446.
- Kovarik, P.W. & Reitz, S.R. 2005. *Oestrophasia (Cenosoma) sabroskyi* (Diptera: Tachinidae), a parasitoid of *Artipus floridanus* (Coleoptera: Curculionidae): taxonomy and bionomics. *Annals of the Entomological Society of America*, 98: 245-251.
- Herting, B. 1960. Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae). *Monographien zur angewandten Entomologie*, 16: 188 pp.

- Marini, M. & Campadelli, G. 1994. Ootaxonomy of Goniini (Diptera Tachinidae) with microtype eggs. *Bollettino di Zoologia*, 61: 271-283.
- Mellini, E. 1991. Sinossi di biologia dei Ditteri Larvevoridi. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Universit`a degli Studi di Bologna*, 45: 1-38.
- Meier, R. 1995. A comparative SEM study of the eggs of the Sepsidae (Diptera) with a cladistic analysis based on egg, larval and adult characters. *Entomológica Scandinavica*, 26: 425-438.
- Meier, R. & Hilger, S. 2000. On the egg morphology and phylogenetic relationships of Diopsidae (Diptera: Schizophora). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 38: 1-36.
- Mesnil, L.P. 1975a. 64g. *Larvaevorinae (Tachininae)*. Die Fliegen der palaearktischen Region 10 (Lieferung 309): 1305-1384.
- Mesnil, L.P. 1975b. 64g. *Larvaevorinae (Tachininae)*. Die Fliegen der palaearktischen Region 10 (Lieferung 312): 1385-1435.
- Pantel, J. 1910. Recherches sur les diptères a larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. *La Cellule*, 26: 25-216 + 5 pls.
- Pape, T. 2001. Phylogeny of Oestridae (Insecta: Diptera). *Systematic Entomology*, 26: 133-171.
- Richter, V.A. 1987. Morphological parallelisms in the family Tachinidae (Diptera). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 66: 66-86.
- Salkeld, E.H. 1980. Microtype eggs of some Tachinidae (Diptera). *The Canadian Entomologist*, 112(1):51-83.
- Sasaki, C. 1887. On the life-history of *Ugimya sericaria*, Rondani. *Journal of the College of Science, Imperial University, Japan*, 1: 1-46 + 6 pls.
- Spangler, H.G. & J.F. Burger. 1999. *Oestrophasia clausa* (Diptera: Tachinidae), a parasite of adult *Diploptaxia moerens* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomological News*, 110: 123-124.
- Stireman, J.O. III; O'Hara, J.E. & Wood, D.M. 2006. Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology*, 51, 525-555.

- Strickland, E.H. 1923. Biological notes on parasites of prairie cutworms. *Department of Agriculture Technical Bulletin*, 26: 1-40.
- Tachi, T. & Shima, H. 2010. Molecular phylogeny of the subfamily Exoristinae (Diptera, Tachinidae), with discussions on the evolutionary history of female oviposition strategy. *Systematic Entomology*, 35: 148-163.
- Thompson, W.R. 1924. Les larves primaires des Tachinaires a oeufs microtypes. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 2: 185-201, 279-306.
- Thompson, W.R. 1963. The tachinids of Trinidad. III. The goniines with microtype eggs (Dipt. Tachinidae). *Studia Entomologica*, 6: 257-404.
- Townsend, C.H.T. 1908. Record of results from rearings and dissections of Tachinidae. United States Department of Agriculture. *Division of Entomology Technical Series*, 12: iv + 95-118.
- Townsend, C.H.T. 1915. The family Oestrophasiidae and other notes. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 17: 53-54.
- Townsend, C.H.T. 1934. *Manual of Myiology*. Part I. Development and structure. Itaquaquecetuba, São Paulo. 280 pp.
- Townsend, C.H.T. 1936. *Manual of Myiology*. Part III. Oestroid classification and habits (Gymnosomatidae to Tachinidae). Itaquaquecetuba, São Paulo. 250 pp.
- Wood, D.M. 1985. A taxonomic conspectus of the Blondeliini of North and Central America and the West Indies (Diptera: Tachinidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 132: 130 pp.
- Wood, D.M. 1987. *Tachinidae*, p. 1193-1269. *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 2, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 28 (ed. by J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth and D.M. Wood),. Canadian Government Publishing Centre, Hull, 675-1332 p.